ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

XXXII. 8. 1979

УДК 612.843

ОСОБЕННОСТИ И ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ЭРГ ЛЯГУШЕК В ПОСТМЕТАМОРФОЗНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

В. С. МИРЗОЯН

Приводятся данные о наличии определенной закономерности в развитии ЭРГ в онтогенезе у закавказской и озерной лягушек в постметаморфозном периоде жизни. После этого периода амплитуда волн ЭРГ развивается поэтапно, т. е. вначале у молодых особей b-волна имеет небольшую величину, в дальнейшем, на втором этапе жизни (в среднем возрасте), она достигает максимума, а затем несколько снижается и остается на этом уровне. В ходе становления ЭРГ с возрастанием амплитуды b-волны наблюдается одновременное уменьшение а-волны, и наоборот, уменьшение амплитуды b-волны сопровождается повышением а-волны.

Изучению становления электроретинограммы (ЭРГ) головастиков в онтогенезе посвящен ряд работ [10—12], в которых обстоятельно исследовано развитие ретинальных функций. Доказано образование пигментного эпителия нейральной сетчатки на раннем этапе развития головастиков [10—12, 14, 15].

Сопоставлением данных о развитии структуры сетчатки глаза и становлении ЭРГ в онтогенезе у головастиков при разных температурах и кормовых условиях [10, 11] получена первая электроретинограмма у 5-дневного (34-я стадия) головастика в виде монофазного положительного потенциала. На этой стадии, согласно гистологическим данным, в сетчатке начинается дифференцировка слоев и зрительных клеток [18]. На 7-й день (36-я стадия) исчезает медленный потенциал и появляется а-волна ЭРГ с небольшой амплитудой и с большим латентным периодом. Интересно отметить, что на 8-й день (39-я стадия) с увеличением амплитуды, латентный период ее уменьшается. В это время появляется также а-волна ЭРГ. По гистологическим данным [18], слой сетчатки утолщается, завершается дифференцировка зрительных элементов; в палочках исчезают вакуоли, наружный сегмент колбочек приобретает коническую форму; ядра палочек и колбочек занимают дефинитивное положение. Ядра палочек находятся под наружной пограничной мембраной, а ядра колбочек—глубже. Делается заключение, что на 42-й и 47-й стадиях развития головастиков ЭРГ окончательно принимает характерный для нее вид — дифференциация структур сетчатки завершается.

Материал и методика. С учетом этих данных для наших исследований были избраны головастики, превращающиеся в лягушат, т. е. наземных. На этой стадии (70—80-й день после вылупления головастиков в зависимости от климатических условий) хвост головастика исчезает.

Опыты ставились на 100 закавказских (Rana camerani Begr) и 200 озерных лягушках (Rana ridibunda pallas). Они были разделены в основном на 3 возрастные группы. Поскольку отсутствует способ точного определения возраста лягушек, нами был использован метод, основанный на измерении длины тела.

Первая группа — 99 молодых лягушат, вес и размер которых варьировал в пределах 5—25 г, среди них были такие, у которых еще сохранились следы хвоста. Лягушата этого возраста имеют форму, схожую с формой тела взрослых, хорошо оформленные передние и задние конечности. Эта стадия, по Терентьеву [13], называется стадией молодого [invenis] лягушонка без хвоста («сеголетка»).

Вторая группа — 102 лягушонка в основном среднего возраста — от 40 до 60 г.

Третья группа—99 взрослых лягушек, длина тела которых варьировала в пределах 60—160 мм, а масса—50—150 г.

Результаты и обсуждение. Первая серия опытов была поставлена на молодых нормальных лягушатах. Электроретинограммы получены при световом раздражении сетчатки разной интенсивности в условиях темновой и световой (на фоне постоянного освещения 100 люкс) адаптации глаза.

У этих животных отмечалась хорошо выраженная ЭРГ со всеми компонентами ЭРГ взрослых особей: а-волна, в виде отрицательной фазы, выражена четко, имеет величину 120 мкв с продолжительностью 50 мсек, латентный период составляет 30 мсек. Затем она медленно переходит в положительную в-волну с амплитудой 390—400 мкв и длительностью 168 мсек. Далее эта волна переходит во вторую отрицательную фазу, имеющую величину 100 мкв, длительность — 670 мсек. Затем возникает положительная с-волна, имеющая величину 40 мкв и продолжительность 1 сек. Выключение света приводит к возникновению положительной d-волны. При интенсивности светового раздражения 1,4 дж с длительностью 350 мсек, d-волна отсутствует. Лабильность сетчатки при интенсивности света в 0,135 дж в условиях темновой адаптации достигает 12—18 гц, а при световой—10—16 гц.

При раздражении глаза светом интенсивностью 0,45 дж возникает ЭРГ с латенцией 30 мсек. Величина а-волны при этом равна 100 мкв, а длительность 31 мсек. Волна b, по-видимому, протекает быстрее и быстрее переходит к отрицательной фазе. Ее амплитуда достигает 320 мкв, а продолжительность—166 мсек. Волна-с уменьшается и при интенсивности света 0,135 дж почти исчезает.

Величина и длительность а-, b- и с-волн в условиях темновой и световой адаптации при различных интенсивностях светового раздражения приведены в таблице.

В условиях световой адаптации ЭРГ носит более быстротечный характер. Величина в-волны при интенсивности в 1,4 дж имеет острый пик. Латентный период ЭРГ при этом составляет 30 мсек. Величина а-волны составляет 60 мкв с длительностью 30 мсек, а b-волны—соответственно 340 мкв и 166 мсек. Волны-с и -d отсутствуют.

При интенсивности света 0,45 дж латентный период ЭРГ составляет 42 мсек, а-волна уменьшается до 40 мкв, а длительность до 32 мсек. Волна b, с заостренной верхушкой, имеет величину 300 мкв, длитель-

ность—150 мсек. Отсутствуют c- и d-волны. Лабильность в условиях световой адаптации составляет при этом 16 гц.

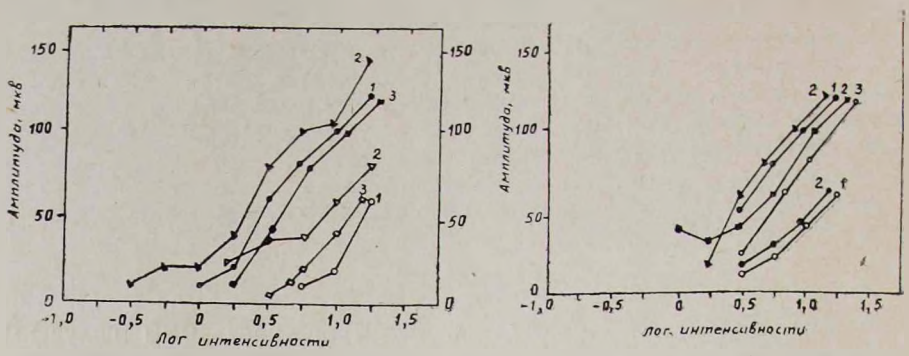

Рис. 1. Изменение величины a-волны ЭРГ в условиях темновой (черный) и световой (светлый) адаптации при разных интенсивностях фотостимуляции у озерных (А) и закавказских (Б) лягушек разных возрастов: 1 — молодых, 2 — средних и 3 — взрослых

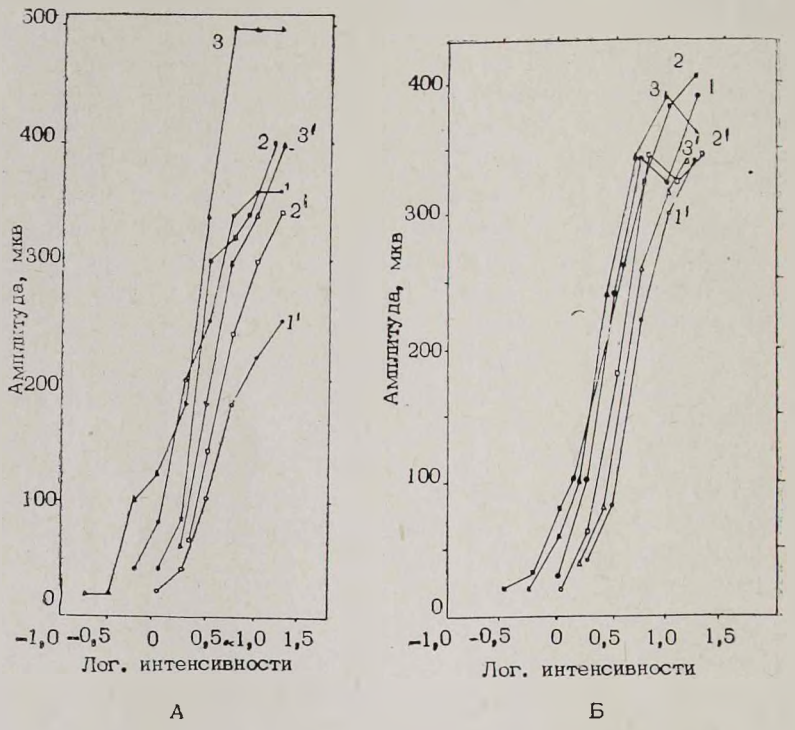

Рис. 2. Изменение амплитуд b-волны в ЭРГ озерных (А) и закавказских (Б) лягушек разного возраста: 1 — молодые, 2 — средние, 3 — взрослые, в условиях темновой (черный) и световой (светлый) адаптации при разных интенсивностях фотостимуляции.

Примерно такая же картина получена у озерных лягушат. Разница лишь в том, что в условиях темновой адаптации, при интенсивностях

света 0,045 и 0,023 дж, ЭРГ имеет выраженную b-волну. В условиях световой адаптации ЭРГ отмечается лишь при интенсивности света 0,045 дж и более. Лабильность при темновой адаптации составляет 24, а при световой—28 гц.

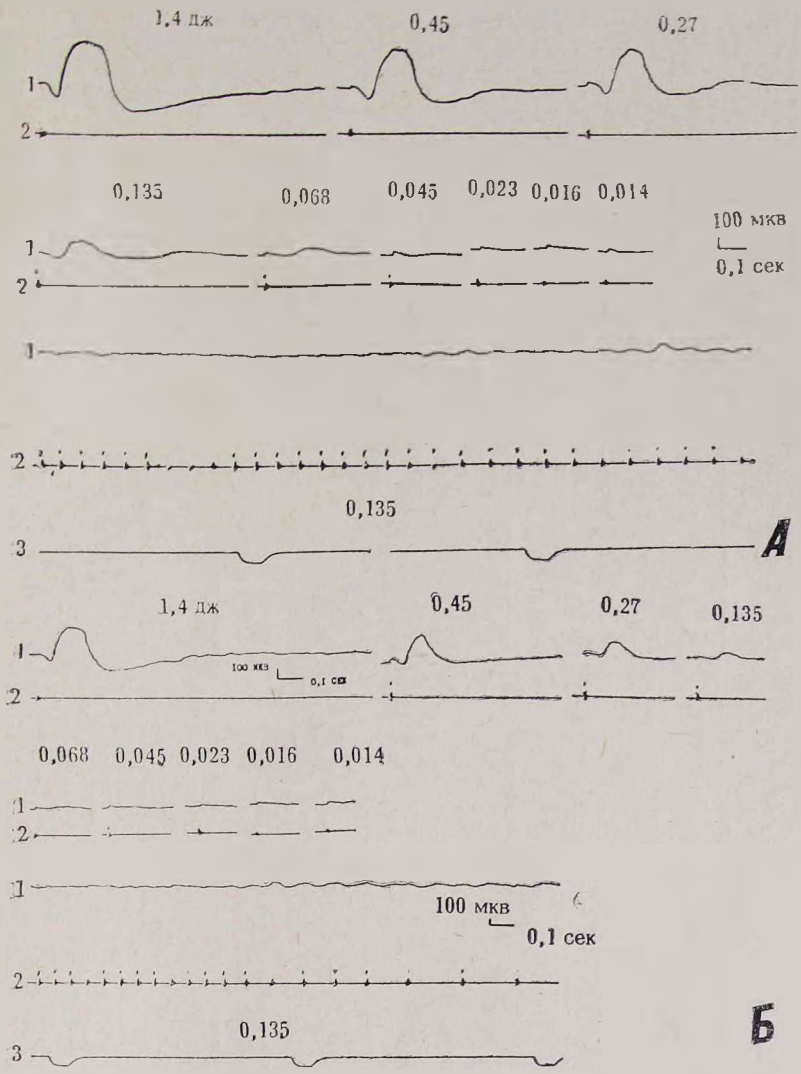

Рис. 3. ЭРГ среднего возраста закавказской лягушки в условиях темновой (А) и световой (Б) адаптации при различных интенсивностях и частотах фотостимуляции (10—14 и 6—15 гц при 0,135 дж.).

Величины b-волны ЭРГ у молодых лягушат обоих видов в различных условиях адаптации в виде гистограммы показаны на рис. 2. В таблице приводятся цифровые данные — аплитудные значения и временные параметры компонентов ЭРГ молодых лягушек при разных ин-

тенсивностях светового раздражения темно- и светлоадаптированного глаза (таблица).

Таблица

Величины (мкв) и длительность (мсек) a-, b- и c-волн ЭРГ в условиях темновой и световой адаптаций при различных интенсивностях светового раздражения

Интенсивность света, джоули	Темновая						Световая					
	волны ЭРГ											
	a		b		c		a		b		c	
	величина	длительность	величина	длительность	величина	длительность	величина	длительность	величина	длительность	величина	длительность
	Лягушка № 45 (молодая) Размер—35 мм Масса—8 г											
1,4	120	50	390	168	40	1000	60	30	340	166	—	—
0,45	100	31	320	166	35	900	40	32	300	150	—	—
0,27	80	30	340	125	30	500	20	32	220	125	—	—
0,135	51	41	240	125	20	400	10	32	80	125	—	—
0,068	—	—	100	165	10	200	—	—	40	83	—	—
0,045	—	—	30	166	—	—	—	—	—	—	—	—
0,023	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,016	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,014	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Лягушка № 56 (средний возраст) Размер—80 мм Масса—75 г											
1,4	60	42	420	330	40	990	120	32	340	166	40	100
0,45	60	42	340	290	20	600	40	36	300	160	20	100
0,27	40	42	320	290	20	400	30	36	240	160	10	50
0,135	30	32	300	320	20	200	20	36	140	140	—	—
0,068	20	16	80	208	10	—	10	36	60	83	—	—
0,045	—	—	40	166	10	—	—	—	—	—	—	—
0,023	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,016	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,014	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Лягушка № 285 (взрослая) Размер—75 мм Масса—69 г											
1,4	120	42	420	250	40	660	120	36	340	208	20	580
0,45	100	50	380	208	20	600	300	32	320	125	20	360
0,27	60	42	320	200	20	500	60	42	340	166	—	—
0,135	40	30	260	166	10	166	30	30	180	166	—	—
0,068	30	40	100	166	—	—	—	—	60	125	—	—
0,045	40	42	80	250	—	—	—	—	20	83	—	—
0,023	—	—	30	125	—	—	—	—	—	—	—	—
0,016	—	—	20	180	—	—	—	—	—	—	—	—
0,014	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Вторая серия опытов проводилась на лягушках среднего возраста. У этих животных ЭРГ полностью дифференцирована и состоит из трех компонентов. В условиях темновой адаптации, при стимуляции глаза светом разной интенсивности, возникает хорошо выраженная b-волна с двумя фазами. При интенсивности светового раздражения в 1,4 дж ла-

тентный период ЭРГ достигает 29—31 мсек, а-волна выражена хорошо, величина ее амплитуды достигает 60—140 мкв, длительность—42 мсек. Волна b ЭРГ достигает больших величин (400—500 мкв), в положительной фазе. Через 190—270 мсек она переходит во 2-ю, отрицательную, фазу, с амплитудой в 200 мкв и длительностью 250 мсек, затем появляется с-волна, величиной 20—40 мкв и длительностью 800—1000 мсек. Волна d в ЭРГ не отмечается.

При интенсивности света в 0,45 дж у озерных лягушек выявляется картина, аналогичная обнаруженной у закавказских лягушек.

У обоих видов лягушек в ЭРГ возникают четко выраженные компоненты: а-волна имеет дугообразную форму, с амплитудой, равной 120—160 мкв, продолжительностью 42 мсек, амплитуда b-волны имеет величину 260—500 мкв, продолжительность 160—250 мсек; с-волна имеет меньшую амплитуду (20 мкв), ее продолжительность равна 100—160 мсек; с-волна при раздражении светом 0,27 дж становится еще меньше и начиная с 0,135 дж и ниже полностью отсутствует.

С уменьшением интенсивности светового стимула волны ЭРГ постепенно уменьшаются: а-волна исчезает при интенсивности 0,023 дж, а b-волна сохраняется даже при самом слабом световом раздражении—0,014 дж.

Картина ЭРГ в условиях темновой адаптации у лягушек средних возрастов приведена на рис. 3. Лабильность темноадаптированной сетчатки животных этого возраста составляет 20—24 гц (рис. 3, внизу). В условиях световой адаптации при интенсивности светового раздражения в 1,4 дж ЭРГ также выражена хорошо, однако она носит более компактный характер, в том отношении, что процесс протекает быстрее, чем при темновой адаптации, хотя ее амплитуда уменьшается. При этом а-волна имеет амплитуду 60—120 мкв и продолжительность 30—60 мсек, ее величина постепенно уменьшается параллельно уменьшению интенсивности света. Интересно отметить, что при интенсивности света в 0,068 дж (на фоне постоянного освещения) у обоих видов лягушек ЭРГ отсутствует. При этих же условиях лабильность сетчатки достигает 16—20 гц (рис. 3 и таблица).

В третьей серии опытов. У обоих видов взрослых лягушек ЭРГ в условиях темновой адаптации имела такую же форму (с хорошо выраженными компонентами), какую мы наблюдали в первой и второй сериях опытов. Однако компоненты ее протекают медленнее, чем у животных среднего возраста, и имеют большую амплитуду. Латентный период ЭРГ в среднем составляет 29—35 мсек. Величина а-волны достигает 60—120 мкв, а продолжительность—40—50 мсек. Что касается b-волны, то ее величина достигает 300—420 мкв, а продолжительность—200—250 мсек. Отрицательная фаза b-волны имеет величину 120 мкв, продолжительность—500 мсек.

Форма и величина компонентов ЭРГ уменьшается с уменьшением интенсивности света. При стимулах 0,016 дж и ниже ЭРГ отсутствует. Лабильность составляет 20—24 гц.

В условиях световой адаптации а-волна у взрослых лягушек становится более резкой и имеет заостренную верхушку, с амплитудой 60—120 мкв и продолжительностью 36—42 мсек; с уменьшением интенсивности света она постепенно уменьшается и при 0,135 дж почти полностью исчезает.

Волна b при интенсивности света 1,4 дж 2-фазная, с амплитудой 340 мкв и длительностью 160—200 мсек. Двухфазность сохраняется и при интенсивности света 0,45 дж, а при 0,27 дж она имеет только положительную фазу. При интенсивности освещения 0,023, 0,016 и 0,014 дж ЭРГ отсутствует (таблица). Лабильность при этом режиме света составляет 24 гц.

Результаты трех серий опытов, проведенных в возрастном аспекте, показывают, что а-волна ЭРГ обнаруживается при интенсивности стимулов в интервале 1,4—0,135 дж, при более низких интенсивностях света она отсутствует. У темноадаптированных животных среднего возраста отмечается умеренная выраженность компонентов ЭРГ при всех интенсивностях света. Однако в условиях светового режима величина компонентов ЭРГ наибольшая в молодом и среднем возрасте.

Результаты измерения а-волны ЭРГ лягушек разных возрастов в условиях темноты и света (при постепенном повышении светового стимула) показывают, что у обоих видов и разных возрастов животных ответы сетчатки увеличиваются параллельно увеличению интенсивности света. Однако у лягушек среднего возраста имеется предел усвоения стимулов, отмечающийся при интенсивности света 0,068 дж, а у остальных возрастов ответная реакция не наблюдается (рис. 1).

Как видно из рис. 1, b-волна закономерно увеличивается с увеличением интенсивности света, но при более сильном раздражении (1,4 дж), в особенности у животных среднего и зрелого возраста, в условиях темновой адаптации она уменьшается. Вероятно, сильный раздражитель является тормозящим фактором для функции сетчатки (рис. 2).

У лягушек всех возрастов и обоих видов латентный период ответа при интенсивности света 1,4 дж малоизменчив, изменения происходят в пределах 2—6 мсек как в условиях темновой, так и световой адаптации глаза.

Анализируя полученные данные, можно отметить, что а-волна ЭРГ в условиях темновой адаптации в среднем у молодых животных имеет сравнительно большую амплитуду, чем у средних, и меньшую, чем у взрослых (рис. 4). Однако при световой адаптации у молодых она меньше, чем у животных среднего возраста, у взрослых она больше; продолжительность варьирует в незначительных пределах (рис. 4).

Из всех компонентов ЭРГ наибольший интерес представляют закономерности развития b-волны в онтогенезе. Амплитуда ее с возрастом увеличивается, в среднем возрасте достигая максимальной величины. У взрослых она снижается, почти приближаясь к максимуму у молодых и носит стабильный характер. Уменьшается также ее продолжительность. Видимо, это объясняется более быстрым протеканием нервных

процессов, связанных с возрастом, снабжающих зрительный центр информацией, необходимой для более быстрого приспособления к новым факторам внешней среды. Так, у молодых животных b-волна имеет амплитуду 365—410 мкв и длительность 148—157 мсек, тогда как у лягушек среднего возраста эти показатели составляют 425—465 мкв и 350—

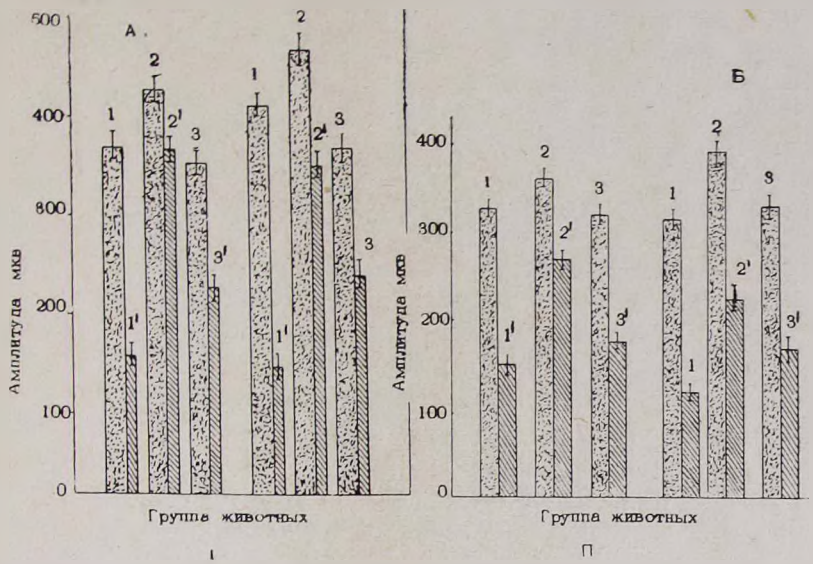

Рис. 4. Амплитуда и длительность b-волны в ЭРГ лягушки в условиях темновой (I) и световой (II) адаптации при 1,4 дж светового раздражения. А—закавказские, Б — озерные. Величина: 1 — молодые, 2 — средние и 3 — взрослые. Длительность: 1^1—молодые, 2^1—средние и 3^1—взрослые.

365 мсек, а у взрослых животных—380—400 мкв и 228—238 мсек соответственно. Как видно из этих данных, у молодых и взрослых животных амплитуда и длительность этой волны почти одинаковы как в условиях световой (рис. 4), так и темновой адаптации.

Волна-с в большинстве случаев появляется при сильных световых раздражениях и имеет дугообразную форму с амплитудой 25—50 мкв и продолжительностью 8—15 мсек. Интересно, что у озерных лягушек с развитием животного с-волна постепенно увеличивается, а у закавказских видов — наоборот. Однако продолжительность ее у молодых меньше, чем у средних, а у взрослых она также уменьшается, как и b-волна.

Кроме возрастных особенностей отмечаются также индивидуальные. Так, иногда у молодых особей величина a-волны или b—больше, чем у взрослых. Однако вариационно-статистические достоверные усредненные данные свидетельствуют о том, что закономерности развития и становления электрических процессов, протекающих в сетчатке, могут быть показателями, определяющими возраст.

Анализируя данные, можно заключить, что амплитуда b-волны на-

растает поэтапно. На начальном этапе она имеет определенную величину амплитуды, а затем вновь постепенно увеличивается, в дальнейшем несколько уменьшается, достигая прежнего уровня. Аналогичная картина имеет место в условиях световой адаптации.

Таким образом, с возрастом животного наблюдается увеличение амплитуды b-волны и ее длительности, а в дальнейшем у взрослых лягушек имеет место уменьшение амплитуды и длительности этой волны. Как видно, для более интенсивного процесса требуется также большее время.

Такая стадийность напоминает процесс возникновения, развития и формирования компонентов ЭРГ в онтогенезе у других видов животных [3, 4, 6]. Интересно, что в наших других опытах [1, 5, 8] с целью выяснения этапности развития и совершенствования различных уровней зрительной системы, от сетчатки до мозга, мы пытались создать модель угнетения биоэлектрической активности этих структур путем постепенного их лишения кровоснабжения и отравления нейротропным ядом гранозаном. Были изучены закономерности как угнетения и исчезновения биопотенциалов (ЭРГ и ЭЭГ), так и их восстановления в условиях постепенной нормализации кровоснабжения сетчатки и по ходу лечения гранозановой интоксикации [1, 2, 8, 9]. При изучении характера влияния общей и местной острой анемизации сетчатки на зрительную функцию голубя [5, 7, 8] были обнаружены явления функционального регресса. Показано, что постепенное выпадение функций сетчатки при кровопотере происходит поэтапно: вначале, в первые же секунды анемизации, происходит активация биопотенциалов и общее возбуждение ц. н. с., затем — выравнивание a- и b-волн ЭРГ, а в дальнейшем их полное исчезновение. Такая стадийность аналогична процессу возникновения и развития компонентов ЭРГ в онтогенезе. Однако следует отметить, что при этом процессы восстановления идут в два раза медленнее, чем процессы угнетения. Фактически закономерность поэтапного развития ЭРГ в онтогенезе повторяется и при восстановлении нарушенных зрительных функций, вызванных хирургическими и химикатными средствами.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели
АН АрмССР

Поступило 11. XII 1978 г.

ԳՈՐՏԻ ԱՋՔԻ ԷԼԵԿՏՐԱՑԱՆՑԱԳՐԻ ՁԱՐԳԱՑՄԱՆ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐՆ ՈՒ ԴԻՆԱՄԻԿԱՆ ԵՏՄԵՏԱՄԱՐՏՈՂԱՅԻՆ ՇՐՋԱՆԻ ՕՆՏՈԳԵՆԵԶՈՒՄ

Վ. Ս. ՄԻՐԶՈՅԱՆ

Կովկասյան ու լճային գորտերի եամետամորֆոզային շրջանի օնտոգենեզում բացահայտվել է էլեկտրացանցագրային (ԷՑԳ) զարգացման որոշակի օրինաչափություն։ ԷՑԳ ալիքները հասակի զարդացմանը զուգահեռ աստիճանաբար աճում են, ըստ որում b-ալիքը փոքր հասակի գորտերի մոտ մթային ադապտացիայի պայմաններում ունի 290 մկվ մեծություն, միջին հասակում

աստիճանաբար մեծանալով հասնում է 450 մկվ, իսկ հետագայում մեծահասակների մոտ փոքր-ինչ իջնելով հասնում է 350 մկվ և երկար ժամանակ մնում այդ մակարդակի վրա։ Նման պատկեր ստացվում է նաև լույսային ադապտացիայի պայմաններում։ Հակառակ արդյունք ստացվում է a-ալիքի զարգացման ընթացքում։

Այսպիսով, b-ալիքի մեծացման դեպքում ցածր է a-ալիքը և ընդհակառակը a-ալիքի մեծացման դեպքում ցածր է մնում b-ալիքը։ Այսպիսի ֆունկցիոնալ փոխհարաբերությունը վկայում է այն մասին, որ աչքի ցանցաթաղանթում ցուպիկաձև բջիջների ինտենսիվ զարգացման ընթացքում դավաթաձև բջիջները մնում են անփոփոխ (միջին հասակում), իսկ երբ հասուններների մոտ աճում է դավաթաձև բջիջների ապարատը, ապա ցուպիկաձև բջիջների ապարատը մնում է անփոփոխ՝ այսինքը գտնվում է «արգելակման» վիճակում։ Հնարավոր է, որ այս երևույթը կապված է ցանցաթաղանթի մետաբոլիզմի զարգացման առանձնահատկությունների հետ։

PECULIARITIES AND DYNAMICS OF FROG ERG DEVELOPMENT AT POST-METAMORPHOSE ONTOGENESIS

V. S. MIRZOYAN

Some data have been obtained revealing regularities of ERG development of frogs at their post-metamorphose period of life. ERG wave amplitude at mentioned period develops by stages. It increases at the beginning, reaches maximum at middle age and somewhat decreases afterwards. a-wave amplitude changes in opposite way — it decreases at the beginning and increases later.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Авакян Н. М., Мирзоян В. С., Григорян Р. Б.* Судебная медицина и реаниматология, 319—322, Казань, 1969.
2. *Гзгзян М. Д., Григорян Р. Б.* Сб. Бюро Главной судебно-медицинской экспертизы, 174—178, Ереван, 1971.
3. *Мирзоян В. С., Григорян Р. Б.* Биолог. ж. Армении, *22*, 2, 56—64, 1969.
4. *Мирзоян В. С.*, Мат-лы X научн. конф. физиологов пед. ВУЗов респ. Закавказья, 253—254, Ереван, 1967.
5. *Мирзоян В. С., Григорян Р. Б., Акопян С. А.* Мат-лы Первого съезда физиологов Армении, 71, Ереван, 1970.
6. *Мирзоян В. С.* Мат-лы I-го съезда физиологов Армении, 227—235, Ереван, 1970.
7. *Мирзоян В. С., Акопян С. А.* Тез. докл. 4-й научн. сессии, 173—177, Кировакан, 1976.
8. *Мирзоян В. С., Акопян С. А., Гюлзадян В. С.* Тез. докл. 4-й научн. сессии, 171—173, Кировакан, 1976.
9. *Мушегян Г. П., Мирзоян В. С., Акопян С. А.* Биолог. ж. Армении, *24*, 5, 61—68, 1971.
10. *Оганесян Р. О., Попов В. В., Мочалова П. И.* Научн. докл. высшей школы, сер. биол. наук, 11, 50, 1968.
11. *Оганесян Р. О.* Автореф. канд. дисс., М., 1969.
12. *Попов В. В.* ДАН СССР, *131*, 5, 1960.
13. *Терентьев П. В.* Лягушки. М., 1950.

14. *Gaze R. M.* Quarterey Journnl of Experimental Physiology, *44*, 290—308, Edinb London, 1959.
15. *Gaze R. M.* International Review of Neurobiology, *2*, 1—40. New York, Lor 1960.
16. *Lettvin J. Y. et al.* Sensory Communication, W. Rosenblith (Ed). Cambri M. I. T. Press, 757—776, 1961.
17. *Maturana H. R., Lettvin J. Y., Mc. Culloch W. S., Pitts W. S.* Bull. M Biophysic, *9*, 127—147, 1947. J. Ceen. Physiol, 43, 129—175, 1960.
18. *Saxen L.* Ann. Acad. Sei, te S. A., 4, Biol., 23, 1934.