

А. И. КАРАМЯН

ВЛИЯНИЕ ЭКСТРАКОРТИКАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ НА
РЕФЛЕКТОРНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА*

В течение многих лет мы изучали функциональные взаимоотношения высших отделов центральной нервной системы, их роль в корреляции основных нервных процессов. Эти исследования, результаты которых обобщены в вышедшей недавно монографии (Карамян [6]) проводились в аспекте выяснения: каким образом в процессе эволюции позвоночных формируются функции высших отделов центральной нервной системы и каким образом та или иная система на разных ступенях эволюционного развития приобретает ведущее значение в приспособительной деятельности организма. Особое внимание было обращено на выяснение механизмов и путей постепенной эволюции индивидуально приобретенных нервных функций, то есть на развитие филогенетически наиболее молодого органа — коры головного мозга. Устанавливая, что одной из коренных особенностей эволюции нервной системы является смена замыкательных функций в восходящем ряду позвоночных и постепенное сосредотачивание основных регуляторных механизмов в высших отделах центральной нервной системы, мы вместе с тем могли подметить, что деятельность их, в том числе и коры головного мозга в значительной степени находятся в зависимости от функционального состояния других частей нервной системы. В настоящем сообщении приводятся факты относительно влияния среднего мозга, мозжечка и верхних шейных симпатических узлов на рефлекторную деятельность коры головного мозга.

Для изучения функциональных взаимоотношений среднего мозга и полушарий переднего мозга В. И. Багрянским была разработана методика, позволяющая у голубей в хронических условиях, без оперативного вмешательства, параллельно регистрировать электрическую активность зрительных долей и полушарий переднего мозга.

Регистрация электрических потенциалов изучаемых областей мозга осуществлялась с помощью игольчатых электродов, одна пара из которых вкалывалась в кость затылочной области, другая — в область латеральной поверхности черепа на уровне наружного слухового отверстия (каудально от него), т. е. в той части черепа, где зрительные доли среднего мозга (*Lobi optici*) максимально приближаются к его поверхности. Расстояние между электродами равнялось 3—6 мм. Опыты проводились в звукопроницаемой камере. Запись электрических потенциалов производилась

* Доложено на семнадцатом совещании по проблемам высшей нервной деятельности 26—28 ноября 1955 г.

на 8-ми шлефном осциллографе с диапазоном пропускной способности 0,5—1000 гц.

С целью исследования электрических реакций зрительных долей среднего мозга больших полушарий головного мозга, применялись световые и звуковые раздражители разной интенсивности. Помимо того, применялся ряд фармакологических веществ либо угнетающих либо возбуждающих функций переднего и среднего мозга.

Опыты проводились у интактных и бесполушарных голубей, которые были оперированы за 7—8 месяцев до проведения электрофизиологических исследований. Не имея возможности подробно остановиться на результатах всех этих экспериментов, — приведу лишь те опыты, которые имеют непосредственное отношение к настоящему сообщению.

В этой связи следует обратить внимание на следующие факты. Применение светового раздражителя в 100 люкс вызывало совершенно отчетливую реакцию угнетения медленных ритмов в полушариях головного мозга. Свет же в 400 люкс вызывал первичную реакцию в зрительных долях и реакции угнетения в полушариях. Важно подчеркнуть, что по мере увеличения первичной реакции в зрительных долях в определенных условиях наблюдалось значительное ослабление реакции угнетения в полушариях. Чтобы усилить это явление и проследить зависимость активности полушарий от функционального состояния зрительных долей, мы применили ритмический свет с частотой 8—10 мельканий в секунду. Опыты показали, что когда в зрительных долях имеется высокая активность в виде первичной реакции на каждое включение света, в полушариях резко падает активность, показателем которой является некоторое усиление медленных ритмов. Когда же эти первичные ответы исчезают, т. е. снижается активность в зрительных долях, сразу же исчезают медленные ритмы в полушариях, т. е. активность их повышается.

Результаты опытов, таким образом, показывают, что между полушариями переднего мозга и зрительными долями среднего мозга складывается определенная функциональная взаимозависимость, которая, по всей вероятности, протекает по типу непрерывной синхронизации и дисинхронизации нервных процессов. Для анализа этих сложных межнейрональных отношений, конечно, еще необходимы дальнейшие экспериментальные исследования, которые могли бы способствовать выявлению соотношений физиологических процессов в определенных структурных единицах. Однако даже эти общие данные, дают достаточное основание считать, что функциональная способность нервных клеток полушарий головного мозга, может изменяться в том или ином направлении, в зависимости от текущего состояния подкорковых систем. Что касается влияния полушарий на электрическую активность зрительных долей среднего мозга, то опыты, проведенные на бесполушарных голубях, показали, что у них электрическая активность среднего мозга значительно усиливается — повышается общая фоновая активность и усиливается реакция на свет. Так, например, если у интактных голубей реакция на свет в 400 люкс

имела амплитуду в 60—80 мкв, у бесполушарных голубей тот же раздражитель постоянно вызывал реакции с амплитудой 100—120 мкв.

Об усилении электрической активности зрительных долей у бесполушарных голубей, можно было судить и по действию пентотала. В опытах было обнаружено, что при применении пентотала (из расчета 2 мл. 5% раствора на кг веса) у интактных голубей почти полностью подавляется как фоновая электрическая активность, так и электрические ответы в зрительных долях; у бесполушарных же голубей несмотря на то, что полностью подавляется фоновая электрическая активность, однако первичная электрическая реакция в ответ на световой раздражитель сохраняется.

Изложенные факты, таким образом, показывают, что регуляция функциональных взаимоотношений между полушариями переднего мозга и зрительными долями среднего мозга осуществляется взаимно-индукционными механизмами, действующими как по восходящему направлению от зрительных долей к полушариям, так и по нисходящему направлению, от полушарий к зрительным долям. Такая межцентральная, кольцевая взаимозависимость устанавливается не только между полушариями и средним мозгом, но и с другими отделами центральной нервной системы, в частности с мозжечком. Н. Ф. Попов [10], Н. Н. Лившиц [8], В. К. Красуцкий [7] после удаления мозжечка у собак наблюдали значительные изменения в их условнорефлекторной деятельности. В этих исследованиях были использованы методики образования электрооборонительных и пищевых слюнных условных рефлексов. Наши исследования проводились на кошках и голубях, причем в отличие от указанных работ, вырабатывались двигательные-пищевые и вегетативные (дыхательные и сердечные) условные рефлексы. Опыты В. И. Воротниковой показали, что после удаления мозжечка у кошек положительные двигательные-пищевые условные рефлексы вырабатываются с такой же скоростью как и у интактных, что касается дифференцировочного торможения, то оно у безмозжечковых кошек вырабатывалось медленно, характеризуясь при этом не постоянством и неполнотой.

Более определенные результаты были получены в проведенных в течение последних лет систематических исследованиях К. Я. Яворской. Вырабатывая дыхательные и сердечные условные рефлексы, Яворская показала, что у безмозжечковых кошек дифференцировочное торможение не могло быть выработано через 60—80 применений отрицательного раздражителя, в то время как у интактных кошек оно вырабатывалось с легкостью. У кошек, у которых до операции была выработана прочная дифференцировка, после же удаления мозжечка несмотря на то, что положительные рефлексы не претерпевали особых изменений, выработать дифференцировку не удалось. Аналогичные результаты были получены по выработке угасательного торможения. Эти исследования, таким образом, показали что после удаления мозжечка, наблюдалось резкое ослабление коркового торможения. Следует подчеркнуть, что ослабление внутреннего торможения при образовании вегетативных условных

рефлексов было выражено более отчетливо, чем при двигательных пищевых условных рефлексах. В опытах, проведенных на голубях, Яворская обнаружила, что после удаления мозжечка у этих животных со стороны как положительных, так и отрицательных условных рефлексов не отмечается никаких нарушений.

Сопоставление фактов, полученных на кошках и голубях, подтверждает наше прежнее представление о том, что непосредственная, межцентральная связь между мозжечком и полушариями головного мозга, впервые в эволюционном ряду животных устанавливается у млекопитающих. Таким образом, наша точка зрения, что по мере развития неocerebellлярной системы, по мере усиления внутрицентральных связей, между этой, филогенетически наиболее молодой частью мозжечка и корой головного мозга, устанавливаются качественно новые взаимоотношения, приобретает определенное фактическое обоснование.

Не останавливаясь на этой стороне наших исследований и, воздерживаясь от попыток анализа физиологических механизмов влияния мозжечка на интимные процессы корковой деятельности, следует, однако, отметить, что приведенные факты все же являются убедительными относительно признания того, что мозжечок у млекопитающих оказывает определенное влияние на рефлекторную деятельность коры головного мозга.

Я не хотел бы создать впечатление, что эти наши факты являются совершенно новыми. Результаты наших исследований дополняют, может быть несколько в ином плане, известные исследования Лючиани [18], Л. А. Орбели [3] и его сотрудников, Снейдера, Мак-Кулича и Мэгоуна, [20, 21] и др., которые в условиях как острых, так и хронических экспериментов установили, что мозжечок оказывает определенное влияние на функциональную способность коры головного мозга. Известно, однако, что согласно точки зрения Лючиани [11] и Л. А. Орбели [3], кора головного мозга в свою очередь оказывает существенное влияние на функции мозжечка. Эта точка зрения нашла полное фактическое подтверждение в электрофизиологических исследованиях Снейдера и Олриджа [20], Гапсона [16] и др., а также в наших исследованиях, проведенных в течение последних лет.

Следовательно, кольцевая взаимозависимость устанавливается так же между корой головного мозга и мозжечком, с помощью которой осуществляются все сложные нервные интеграции как врожденные, так и приобретенные в процессе индивидуальной жизни.

Следующая группа фактов, которую я хотел бы привести, относится к взаимоотношению симпатической нервной системы и коры головного мозга. Используя методы образования условных рефлексов и электроэнцефалографии, Т. Н. Соллертинская показала, что удаление верхних шейных симпатических узлов у кроликов сопровождается глубокими изменениями рефлекторной деятельности коры головного мозга.

На рис. 1 представлена вся динамика нарушений условнорефлекторной деятельности у кролика и после одновременного удаления обоих шейных симпатических узлов. Как видно из приведенного рисунка, после опе-

рации, в течение длительного времени наступает резкое нарушение двигательных условных и безусловных рефлексов. Эти нарушения в дальнейшем постепенно компенсируются, но не полностью.

Проведенные некоторые функциональные пробы: удлинение изолированного действия положительных и отрицательных раздражителей от 3 до 5 минут вместо 6—10 секунд, тонкая дифференцировка, увеличения силы раздражителей обычно сопровождались отчетливыми нарушениями баланса возбуждения и торможения в сторону некоторого преобладания последнего. Все эти факты хорошо известны из опубликованных работ Э. А. Асратяна [1], Б. В. Павлова [4], Ф. П. Майорова, М. Н. Немцова, Л. С. Васильевой [2] и др. поэтому нет необходимости в подробном их изложении. Следует лишь отметить, что сравнение результатов наблюдений указанных авторов, проведенных на собаках, с результатами наших исследований показывает, что у кроликов нарушения, наступающие после десимпатизации, более глубоки и более длительны чем у собак.

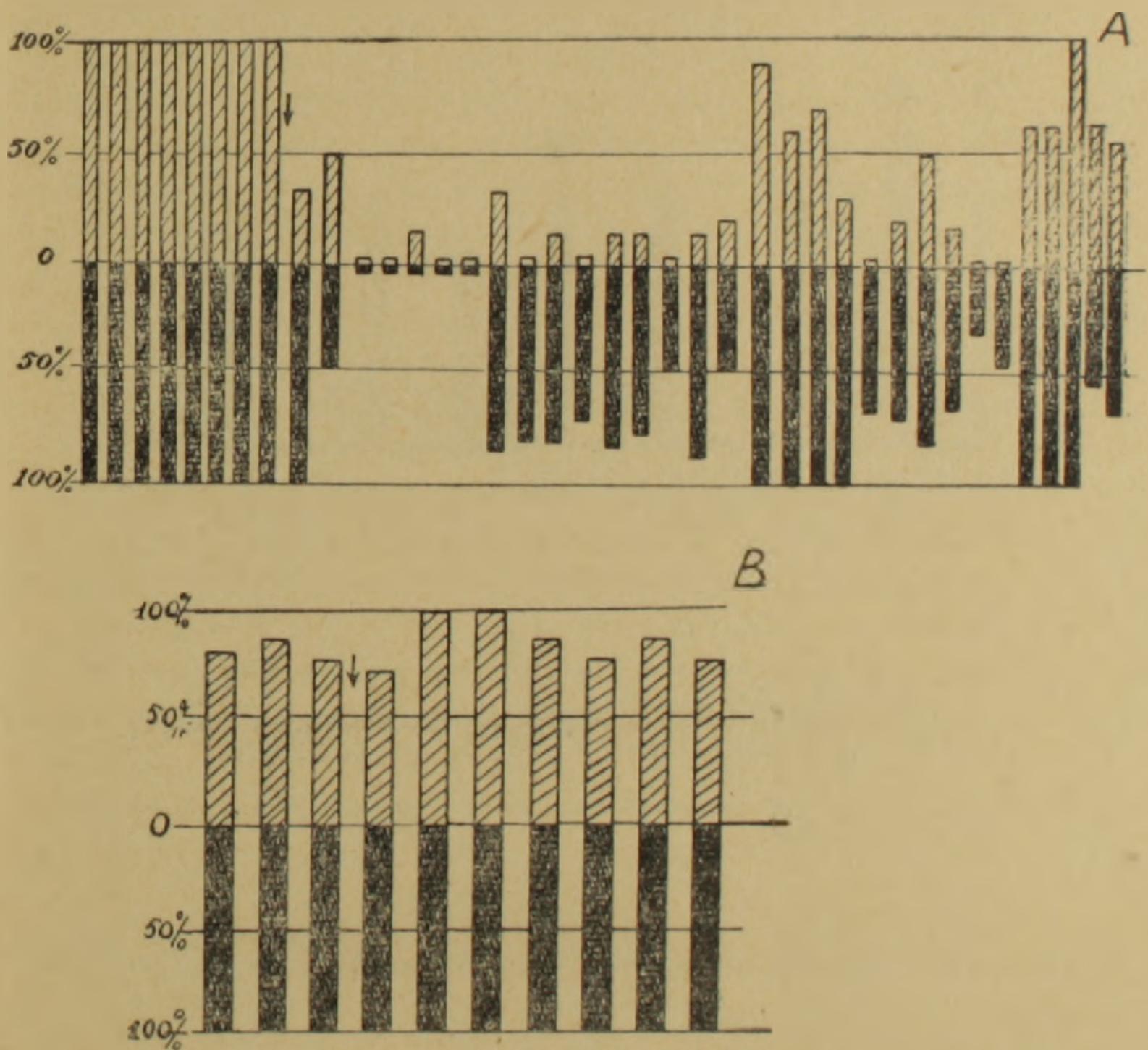


Рис. 1. Динамика высшей нервной деятельности у кролика после одновременного двустороннего удаления верхних шейных симпатических узлов.

А — оперированный кролик.

В — контроль.

Заштрихованные столбики показывают процент положительных реакций на условный раздражитель в каждый опытный день. Черные столбики — процент положительных реакций на безусловный раздражитель.

На эту особенность физиологии шейных симпатических узлов различных видов позвоночных впервые обратил внимание А. Л. Поленов [5], который, изучая влияние экстирпации шейных симпатических узлов на экспериментально вызванную эпилепсию, установил, что у кроликов и морских свинок нарушения, связанные с десимпатизацией, выражены в большей степени чем у собак. Четкие результаты влияния симпатической нервной системы на корковую деятельность получены в электрофизиологических исследованиях Соллертинской. Опыты показали, что после двухстороннего удаления шейных симпатических узлов, наблюдается резкое падение биопотенциалов коры. На рис. 2 «А» и «В» приведены результаты изменения напряжения электрических колебаний до операции (черные столбики) и после десимпатизации (полосатые столбики). Если до

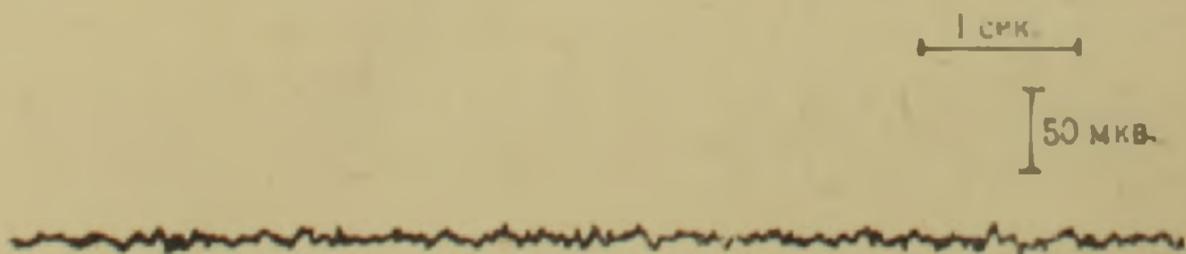
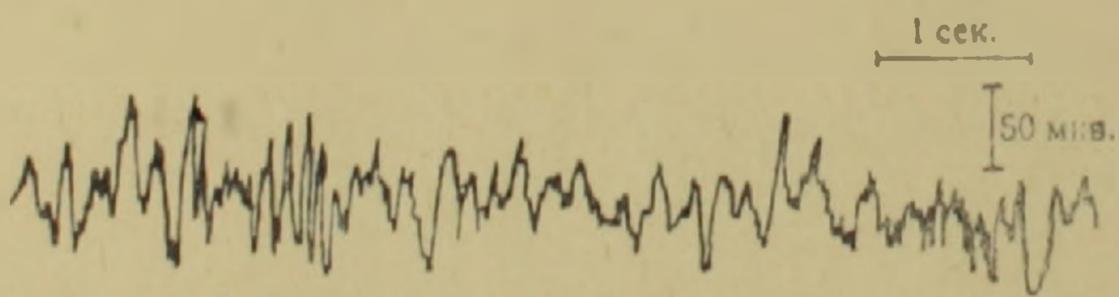
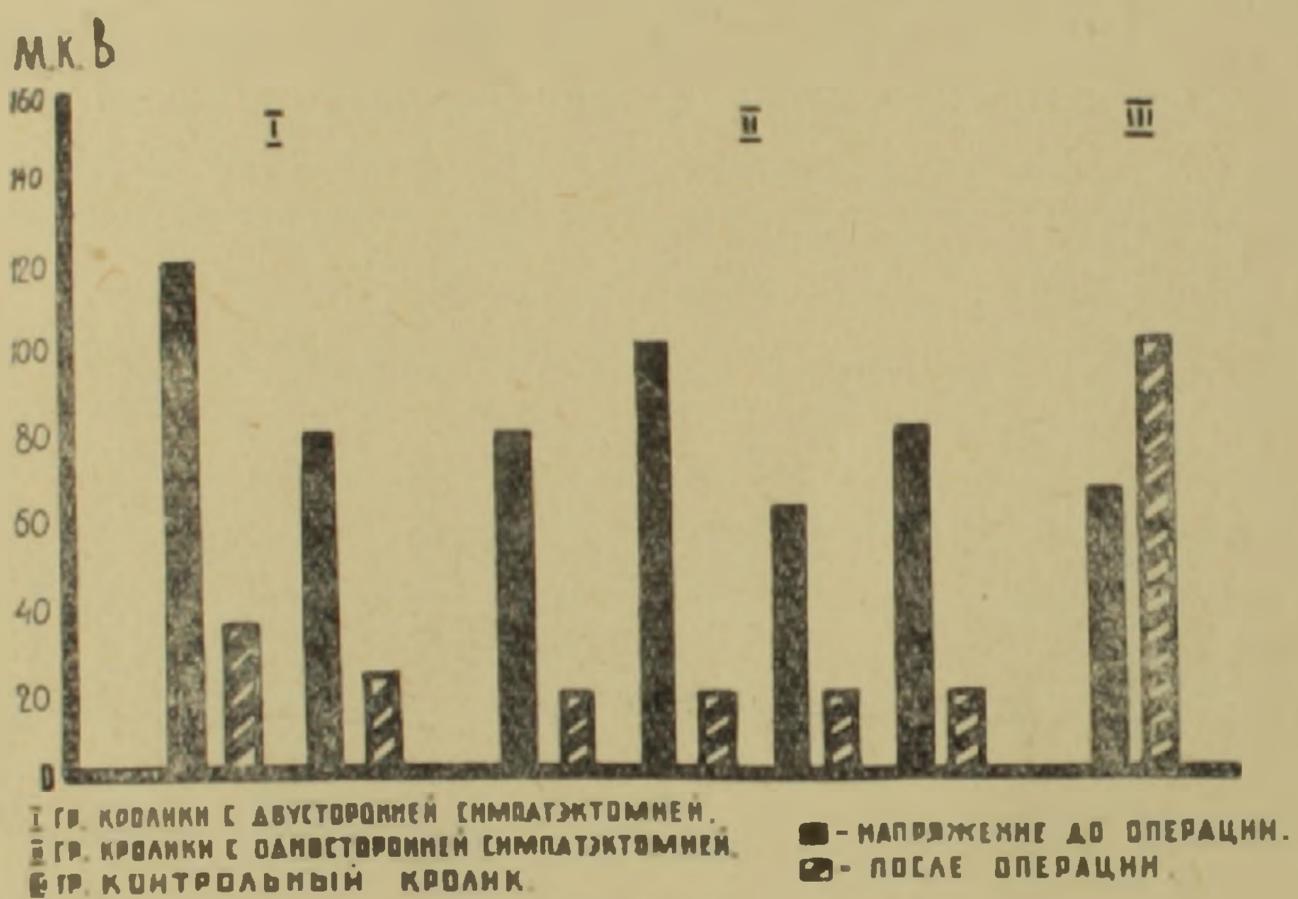


Рис. 2 — А уменьшение интенсивности фоновой электрической активности коры головного мозга у кроликов после двухстороннего (I) и одностороннего (II) удаления верхних шейных симпатических узлов (III контрольный кролик); а — до операции; б — после операции; в — энцефалограммы до операции; г — энцефалограммы после операции.

операции электрические потенциалы коры были выражены в пределах от 60 до 100 мкв, то после удаления верхних шейных симпатических узлов уровень напряжения снизился до 18—35 мкв.

В контрольных опытах, проведенных с целью исключения влияния операционной травмы (последний столбик), подобных изменений не наблюдалось, наоборот, в этих опытах имелись кратковременные усиления биоэлектрических потенциалов коры мозга. Помимо снижения электрической активности коры, после десимпатизации наблюдались также резкие изменения реакции на световые и звуковые раздражители. Применение звукового или светового раздражителей, которые обычно вызывали совершенно отчетливую реакцию угнетения медленных ритмов после операции, в течение нескольких месяцев не вызывали никаких изменений в энцефалограмме. Этот факт ранее был «установлен» Н. Ф. Поповым [10] и Т. М. Загорюлько [11] при односторонней перерезке шейного симпатического нерва.

Довольно наглядными оказались результаты изменения электрической активности после односторонней экстирпации шейного симпатического узла. Одновременная регистрация симметричных точек коры обоих полушарий показала, что указанные выше изменения наблюдались на стороне операции, на противоположной же стороне эти изменения если и были выражены, то в незначительной степени. В дальнейшем, через несколько месяцев, когда нарушения частично компенсировались, «пораженная» и «непораженная» половины коры на звуковой раздражитель стали реагировать совершенно по-разному — первая обычно давала длинную, затянувшуюся реакцию, вторая сохраняла почти нормальную реакцию. Помимо этого, «пораженная» кора становилась чрезвычайно лабильной. Высокоамплитудная, доходящая до нормы и даже значительно превышающая ее, электрическая активность чередовалась с очень низкой, почти полным падением активности (рис. 3). Эта чрезмерная лабильность усиливалась при эмоциональных возбуждениях подопытных животных, особенно при нанесении тех или иных болевых раздражителей. Предполагая, что все эти колебания, неустойчивость электрической активности «пораженной» коры связаны с усилением или ослаблением выделения адре-

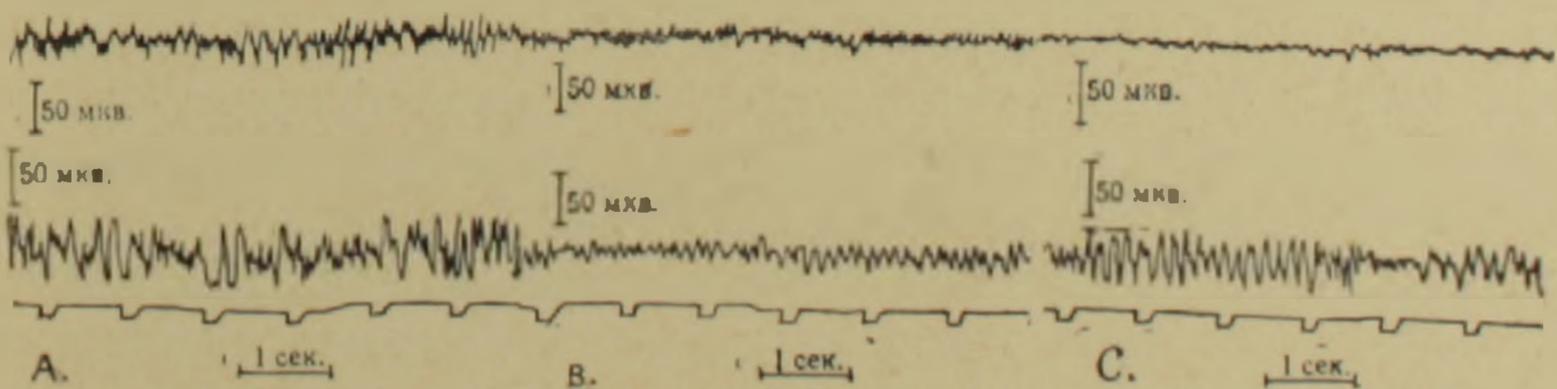


Рис. 3. ЭЭГ — пар. тальной области у кролика с односторонней симпатэктомией после восстановления фона основной электрической активности.

- А — начало опыта
- В — через 20—25 м
- С — конец опыта

Сверху вниз: ЭЭГ со стороны операции
ЭЭГ противоположного операции полушария

налина. В ряде опытов мы пытались, выяснить влияние адреналина на электрическую активность коры у десимпатизированных кроликов, в других опытах помимо десимпатизации удаляли мозговую часть подпочечников. Опыты показали, что адреналин действительно повышал активность десимпатизированной коры, но, как и следовало ожидать, действие адреналина оказалось весьма кратковременным (рис. 4).

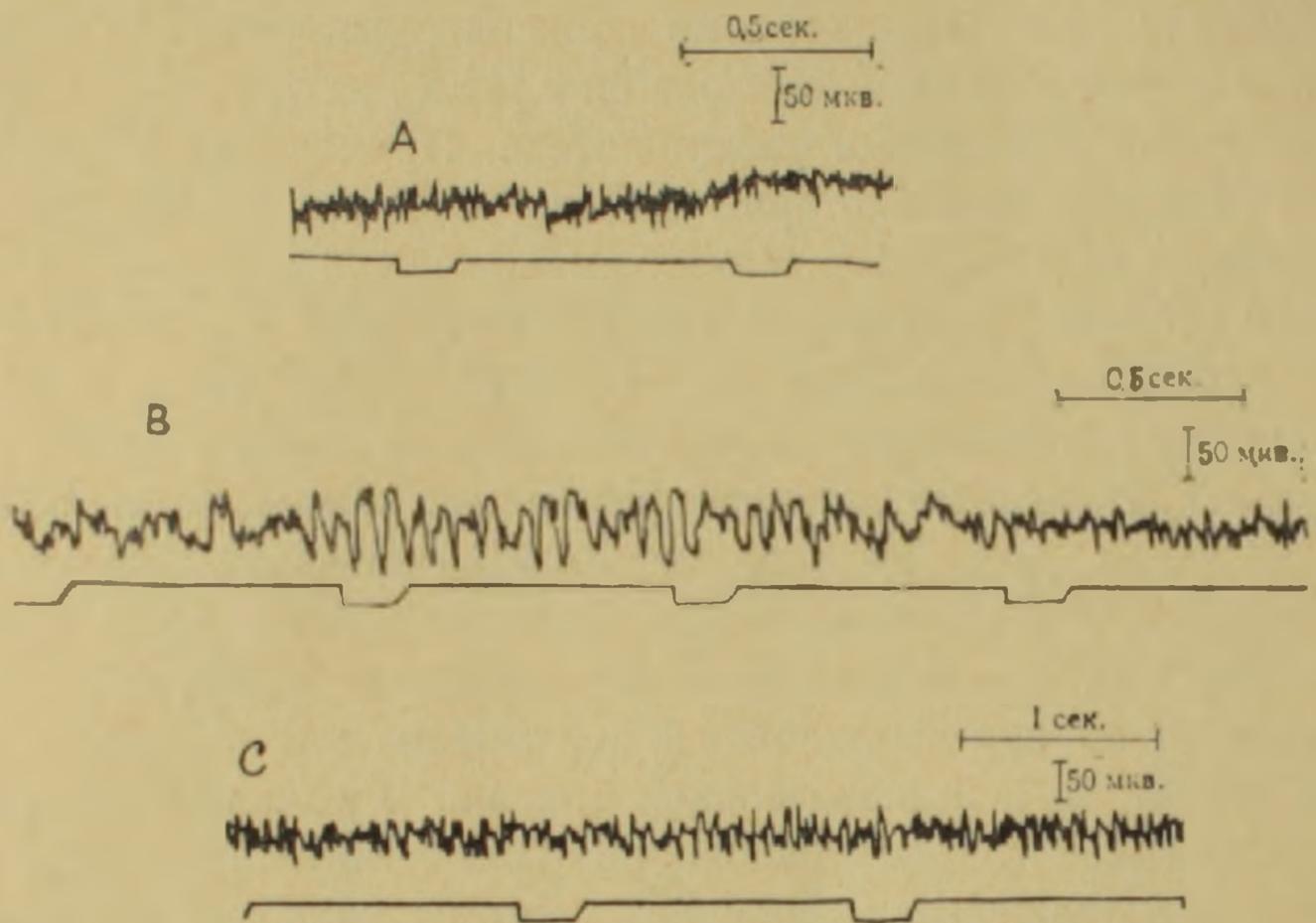


Рис. 4. Электрическая активность височной области коры головного мозга кролика с удаленными верхними шейными симпатическими узлами.

А — начало опыта

В — через 10 мин. после инъекции адреналина
(1 мл 0,1%-го раствора подкожно)

С — конец опыта.

Приведенные факты как изменения условнорефлекторной деятельности, так и в особенности изменения электрической активности коры головного мозга после десимпатизации, дают достаточное основание считать, что точка зрения о том, что симпатическая нервная система оказывает определенное влияние на функциональную способность коры головного мозга вполне обоснована. Если учесть ранее опубликованные нами факты (Карамян, 1946) о влиянии коры головного мозга на возбудимость шейного симпатического нерва, то и здесь теория кольцевой взаимозависимости получает фактическую аргументацию.

Из довольно схематической формы изложенных выше фактов, можно было сделать целый ряд, по-видимому, даже в некоторых случаях достаточно обоснованных общих выводов.

Есть, по-видимому, основание говорить о неспецифических функциях мозжечка, о его активизирующей роли, активизирующих систем стволовых частей мозга, более того, есть основание дополнить схему Лаидея, Шрейнера и Мэгоуна [17] об усиливающей и угнетающей функции мозжечка. Но все эти вопросы нуждаются еще в дальнейших детальных исследованиях. Пока что можно ограничиться подчеркиванием важного

значения мозжечка, вернее его неocerebellарной части на протекании основных корковых нервных процессов, в особенности, в регуляции высшими отделами центральной нервной системы вегетативных функций. В этом отношении полученные нами при помощи метода условных рефлексов факты приобретают определенное значение, в связи с исследованиями функций мозжечка Баумгартен и Моллика [13], Баумгартен, Моллика и Морucci [14], которые при помощи микроэлектродной техники установили тесную функциональную связь между определенными областями мозжечка и коры головного мозга, в регуляции функций стволовых отделов мозга. Следует отметить, что и в отношении симпатической нервной системы, ее влияния на корковую деятельность, результаты наших исследований согласуются с проведенными в течение последних лет электрофизиологическими исследованиями Делла [15], Ибеля и Бонвалле [12], Ротбаллера [19]. Изучая электрическую активность коры головного мозга в условиях повышенной или пониженной секреции адреналина, указанные авторы установили совершенно отчетливые изменения в корковой деятельности. Далее, производя перерезки на различных уровнях сетевидной формации, они показали, что изменения активности коры осуществляются через мезенцефалическую область сетевидной формации.

Подытоживая результаты многолетних исследований Делл, Бонвалле и Ибель [12] пришли к заключению, что кортикальное возбуждение (активация) осуществляется двумя механизмами: путем непосредственного нервного возбуждения при посредстве ретикулярной активирующей системы и «гуморальное» возбуждение, осуществляемое не на уровне коры, а на уровне по томезанцефалитической части ретикулярной формации. Возможно, что изменения рефлекторной деятельности коры головного мозга после удаления верхних шейных симпатических узлов, установленных в наших исследованиях, связаны с указанными механизмами. Это предположение является весьма вероятным, если учесть результаты исследований Е. М. Моисеева, М. А. Обуховой и А. В. Тонких [9], показавших, что сонное состояние, вызываемое путем раздражения гипоталамуса у кошек, после удаления верхних шейных симпатических узлов получить не удастся. Не исключается, однако, и другая возможность. Возможно, что симпатическая нервная система через верхние симпатические узлы непосредственно оказывает адаптационно-трофические влияния на кору головного мозга. Таким образом, есть достаточное основание полученные нами факты по влиянию мозжечка и симпатической нервной системы на рефлекторную деятельность коры головного мозга рассматривать с точки зрения учения Л. А. Орбели об адаптационно-трофической роли указанных нервных систем, осуществляющих свое влияние либо через ретикулярную формацию, либо через те нервные пути, которые связывают эти системы с корой головного мозга. Какой из указанных механизмов следует считать достоверным и ведущим — является задачей наших дальнейших исследований.

Ա. Ի. ՔԱՐԱՄՅԱՆ

ԱՐՏԱԿԵՂԵՎԱՅԻՆ ԳՈՐԾՈՆՆԵՐԻ ԱԶԻԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԳԼԽՈՒՂԵՂԻ ԿԵՂԵՎԻ ՌԵՅԼԵԿՏՈՐ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ներկա հաղորդման մեջ փաստեր են բերվում գլխուղեղի կեղևի ունեցող գործունեությունը վրա միջին ուղեղի, ուղեղիկի և վերին պարանոցային սիմպատիկ հանգույցների ազդեցությունը վերաբերյալ:

Ուղեղի ուսումնասիրվող շրջանների էլեկտրական պոտենցիալների գրանցումն իրագործվել է ասեղնավոր էլեկտրոդների օգնությամբ: Էլեկտրոդների միջև հեռավորությունը կազմել է 3—6 մմ: Փորձերը կատարվել են անձայնանցիկ կամերայում: Էլեկտրական պոտենցիալների գրանցումը կատարվել է 0,5—1000 գց. թողունականությամբ դիսպազոն ունեցող 8-շեյֆման օսցիլոգրաֆի վրա:

Փորձերը կատարվել են խնտակտ և կիսազնդերից զրկված ազաֆլինների նկատմամբ, որոնք վիրահատվել են էլեկտրաֆիզիոլոգիական հետազոտություններ կատարելուց 7—8 ամիս առաջ:

Փորձերի արդյունքները ցույց տվեցին, որ առջևի ուղեղի կիսազնդերի և միջին ուղեղի տեսողական ընթացիկների միջև առաջանում է որոշ փոխկախվածություն, որը, ամենայն հավանականությամբ, ընթանում է բառնեղվային պրոցեսների անընդհատ սինխրոնիզացման և գիսինխրոնիզացման տիպի:

Այնուհետև, փորձերը ցույց տվեցին, որ միջին ուղեղի տեսողական ընթացիկների էլեկտրական ակտիվությունը պայթուրեն ուժեղանում է՝ ընդհանուր ֆոնային ակտիվությունը բարձրանում է և հակազդումը լույսի նկատմամբ ուժեղանում է:

Այսպիսով, առջևի ուղեղի կիսազնդերի և միջին ուղեղի տեսողական ընթացիկների միջև ֆունկցիոնալ փոխհարաբերությունների կարգավորումն իրագործվում է փոխադարձ-ինդուկցիոն մեխանիզմներով, որոնք ներգործում են ինչպես վերընթաց ուղղությամբ՝ տեսողական ընթացիկից դեպի կիսազնդերը, այնպես էլ վարընթաց ուղղությամբ՝ կիսազնդերից դեպի տեսողական ընթացիկը: Այսպիսի փոխկախվածություն հաստատվում է նաև կենտրոնական ներվային սիստեմի մյուս բաժինների, մասնավորապես, ուղեղիկի հետ:

Փաստերի հաջորդ խումբը վերաբերում է սիմպատիկ ներվային սիստեմի և գլխուղեղի կեղևի փոխհարաբերությանը: Բավականակնառու էին էլեկտրական ակտիվության փոփոխություն արդյունքները պարանոցային սիմպատիկ հանգույցի միակողմանի արմատահանումից հետո:

Գլխուղեղի կեղևի ունեցող գործունեությունը վրա ուղեղիկի ու սիմպատիկ ներվային սիստեմի ազդեցության ուղղությամբ մեր կատարած փորձերի արդյունքները պետք է դիտարկել վերոհիշյալ ներվային սիստեմների ազապտացիոն-տրոֆիկ դերի մասին Լ. Ա. Օրբելյու ուսմունքի տեսակետից, այն ներվային սիստեմների, որոնք իրենց ազդեցությունն իրագործում են կամ ուտիկուլար ֆորմացիայի միջոցով, կամ էլ այդ սիստեմները գլխուղեղի կեղևի հետ կապող ներվային ուղիների միջոցով: Թե վերը

նշված մեխանիզմներից որը պետք է համարել արժանահավատ և անաշատար, այդ հարցը հանգիստանում է մեր հետագա հետազոտությունների խնդիրը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Физиол. журн. СССР, XVIII, 5, 739, 1935. Арх. биол., 30, 243 (1930).
2. Майоров Ф. П., Неменов М. Н., Васильева Л. С. Тез. докл. юбил. научн. сессии, посвящ. 100-летию со дня рождения акад. И. П. Павлова, М. 1949, стр. 85.
3. Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы, М.-Л., 1938.
4. Павлов Б. В. Тез. докл. научн. сессии Ленинград. гос. унив., Л., 1955, стр. 25.
5. Поленов А. Л. Медицинское прибавление к Морскому сборн., 1—5 (1901).
6. Карамян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Л., 1956. Физиол. журн. СССР, XXIV, 1, 12, (1948).
7. Красуский В. К. Условные рефлексы у собак после оперативного повреждения мозжечка. Автореферат. 1955.
8. Лившиц Н. Н. Тр. Ин-та физиологии им. И. П. Павлова, 2, 11, 1947.
9. Моисеев Е. А., Обухова М. А., Тонких А. В. Физиол. журн. СССР, т. 33, 563, 1947.
10. Попов Н. Ф. Сов. невропатол., психиатр., психогигиена, 3, в. 11—12, 168, (1934). Сб. тр. Ин-та высш. нервн. деят. комм. акад. 141, 1929.
11. Загорулько Т. М. Электрофизиологический анализ зрительного анализатора лягушки; кандид. дисс., т. Л., 1954.
12. Bonvallet M., Dell P. et Hubel G. C. R. de la Soc. de Biol. 147, 166, 1953. J. Physiol. 45, 46, 1953.
13. Baumgarten R. und Mollica A. Pfl. Arch. 259, 79, 1954.
14. Baumgarten R., Mollica A., Moruzzi G., Pfl. Arch. 259, 56, 1954.
15. Dell P., J. Physiol., 44, 471, 1952.
16. Hampson J. L., J., Neurophysiol 12, 1, 1949.
17. Lindsley D. B., Schreiner L. H. and Magoun H. W. J. Neurophysiol., 12, 197, 1949.
18. Luciani L. Das Kleinhirn, Leipzig, 1893.
19. Rotballer A. B. J. EEG and Klin. Neurophysiol., 8, 4, 1956.
20. Snider R. S. and Eldred E., J. Neurophysiol., 1, 27, 1952.
21. Snider R. S., McCulloch W. S. and Magoun H. W. J. Neurophysiol., 12, 5, 1949.