

Г. Е. ГРИГОРЯН

К ВОПРОСУ О ЛОКАЛИЗАЦИИ ПРОВОДЯЩИХ ПУТЕЙ ДВИГАТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА В СПИННОМ МОЗГУ

Провозглашением закона Белла-Мажанди о распределении афферентных и эфферентных нервных путей между корешками спинного мозга была открыта новая страница в истории физиологии центральной нервной системы. С этого времени начинается усиленная разработка вопросов структуры и функции проводящих систем спинного мозга и, в частности, разработка физиологии задних столбов. Последние же по современным представлениям являются проводящими системами двигательного анализатора*.

Стремясь дать краткий очерк развития представлений о локализации проводящих путей двигательного анализатора в спинном мозгу, мы ставим своей задачей осветить лишь основные этапы развития исследований в этом направлении. Такая постановка вопроса вызвана тем, что при значительном расширении наших знаний в этом направлении, еще и теперь многие исследователи придерживаются тех старых классических схем, которые не могут соответствовать ни данным современной нейрофизиологии, ни морфологии.

Как известно, первые исследования в области изучения функции задних столбов связаны с именами Ch. Bell [24], Magandie [35], Longet [33] и др., которые еще в начале XIX столетия на основании экспериментальных данных признавали, что задние столбы, являясь продолжением задних корешков, имеют чувствительную природу.

Другие исследователи—Rolando [37], Brown-Sequard [28], не отмечали потери чувствительности при перерезке задних столбов спинного мозга. После такого вмешательства чувствительность тела ниже повреждения не нарушалась, а, напротив, в опытах Brown-Sequard, как правило, имело место повышение чувствительности—гиперэстезия. В тех опытах, когда перерезались все тракты спинного мозга кроме задних столбов, Brown-Sequard констатировал полную потерю чувствительности членов тела ниже перерезки.

M. Schiff [38] в своих опытах с повреждением задних столбов спинного мозга обнаружил нарушения, которые квалифицировал как изме-

* Руководство по неврологии, т. I, книга 2, Медгиз, 1957.

нения в ощущениях нижележащих областей тела. При этом нарушалось преимущественно осязательное чувство, а также чувство положения членов тела в пространстве. Эти нарушения, по данным автора, со временем восстанавливались, вследствие постепенного упражнения животного.

Ewald [29], производя у одной собаки удаление задних столбов спинного мозга на протяжении 70 мм, получил тактильную и термическую анестезию с атаксией движений. Что касается болевой чувствительности, то она была нарушена сравнительно мало или даже вполне сохранялась. По данным автора, явления атаксии со временем исчезали, в то время как тактильные и термические ощущения еще продолжали оставаться нарушенными.

A. Bickel [25] у собаки (десятинедельного возраста) производил удаление задних столбов спинного мозга в области средних грудных позвонков на протяжении 10 мм. Спустя день после операции, животное могло пользоваться всеми конечностями при передвижении. Однако, как отмечает автор, задняя часть туловища собаки при беге сильно покачивалась, а задние конечности передвигались очень неловко. Указанные нарушения со временем выровнились. Что касается осязательной и термической (холодовой) чувствительности, то они в течение четырех месяцев не компенсировались.

A. Ferrago и S. Vaggera [30], производя экспериментальное повреждение задних столбов спинного мозга в области шейных, грудных и поясничных сегментов у обезьян, констатировали, главным образом, потерю или ослабление чувства позы и потерю или ослабление способности к произвольным тонким хватательным движениям в «пораженных» конечностях. Однако отмеченные нарушения в течение шести месяцев в значительной степени выровнились.

Определенное место в изучении функции задних столбов занимают исследования школы В. М. Бехтерева. Так, еще в 80-х годах прошлого столетия В. М. Бехтерев [3] убедился, что задние столбы не имеют отношения к болевой чувствительности. Перерезав задние столбы спинного мозга у разных животных (птиц, кроликов и собак), он отмечал нарушение мышечно-суставного чувства, выражающееся в атаксии движений.

И. В. Боровиков [4], изучая кожную и мышечную чувствительность с помощью откидной доски, а также смещением членов и придаванием им неудобных положений, обнаружил, что при перерезке задних столбов спинного мозга нарушается ощущение положения конечностей и дискоординация движений.

Ф. Ф. Гольцингер [10], перерезав задние столбы спинного мозга у собак, не наблюдал аналгезии в нижележащих частях тела, из чего следовало, что длинные волокна задних столбов не имеют ничего общего с болевой чувствительностью. Термические ощущения, по данным автора, представлялись сохраненными. Далее он отмечал у животных резкую атаксию. При этом собаки передвигались пошатываясь, не чувствуя положения конечностей в пространстве. Указанные нарушения автор связывает с ослаблением мышечной и осязательной чувствительности след-

ствие перерезки длинных восходящих путей в составе задних столбов, большинство из которых не перекрещиваются в спинном мозгу.

Я. Б. Чудновский [21] изучал волосковые рефлексy и осязательную чувствительность у птиц, кошек и собак после перерезки задних столбов спинного мозга. В результате опытов автор убедился, что волосковые рефлексy сохраняются, а что касается осязательного чувства, то оно понижается непосредственно после операции и с заживлением раны восстанавливается.

В. М. Бехтерев, обобщая данные своей лаборатории, заключает, что задние столбы спинного мозга являются в основном проводниками мышечно-суставного чувства.

Более поздние исследования посвящены изучению роли проприоцептивной сигнализации в осуществлении двигательных условных рефлексов.

По данным В. П. Протопопова [17] и его сотрудников, после перерезки задних столбов (без гистологического контроля) спинного мозга у собак исчезают выработанные условные двигательные рефлексy, а новые не вырабатываются. На основании этого автор приписывает важную роль проприоцептивным импульсам в осуществлении условного двигательного акта.

А. А. Ющенко [22] с сотрудниками, проверив данные лаборатории Протопопова, пришли к заключению, что как частичная, так и полная перерезка задних столбов (гистологический контроль только у одной собаки) не препятствует проявлению выработанных условных двигательных рефлексов. В другой серии опытов им удалось также выработать условные рефлексy после предварительного повреждения задних столбов. Однако, как отмечают А. А. Ющенко и его сотрудники [2а], после повреждения задних столбов исчезает тонический компонент условной двигательной реакции, что авторы связывают с выпадением импульсов от мышечно-суставного аппарата. На основании своих данных они отрицают значение проприоцептивной сигнализации, как необходимого звена в условнорефлекторной двигательной реакции.

К. Lachley [34], с целью выяснения роли периферических сенсорных механизмов в запоминании и осуществлении простых и сложных «лабиринтных» навыков у крыс, производил полную перерезку задних столбов спинного мозга на уровне третьего шейного позвонка. Хотя это вмешательство привело к заметным расстройствам кинестетической чувствительности, однако, как указывает автор, приобретенные навыки не утрачивались.

Г. Vrbova и Е. Gutmann [39], изучая условнодвигательные (падабельные) рефлексy до и после сдавливания и перерезки чувствительных мышечных нервов конечностей у крыс, приходят к заключению, что проприоцептивная сигнализация имеет важное значение для нормального течения двигательных условных рефлексов, ибо отсутствие афферентной сигнализации с конечности приводит к тормозным явлениям в коре мозга и, таким образом, к угашению условных двигательных рефлексов.

Морфо-физиологическими исследованиями Э. Ш. Айрапетьянца [23] и Л. С. Гамбаряна [5] установлено, что после сегментарного повреждения (перерезки) задних столбов спинного мозга у собак на уровне первого шейного позвонка сохраняются ранее выработанные и вырабатываются новые условнодвигательные тонические рефлексы. Более того локальное удаление задних столбов в различных отделах спинного мозга и на различном протяжении как у взрослых собак [6], так и у щенков [7] не приводит к исчезновению ранее выработанных и не препятствует выработке новых условных тонических рефлексов. При этом локомоторные функции страдают незначительно; животные, выходя из наркоза, могут свободно пользоваться всеми конечностями при передвижении; при этом наблюдается лишь слабая атаксия.

Наши исследования, проведенные в том же аспекте, показывают, что разобщение путей задних столбов спинного мозга путем их частичной экстирпации не приводит к выпадению ранее выработанных условнодвигательных тонических рефлексов (рис. 1).

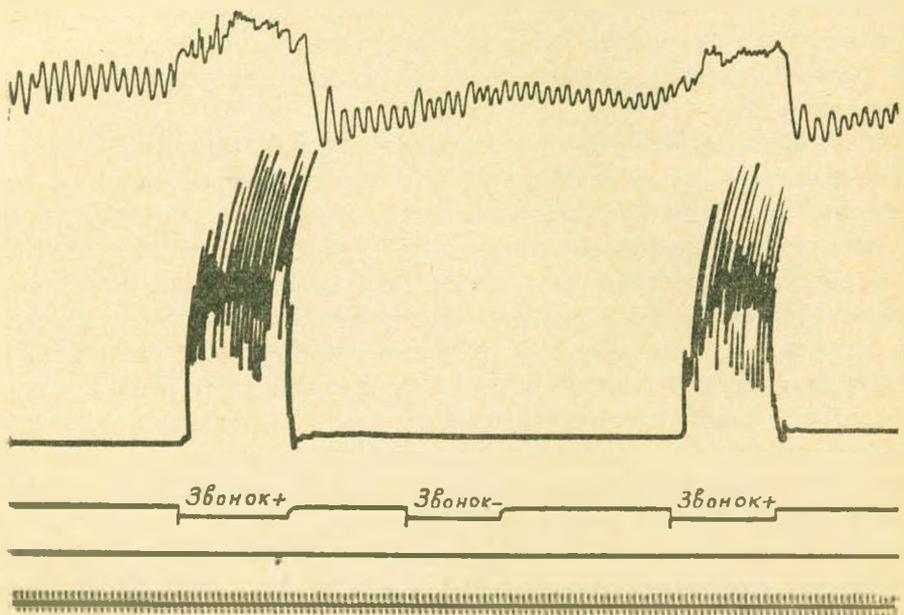


Рис. 1. Собака № 6 (4—5-летнего возраста). Условные электрооборонительные двигательные рефлексы на следующий день после частичной экстирпации задних столбов спинного мозга в области средних грудных позвонков. Обозначения сверху вниз: запись дыхательных движений, запись двигательной реакции, отметка условного раздражителя, отметка безусловного раздражителя, отметка времени в сек. Знак (+) указывает на положительный условный сигнал, знак (—) — на отрицательный.

Таким образом, благодаря исследованиям вышеуказанных авторов, установлено, во-первых, что задние столбы спинного мозга имеют чувствительную природу и являются главными магистралями основной массы центральных нервных проводников мышечно-суставной чувствительности. Далее, в результате повреждения этих кинэ-

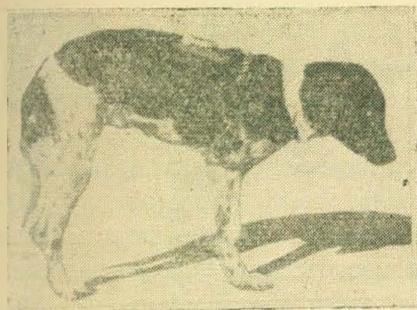


Рис. 2. Щенок № 15 (5-6-месячного возраста). После перекрестной ампутации двух конечностей, спустя две недели, производилось удаление задних столбов спинного мозга в области 5-7 грудных позвонков на протяжении 20 мм. Снимок сделан на следующий день после операции.

стетических нервных путей наступают нарушения координации локомоторных актов (атаксия), которые со временем компенсируются. И наконец, установлено, что при нарушении целостности задних канатиков спинного мозга не исчезают ранее приобретенные двигательные рефлексы и представляется возможным выработка новых.

Продолжая изучение физиологической функции задних столбов спинного мозга, мы обратили внимание на вопросы выявления удельного значения последних в осуществлении интрацентральных функциональных перестроек, вызванных повреждением опорно-двигательного аппарата [9, 11, 12, 14]. Опыты были осуществлены в трех вариантах.

В первом варианте повреждение задних столбов производилось после ампутации одной задней или передней конечности, а также после перекрестной или односторонней ампутации двух конечностей у собак, то есть на фоне уже наступивших функциональных перестроек в статокINETической координации (рис. 2).

Известия XI, № 10-3

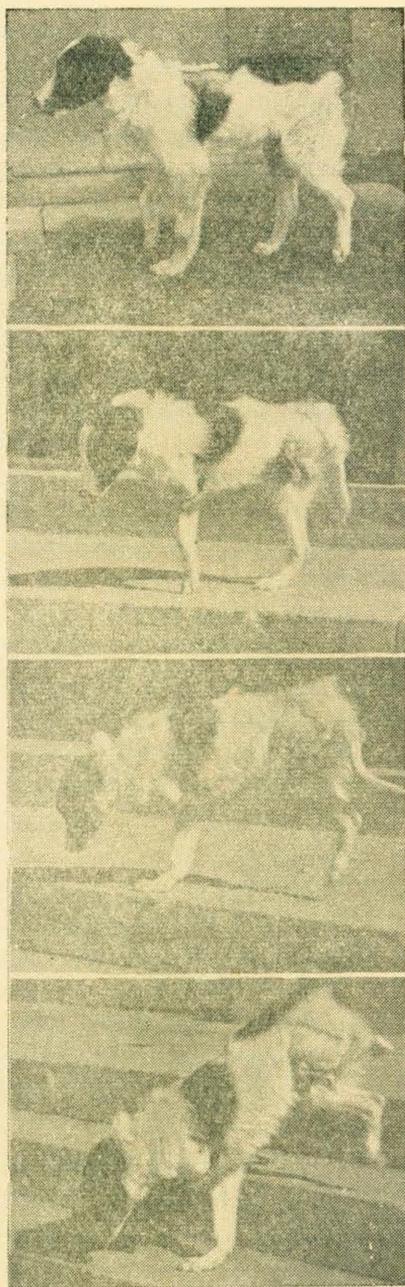


Рис. 3. Собака № 21 (1,5-2-летнего возраста). а) На следующий день после удаления задних столбов спинного мозга в области 6-7 грудных позвонков на протяжении 20 мм; б, с, д) на следующий день после левосторонней ампутации двух конечностей.

В другом варианте предварительно удалялись задние столбы и, спустя несколько дней после заживления раны, вызывались функциональные перестройки в координации движений путем ампутации (рис. 3).

В третьем варианте ампутация конечностей и частичная экстирпация задних столбов производились одновременно.

Независимо от формы эксперимента, во всех случаях, если экстирпация задних канатиков производилась локально, без «острого» повреждения прилегающих нервных путей, а также отсутствовали дальнейшие посттравматические разрушения и прогрессирующий распад спинномозговой ткани, то как щенки, так и взрослые собаки, выходя из послеоперационного состояния (от нескольких часов до 1—2 дней), могли самостоятельно вставать и, подпрыгивая, передвигаться на двух контралатерально или ипсилатерально расположенных конечностях. В указанных случаях отмечалась лишь незначительная слабость в конечности ниже участка повреждения спинного мозга. Однако этот симптом нарушения статокINETической координации обнаруживается не всегда и к тому же проходит в ближайшие послеоперационные дни.

В некоторых случаях, для выяснения предела компенсаторных возможностей центральной нервной системы, нами производилось повторное удаление задних столбов спинного мозга выше первой операции. Выходя из наркоза, животные также ловко пользовались двумя конечностями при передвижении.

Таким образом, однократное и двухкратное нарушение целостности задних канатиков спинного мозга не нарушало и не препятствовало возникновению функциональных перестроек в статокINETической координации.

Исходя из этих данных, следует заключить, что целостность задних столбов спинного мозга не играет роли в осуществлении интрацентральных перестроек. Но так как задние столбы являются проводниками проприоцептивной сигнализации, то можно было сделать и другое заключение, как это делают некоторые авторы [22, 15], что сигналы, идущие от мышечно-суставного аппарата, не играют роли в осуществлении отмеченных перестроек. Однако подобное заключение оказалось бы в полном противоречии со многими экспериментальными и клиническими наблюдениями, указывающими, что без информации, идущей от моторного органа, головной мозг не может точно управлять и контролировать его функцией [24, 19, 16, 1, 2, 23]. Следовательно, отрицая значение целостности задних столбов спинного мозга в осуществлении функциональных перестроек, вызванных ампутацией конечностей, мы не имеем основания исключить значение кинестетической сигнализации в этом процессе. Но если это так, тогда следовало бы ответить на вопрос, каким же путем сигналы от мышечно-суставного аппарата достигают головного мозга? Ведь по классическим представлениям морфологии и нейрофизиологии задние столбы являются единственными трактами, проводящими эти сигналы.

Ответить на этот вопрос можно было в виде следующих допущений: Можно было бы полагать, что после повреждения проводящих про-

приоцептивных путей нарушенные функции выравниваются благодаря репаративной регенерации последних. Однако, не отрицая возможности такого механизма вообще [20], в нашем конкретном случае нельзя было представить регенерацию проводящих путей, поврежденные концы которых находились друг от друга на расстоянии нескольких сантиметров, и к тому за такой короткий срок. Поэтому можно было сделать другое более вероятное предположение, а именно, что в интактном, целостном организме определенная часть кинэстетических нервных волокон задних столбов на различных уровнях спинного мозга, выходя из состава дорзальных канатиков или отдавая длинные коллатерали, вступает в другие тракты спинного мозга и доходит до соответствующих ядер продолговатого мозга. Благодаря этим окольным путям обеспечивается возможность проприоцептивной сигнализации при разобщении дорзальных канатиков.

Наконец, можно было полагать, что часть заднекорешковых кинэстетических нервных волокон, вступая в спинной мозг, минует задние столбы и поднимается вверх по другим отделам белого вещества.

Наше предположение относительно существования «резервных» путей проприоцептивной чувствительности, сделанное на основании физиологических данных, в последующем было проверено и специальными гистологическими исследованиями. Так, спустя 9—20 дней после локального удаления задних столбов спинного мозга в грудном отделе на протяжении 1—3 см, обработка гистологических срезов поврежденного спинного мозга по стандартному методу Гомори обнаружила отсутствие реакции на кислую фосфатазу не только выше участка удаления пучков Голя и Бурдаха, но, что более важно для нас, и в боковых и пирамидных трактах спинного мозга (рис. 4). Этот факт дает основание считать правильным положение, что помимо задних столбов имеются и другие функционально полноценные проприоцептивные пути, идущие вне дорзальных столбов.

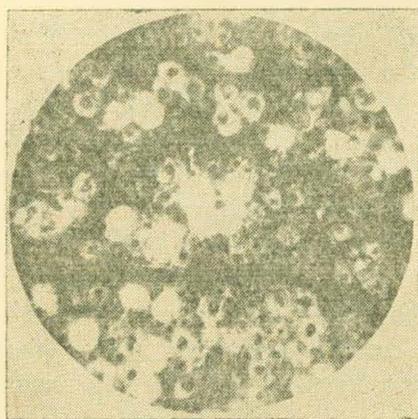
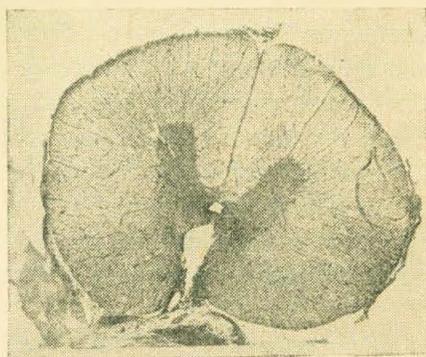
Следовательно, при повреждении прямых путей задних столбов на определенном уровне спинного мозга, кинэстетическая сигнализация от отделов, лежащих ниже операции, может осуществляться по оставшимся окольным или резервным путям.

Правильность наших данных и заключения может быть аргументирована и некоторыми старыми и новыми литературными данными.

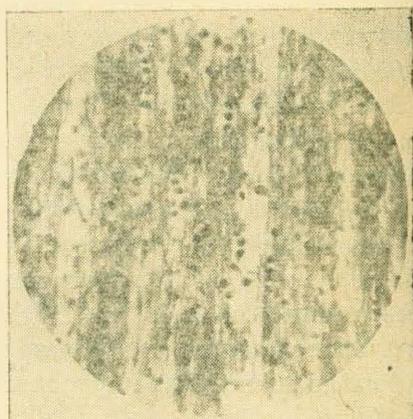
В. М. Бехтерев [3] на основании своих исследований сделал допущение, что часть волокон от мышечно-суставного аппарата должна проходить по боковым столбам. Боровиков в лаборатории Бехтерева обнаружил, что после перерезки задних столбов перерождение наблюдается и в других трактах спинного мозга.

В последнее время норвежскими [26, 27] и американскими [31, 32, 36] учеными гистологическими и электрофизиологическими методами установлено также наличие дополнительных нервных путей экстеро- и проприоцептивной сигнализации в боковых и пирамидных трактах спинного мозга кошек.

Однако следует отметить, что констатируя такой важный и фундаментальный факт, никто из указанных авторов не сделал попытки дать физиологическую оценку этим резервным путям глубокой чувствительности в приспособительных реакциях животного организма.



б



с

Рис. 4. Щенок № 29 (3-месячного возраста). а) Поперечный срез спинного мозга в области удаления задних столбов спинного мозга на уровне 6—7 грудных позвонков. Препарат фиксирован на двадцатый день после повреждения задних столбов и окрашен по методу Гомори. На препарате отсутствуют задние столбы и задние рога; б) область пирамидных трактов выше участка повреждения на 2 сегмента. Наряду с нормальной картиной поперечных срезов нервных волокон (нервная оболочка и аксон) также видны множества нервных волокон без аксонов в виде бесцветных кружочков; в) щенок № 30 (2,5-месячного возраста). Продольный срез спинного мозга в области боковых трактов выше участка повреждения на 4 сегмента. На препарате видны в большом количестве фрагментированные нервные волокна в виде цепочек. Препарат окрашен по методу Гомори.

Лишь Э. Ш. Айрапетьянц [23] и Л. С. Гамбарян [5, 8], исходя из представлений о роли сигнализации «снизу вверх» и опираясь на свои экспериментальные данные, пришли к заключению, что эти дополни-

тельные пути должны играть важную роль в передаче проприоцептивной сигнализации в случае повреждения задних столбов.

Нам кажется, что именно эти окольные кинэстетические пути, будучи функционально полноценными в условиях компенсаторно-адаптационных отношений, обеспечивают те быстрые функциональные перестройки в статокинетической координации, которые мы наблюдаем в случае наших экспериментов [9, 12].

Таким образом, приведенные выше морфо-физиологические данные дают основание считать правомочным требование некоторых авторов [36, 8], предлагающих пересмотреть классическое представление об узкой локализации проводящих афферентных путей двигательного анализатора и выдвинуть представление о рассеянной локализации этих путей в центральной нервной системе.

В соответствии со всем изложенным структура проводящих систем двигательного анализатора может быть представлена в виде длинных путей, идущих как по задним столбам, так и по боковым и передним. Такая схема может объяснить те многие факты, которые не укладываются в рамки старых представлений.

Физиологическая лаборатория
Института акушерства и гинекологии
Министерства здравоохранения АрмССР

Поступило 1 VIII 1957 г.

Կ. Ե. ԿՐԻՎՈՐՅԱՆ

**ՀԱՐԺՈՂԱԿԱՆ ԱՆԱԼԻԶԱՏՈՐԻ ՀԱՂՈՐԴԱԿԻՑ ՈՒՂԻՆԵՐԻ
ՏԵՂԱԿԱՅՄԱՆ ՀԱՐՑԻ ՇՈՒՐՋՁ**

Ա մ փ ո փ ու մ

Համաձայն կրտսիկ ներլուֆիդուրդիալի և մորֆոլոգիալի բազմաթիվ տրվյալների, շարժողական անալիզատորի, այլ կերպ ստամ¹ ոսկրա-մկանա-հոդան զբաղող շարժման հարգից ուղիները տեղակալված են միմիայն ողնուղեղի հետևի սղաներում: Սակայն, ինչպես ցույց են տալիս փորձերը, Գոլի և Բուրգալի ներվախրձերի ամբողջականության խախտման դեպքում, անգամ երբ վերջինս տեղի է ունենում ֆունկցիոնալ տեղաշարժման ֆոնի վրա (երկու վերջավորությունները խաչաձև կամ միակողմանի անգամահատված կենդանիների մոտ), ինչպես մարմնի համասարակշռության և լուծմոտոր ֆունկցիաները, այնպես էլ պայմանական շարժիչ ռեֆլեքսները վերականգնվում են: Հարց է ծագում² ինչպե՞ս բացատրել խանգարված ֆունկցիաների կոմպենսացման մեխանիզմը:

Նշելով ֆունկցիաների և ներվալին ուղիների ու կենտրոնների ստատիկ սահմանափակ տեղակալման տեսությունից, հարկիվ թե կարելի լինի տալ շատ թե ընդ գոհացուցիչ պատասխան: Սակայն ժամանակակից ներլուծորդիան և ֆիզիոլոգիան, հենվելով ֆունկցիաների դինամիկ տեղակալման ուսմունքի վրա (Ի. Մ. Անչենով, Ն. Ե. Դեգենակի, Ի. Պ. Պալլոս), հնարավորություն ունեն ավելի ճիշտ մեկնաբանելու այն նոր փաստերը, որոնք չէին կարող

իրենց լուծումն ստանալ հին սխեմաների օգտիներում: Այս տեսակետից, մեր ֆիզիոլոգիական տվյալները հիմք են ապրիս եզրակացնելու, որ, բացի ողնուղեղի հետևի սյուններից, պետք է որ գոյություն ունենան, այսպես կոչված, պահեստային միանալին զգացողություն հաղորդող ներվաթելեր, տեղարաշխված ողնուղեղի կողմնային և առաջնային սյուններում: Ահա այս «լրացուցիչ» ներվաթելերն էլ ապահովում են խանգարված ֆունկցիաների վերականգնումը, երբ փաստված է գլխավոր ուղին՝ ողնուղեղի հետևի սյունները:

Բացի այս, հատուկ հիստոքիմիական հետազոտությունը հնարավորություն տվեց ուղղակի ապացուցելու վերոհիշյալ օրինաչափության նկատմամբ արված ենթադրությունը:

Ելնելով ինչպես գրականության, այնպես էլ մեր փորձերի տվյալներից, հարց է դրվում վերանայել շարժողական անալիզատորի կենտրոնական ուղիների տեղակայման կլասիկ սխեման:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анохин П. К., Физиологический журнал СССР, т. 38, 6, 1952.
2. Анохин П. К., Общие принципы компенсации нарушенных функций и их физиологическое обоснование. М., 1956.
3. Бехтерев В. М., Основы учения о функциях мозга. Вып. 3, 1905.
4. Боровиков И. В., Значение задних столбов спинного мозга в проведении мышечного чувства. Дисс., СПб., 1900.
5. Гамбарян Л. С., Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга, Ереван, 1953.
6. Гамбарян Л. С., Доклады АН СССР, т. ХСVIII, 2, стр. 307, 1954.
7. Гамбарян Л. С., Доклады АН СССР, т. 105, 5, стр. 1125, 1955.
8. Гамбарян Л. С., К вопросу о локализации функций в спинном мозгу, Ереван, 1956.
9. Гамбарян Л. С. и Григорян Г. Е., Доклады АН СССР, т. 117, 3, стр. 535, 1957.
10. Гольцингер Ф. Ф., Чувствующие пути в спинном мозгу. Дисс., СПб., 1896.
11. Григорян Г. Е., Второе совещание, посвященное компенсаторным приспособлениям при органических поражениях центральной нервной системы. Тезисы докл., Изд. АН АрмССР, 1956.
12. Григорян Г. Е., Известия АН АрмССР (сер. биол. и сельхоз. наук), т. X, 3, 1957.
13. Григорян Г. Е., Известия АН АрмССР (сер. биол. и сельхоз. наук), т. X, 8, 1957.
14. Григорян Г. Е., Известия АН АрмССР (сер. биол. и сельхоз. наук), т. XI, 4, 1958.
15. Кряжев В. Я., Журн. Природа, 4, стр. 44, 1938.
16. Павлов И. П., Полное собрание трудов, т. 3, стр. 467, 1949.
17. Протопопов В. П., Современная психоневрология, I, стр. 41, 1931.
18. Раева Н. В. и Раппопорт Е. Я., Физиологический журнал СССР, т. 17, 3, стр. 644, 1934.
19. Сеченов И. М., Избранные философские и психологические произведения, Госполитиздат, 1947.
20. Струков А. И. и Лапин С. К., Архив патологии, т. 18, 8, стр. 1956.
21. Чудновский Я. Б., К вопросу о путях проведения волосковой чувствительности. Дисс., СПб, 1907.

22. Ющенко А. А., Советская невропатология и психиатрия и психогигиена, т. 2, вып. 5, стр. 61, 1933.
23. Айрапетьянц Э. III., Die höhere Nerventätigkeit und die Rezeptoren der inneren Organe. Berlin, 1956.
24. Bell Ch., An idea of a New Anatomy of the Brain. London, 1811.
25. Bickel A., Münchener medicinische Nochenschrift 45, Jahrgang, 37, S. 1166, 1898.
26. Brodal and Walberg., Archives of Neurology and Psychiatry, vol. 68, 6, p. 755-1952.
27. Brodal and Kaada, Journal Neurophysiology, vol. 16, p. 567, 1953.
28. Brown-Sequard. Лекции о физиологии и патологии центральной нервной системы, 1867 (русск. перевод).
29. Ewald. Demonstration eines Hundes dem ein 70 millim. langes stück der Hinterstränge des Rückenmarkes entfernt ist. Deutsche medicinische Wochenschrift. 30, s. 217, 1898.
30. Ferraro A. and Barrera S., Brain, vol. 57, part 1, p. 307, 1934.
31. Gardner E. and R. Noer, Am. J. Physiology, vol. 168, 2, p. 437, 1952.
32. Gardner E. and B. Haddad, Am. J. Physiology, vol. 172, 2, p. 475, 1953.
33. Longet, Anatomie et physiologie du systeme du nerveux de l'homme et des animaux vertèbrés, 1842.
34. Lachley K. C., Мозг и интеллект. 1933 (русск. перевод).
35. Magandie F. Physiol. exp., 2, 276, 2, 366, 1822.
36. Morin F., Am. J. Physiology, vol. 172, 2, p. 483, 1953.
37. Rolando, Цитируется по В. М. Бехтереву (1905).
38. Schiff M., Über die Funktion der hinteren Stränge des Rückenmarkes. Ges. Beitr. zur Physiol., Bd. III, S. 260, 1896.
39. Vrbova G. and E. Gutmann, Physiologia Bohemoslovenica, vol. V, Fasc. 1, 1956.
40. Vrbova G. and Gutmann E., Ceskosl. pediatrie, 11, 6, 1956.