

УДК 612.833.81+612.826

Г. Е. ГРИГОРЯН

О МЕХАНИЗМАХ КОРКОВО-ПОДКОРКОВЫХ ОТНОШЕНИИ В УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В работе ставилась задача выяснить соотносительную функциональную роль различных корковых и подкорковых нервных комплексов двигательного анализатора в замыкательной деятельности мозга с использованием различных моделей адаптивного поведения. С этой целью у собак до или после мозговой операции вырабатывались условные двигательные рефлексы локального и общего поведения с оборонительной и пищевой направленностью. Полученные данные позволяют заключить, что взаимодействие соматического, слухового и зрительного анализаторов в процессе выработки условных рефлексов происходит не только посредством внутрикорковых и межкорковых связей, но может осуществляться и через «специфические» и «неспецифические» таламо-корковые проекционные системы. Удельное значение каждого из комплекса замыкательного аппарата мозга в формировании и реализации двигательных навыков различного адаптивного значения может быть самым различным в зависимости от критериев, по которым оценивается данное поведение.

Условный рефлекс (УР) даже в самой элементарной форме проявления является сложным интегрированным актом, отражающим и обуславливающим целостную, синтетическую деятельность самых различных популяций нервных элементов, расположенных на разных уровнях головного мозга. Это положение вытекает из самого принципа структурно-функциональной конструкции анализаторных систем мозга, предопределяющего возможность встречи и взаимодействия самых различных информационных во внутри- и межанализаторных формациях коры и подкорки [2—4, 16, 18, 20, 29].

«Временная связь» понятие обобщенное. Оперировать им в поисках структурного основания поведения вообще, без учета конкретных параметров, характеризующих данный приобретенный двигательный акт, не только затрудняет решение вопроса, но нередко приводит к взаимоисключающим выводам [10]. Поэтому для правильного и эффективного изучения вопросов структурной организации УР принципиально важным является параметризация разных адаптивных реакций: по степени сложности, форме и характеру периферического моторного проявления поведения, модальности сигнальных раздражителей, степени сложности сенсорного дифференцирования и, наконец, биологической модальности побуждающих поведение факторов [1, 3, 6, 8—11, 14].

Именно с этих позиций в течение последних лет нами проводились комплексные морфо-физиологические исследования, направленные на оценку роли различных структурных комплексов коры и подкорковых

образований двигательного анализатора в формировании УР различного адаптивного значения.

Эксперименты проводились на собаках с помощью разных методических приемов выработки двигательных УР. Локальные позно-тонические УР задних конечностей вырабатывались на базе электрокожно-болевого и пищевого подкрепления. Общедвигательно-пищевые УР образовывались в форме прямолинейной побежки (от исходной позиции к месту подкрепления) и по типу альтернативного выбора сторон подкрепления на основе пространственного и частотного анализа сигнальных раздражителей. Как правило, у каждого подопытного животного последовательно вырабатывались несколько УР разного адаптивного значения. Условными раздражителями служили: тоны разной высоты (400—1000 гц), свет (75 вт) и кожно-механическое раздражение (касалка) наружной поверхности бедра. Контроль условнорефлекторной деятельности (УРД) сочетался с хирургическим повреждением корковых ядер двигательного анализатора (12 собак), межанализаторных связей на уровне коры и подкорки (6 собак) и таламических ядер (16 собак). В каждой серии экспериментов проводились два варианта опытов. В одном УР изучались до и после мозговой операции, в другом — операция предшествовала выработке УР. Рассечение коры и подлежащего белого вещества производилось глубиной 7—8 мм по краям коронарной и ансапной борозд с пересечением границы задней сигмовидной и латеральной извилин вплоть до межполушарной сагитальной щели. Ростральный полюс «обрезки» проходил через переднюю границу передней сигмовидной извилины. Таким путем разобщались сигмовидные извилины от височной, теменной и затылочной областей коры больших полушарий. «Подрезка» коры производилась в области коронарной извилины на всем ее протяжении. Обширное удаление таламических структур осуществлялось транскаллозально путем отсасывания. Электролитическое разрушение отдельных ядер таламуса производилось анодом постоянного тока (сила 8—10 Ма, длительность 2—2,5 мин.) через стереотаксически ориентированный электрод по координатам атласа мозга собаки Лима и соавт. [23]. Полученные данные обрабатывались статистически.

По окончании опытов мозг собак подвергался макро- и микроскопическому серийному исследованию на клеточную и волокнистую структуру по методам окраски Ниссля и Шпильмейера. Ниже представлены наиболее типичные примеры, характеризующие результаты отдельных серий исследований.

1. Двигательные УР после экстирпации коркового ядра двигательного анализатора. Опыты показали, что аналитико-синтетическая деятельность в условиях отсутствия коры сигмовидных извилин обоих больших полушарий может характеризоваться самым различным образом в зависимости от избранного критерия анализа. Так, у собаки № 110 до мозговой операции вырабатывались двигательно-пищевые УР по сложному типу: по выбору сторон подкрепления (рис. 1, 1А), включающего

одновременно и элементы более простого УР (побежка и подъем передними лапами на кормушку). В последних 30 контрольных опытах (всего 54) средняя величина правильных УР на соответствующие сигнальные раздражители равнялась 80—90%; степень положительного дифферен-

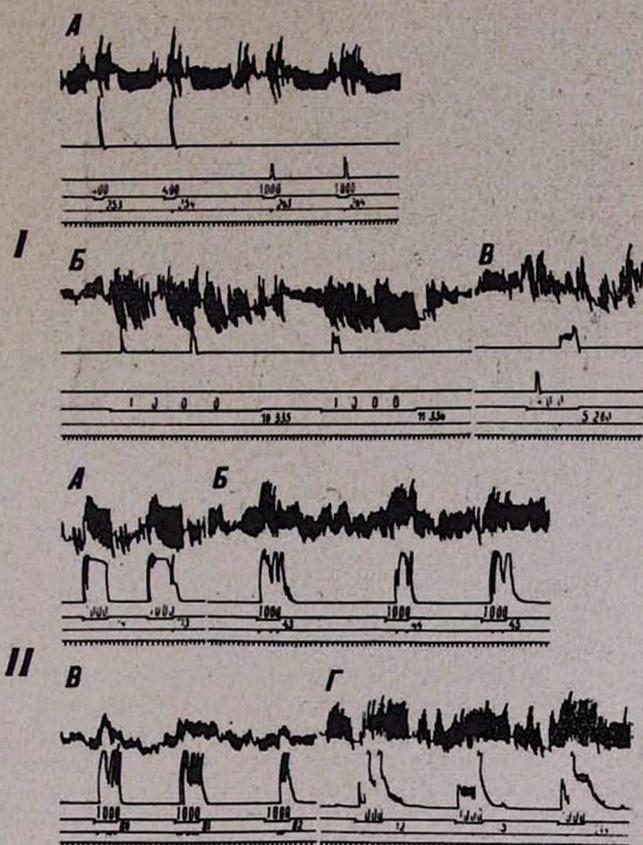


Рис. 1. Фрагменты кимограммы двигательных УР. I. Двигательно-пищевые УР с выбором кормушек. А — до, Б, В — после удаления сигмовидных извили. Обозначения сверху: пневмограмма, подъем на левую кормушку на т. 400 гц, подъем на правую кормушку на т. 1000 гц, отметка условного раздражителя, отметка подкрепления, время 2 сек. II. Двигательно-оборонительные УР правой задней лапы до (А) и после (Б-Г) операции.

цирования — 90—100% (рис. 2, 1А). В упрощенной обстановке (с одной левой или правой кормушкой) в ответ на любой из системы условных раздражителей собака подбегала прежде всего к оставшейся кормушке. В случае неадекватного выбора неподкрепление побуждало животное направляться на место отсутствующей кормушки с последующим возвращением на исходную позицию.

В опытах с экстренным исключением обеих кормушек одновременно сигнальные раздражители вызвали в основном ориентировочно-исследовательскую реакцию на источники пусковых и обстановочных раздражителей.

Полученные данные показывают, что при переходе от сложной ситуации к простой модели адаптивного поведения (с одной кормушкой) решающими факторами, направляющими животное к решению поставленной задачи, являются не столько фавно действующие звуковые раздражители (теряющие свое сигнальное качество во внезапно измененной обстановке), сколько совокупность действий, предшествующих пус-

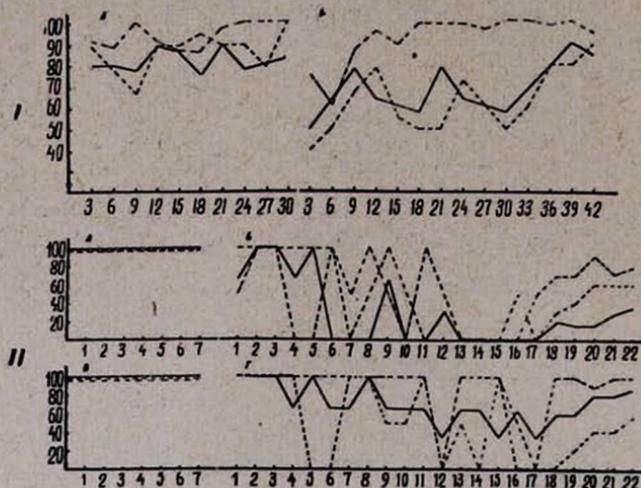


Рис. 2. Динамика изменений средних величин правильных ответных реакций. I. Сплошная линия — побежка к правой кормушке, пунктирная — к левой, третья линия — положительное дифференцирование. По оси абсцисс — число опытов, по оси ординат — величина УР в %. II. Собака № 118. А, В — локальные двигательные-пищевые УР до операции. Б — УР правой, Г — УР левой задней лап после операции. Сплошная линия — УР на т. 1000 гц, пунктирная — на свет, третья линия — УР на касалку.

ковому стимулу обстановочных раздражений в виде системы «предпусковых возбуждений» [3].

В камерной обстановке на звуковые раздражители у собаки вырабатывались локальные УР с правой задней конечности в форме «избегания» (рис. I, II А). После упрочения УР экстирпировались сигмовидные извилины обоих полушарий (рис. 3, А, Б).

В опыте с одной кормушкой (на 24-й день после мозговой операции) поведение животного характеризовалось теми же особенностями, что и в контрольных опытах. Но в отличие от последних пищевая двигательная активность собаки вызывалась и направлялась не только сигналами пусковых стимулов, но и комплексом обстановочных воздействий. Кроме того, угашение ошибочных (неподкрепляемых) реакций происходило намного труднее, чем в норме. Что касается поведения собаки в условиях отсутствия обеих кормушек, то в отличие от контрольных опытов как пусковые, так и обстановочные сигнальные раздражители вызвали активную двигательную-пищевую реакцию на место кормушек, но с хаотичным выбором. В опытах с двумя кормушками с подачей сигнальных раздражителей по выработанному стереотипу были

выявлены также существенные недостатки в сложной аналитико-синтетической деятельности, выражающиеся в неадекватном выборе сторон подкрепления в ответ на соответствующие сигнальные раздражители. В результате собака попеременно направлялась то к одной, то к другой

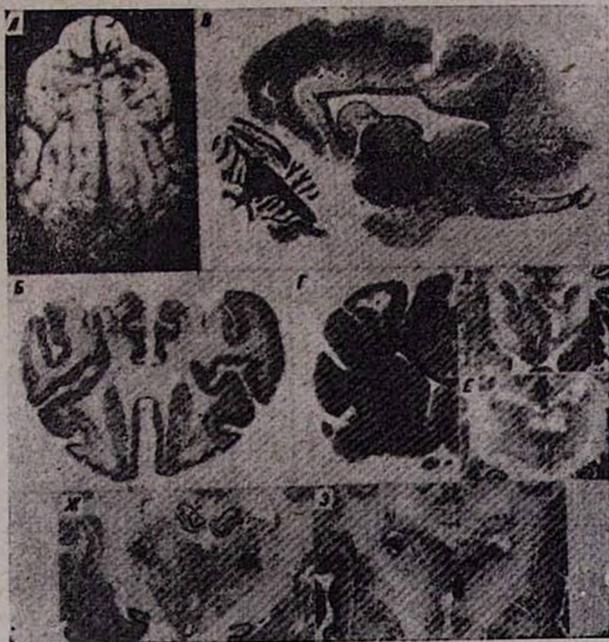


Рис. 3. Морфологический контроль поврежденных структур мозга. Срезы В и Г окрашены по Шпильмейеру, остальные — по Нислю (объяснения в тексте).

кормушке, не различая сигнальное значение стимула (рис. 1, 1Б, В). Эти нарушения ($P < 0,001$) продолжались в течение более чем 1,5—2 мес., после чего нарушенные функции восстанавливались (рис. 2, 1Б). В первых 10—12 опытах заметно расстроилась также способность животного к положительному дифференцированию условных раздражителей по частотным и пространственным признакам (рис. 1, 1Б, В; рис. 2, 1Б).

Таким образом, приобретенное двигательнo-пищевое поведение, осуществляемое в виде побегки к кормушке в ответ на одиночные звуковые раздражители и комплекса обстановочных воздействий, не меняется после двустороннего удаления коркового двигательного анализатора [9]. Однако предъявление более сложной программы действий, требующей от животного активного альтернативного выбора сторон безусловного подкрепления (основанного на пространственной и частотной дискриминации звуковых раздражителей), выявило значительные нарушения в интегративной деятельности [13]. Кроме того, отсутствие сигмовидных извилин коры мозга приводило к нивелированию качест-

венных различий пусковых и обстановочных раздражений, в результате чего не только истинные сигнальные стимулы, но и обстановка в целом приобретала свойства пускового сигнала.

С точки зрения современной концепции «функциональных систем» [3] можно предположить, что в основе этих нарушений лежит распад функций корковых механизмов синтеза (координации) гетеромодальных афферентных воздействий, поступающих в сенсомоторную кору по различным каналам передачи информации [2, 3, 5, 19, 26]. В результате нарушается процесс формирования и последующих этапов целенаправленного поведения — принятие решения (выбору между альтернативами) и акцептор афферентных параметров прогнозируемого результата действия. Локальные позно-тонические УР у собаки оказались полностью утраченными, а в ответ на безусловное болевое раздражение она реагировала фазными спонтанно-разгибательными рефлексивными реакциями правой задней конечности (рис. I, IIБ).

В период полной условной арефлексии по ответам избегания и наличия пищедобывательных УР в обстановке свободного поведения была испытана возможность приобретения другой разновидности адаптивного поведения животного, где также предусматривалось активное вовлечение в локомоторную функцию правой задней конечности. С этой целью производилась ампутация передней и задней конечностей слева. На второй день операции после нескольких неудачных попыток собака, наконец, «находила» ту оптимальную позу на двух точках опоры, которая обеспечивала осуществление в пружинной форме поступательного движения в условиях новых координационных отношений центрально-периферических механизмов опорно-локомоторного аппарата. По мере дальнейшей тренировки (через 1—2 недели) все больше совершенствовались элементы стато-кинетической координации. В этот промежуток времени было проведено еще 12 опытов по «избеганию» с применением более 80 подкреплений, но УР правой задней конечности все еще отсутствовали (рис. I, IIВ). Первые ответы на сигнальные раздражители в виде однократного слабого движения «регистрируемой» лапы появились на 85-ом сочетании. В дальнейшем УР приобретали форму фазической реакции, лишенной, однако, приспособительных свойств. В 25 опытах применялось около 150 подкреплений, но собака так и не достигла эффекта стабильного, полноценного избегания болевого раздражения в заданный интервал времени условной сигнализации (рис. I, IIГ).

Полученные данные позволяют заключить, что для оценки роли коркового соматического анализатора в интегративной деятельности, кроме степени сложности сенсорного анализа, имеет важное значение характер периферического моторного проявления центральной интеграции. Если приобретенная двигательная реакция координируется обширными центрально-периферическими механизмами (условная побежка, ходьба на двух конечностях и др.), то значение корковых сомато-моторных зон сводится к минимуму [8, 10]. Если же данное адаптивное поведение обеспечивается более узким кругом центрально-периферических меха-

низмов (локальные двигательные УР), то роль сенсомоторной коры не ограничивается межанализаторной интеграцией. Наличие в ней механизмов, специализированных в восприятии «скелетно-мышечной» информации и запуске обособленных движений, определяет ее как важное структурное звено замыкательного аппарата мозга в локальных УР [8—11].

2. Двигательные УР после рассечения межанализаторных связей. У собаки № 118 до мозговой операции имелись прочно выработанные локальные двигательно-пищевые УР с обеих задних лап на систему раздражителей (т. 1000 гц, свет, касалка). Кроме того, она была приучена к выбору сторон подкрепления на звуковые стимулы. В десяти предоперационных контрольных опытах величина правильных УР составляла 100% (рис. 2, IА, В). На 12-й день после обрезки коры сигмовидных извилин правого полушария и подрезки левой коронарной извилины (рис. 3 В, Г) были возобновлены опыты с УР. В обстановке свободного поведения при выполнении акта выбора кормушек не было отмечено достоверных нарушений ($P < 0,5$) в анализе пространственных и частотных параметров звуковых сигналов. Однако выявлялись значительные недостатки у собаки в сфере локальных двигательно-пищевых УР на всю систему сигнальных раздражителей (рис. 2, IБ, Г). Характер этих нарушений определялся двумя основными факторами: по типу деструкции структур коркового представительства рефлекторной дуги «регистрируемой» конечности с преимущественной перекрестной иннервацией и по модальности сигнальных раздражителей [13, 14]. В этом можно было убедиться при сопоставлении результатов УРД левой и правой задней конечностей. В течение 12 опытов после операции наблюдалось волнообразное снижение средней величины положительных ответных реакций со стороны правой задней конечности на сигнальные раздражители всех модальностей. За первым этапом последовал период полной условной арефлексии, который сменился фазой постепенного восстановления УРД, не достигшей, однако, в течение 1,5 мес. после операции контрольного критерия (рис. 2, IБ). Такой закономерной смены трех периодов в динамике УРД не наблюдалось при обрезке коры правого полушария, хотя и здесь наступало определенное падение величины УР левой задней лапы на все применяемые условные стимулы (рис. 2, IГ).

При подрезке корково-подкорковых связей более интенсивные нарушения со стороны локальных УР наблюдались на звуковые раздражители, несколько меньше на свет и еще меньше на кожно-механическое раздражение. В случае обрезки коры сравнительно больше нарушений претерпевали УР на свет (42,8%) и всего на 29 и 17,7% снизилась величина правильных ответных реакций соответственно на звук и касалку. Как при подрезке, так и обрезке коры процесс реинтеграции УРД начинался с кожно-тактильных раздражителей. Затем при подрезке восстанавливались УР на свет и медленнее всего на звуковые стимулы (рис. 2, IБ). При обрезке на втором плане (после тактильного) шли УР на звук, а затем только на свет (рис. 2, IГ). Те же особенности различия

в замыкательной деятельности разобщенных (на уровне коры и подкорки) анализаторов еще более наглядно выступали в позно-тоническом компоненте локального избегания.

3. Двигательные УР при обширном и локальном разрушении таламуса. Опыты показали, что если у собак предварительно удалена основная часть одного из таламусов (включая вентро-латеральные, медиальные и передние группы ядер, рис. 3 Д), то скорость появления первых УР локального избегания и общего приближения к кормушке практически не отличается от таковой у интактных собак [11, 12, 14]. Несколько удлиненное время двигательной реакции—побежки (рис. 4А) в первых опытах было связано с маневжными движениями, препятствующими прямолинейному осуществлению заученного движения. Вместе с тем значительно задерживалось дальнейшее укрепление позно-тонической реакции конечности, противоположной стороне поврежденного таламуса (рис. 4 В, Д). Подобно интактным собакам «с места» осуществлялось полноценное условное переключение на противоположную «здоровую» лапу (рис. 4Ж), что свидетельствовало об оптимальном уровне функциональной активности первично неповрежденного полушария (рис. 4Е).

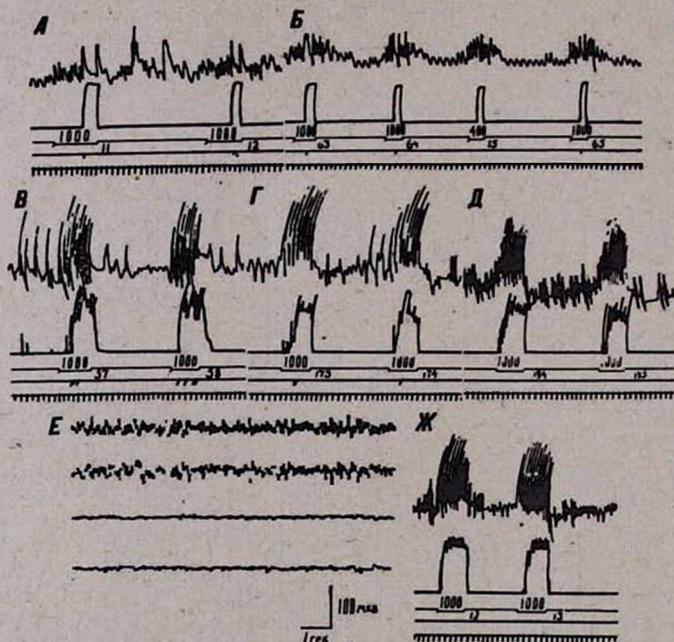


Рис. 4. Выработка двигательных УР после обширного удаления правого таламуса. На кадре Е—ЭЭГ интактного (верхние два канала) и поврежденного (остальные) полушария при комбинированном фронто-париетальном и парието-окципитальном отведениях через игольчатые электроды, вживленные в кость черепа. Запись произведена в условиях кураризации дитилином спустя 3 мес. после операции.

Двусторонняя экстирпация преимущественно ореднелинейной, медиальной и передней групп ядер таламуса (рис. 3 Е) не создавала до-

полнительных трудностей в скорости появления первых УР локального избегания. Последние вырабатывались практически в те же сроки и с той же динамикой, что и при одностороннем повреждении. Однако пробы с переключением локальных УР избегания задних конечностей выявили неспособность животного к правильному, четкому различению сторон локализации условного переключателя. В результате в ответ на пусковые сигнальные раздражители собака реагировала или одновременно обеими конечностями, или хаотичным попеременным сгибанием задних лап. В то же время явно отставал (в 2—3 раза) в сроках процесс выработки и стабилизации условной пространственной ориентации к месту лицевого подкрепления по звуковым и зрительным раздражениям.

Таким образом, при двустороннем удалении части центральных и передних групп ядер таламуса в отличие от обширной односторонней экстирпации сравнительно больше задерживается процесс становления и укрепления общей двигательной ориентации, основанной на сенсорном различении пусковых и обстановочных воздействий [11, 12, 14].

После локального частичного разрушения дугообразного ядра таламуса с обеих сторон УР избегания сохранялись и появлялись постоянно на все сигнальные раздражители. Однако они были лишены полностью тонической реакции. Восстановление прежней формы локального избегания наступало довольно быстро, через один-два опыта. Без изменений осуществлялась реакция выбора сторон подкрепления на звуковые раздражители [14].

Аналогичные изменения в локальных УР избегания (рис. 5 А, В) возникали после разрушения вентрального переднего (рис. 3 Ж), парафасцикулярного и цефалического конца ретикулярного (рис. 3, З) ядра таламуса. Наряду с общностью в эффектах повреждения части «специфических» и «неспецифических» ядер таламуса в отношении условного локального болевого избегания наблюдалось и явное различие. В течение 3—4 недель после разрушения таламических ретикулярных структур продолжались нарушения ($P < 0,001$) в сфере пространственной и частотной дискриминаций звуковых стимулов по выбору кормушек (рис. 5, II А, Б).

Таким образом, опыты с повреждением таламо-корковых связей и собственно таламических структур позволяют предположить, что роль различных функциональных систем таламуса в разнородной высшей интегративной деятельности мозга не сводится лишь к поддержанию общей функциональной активности коры больших полушарий, как это, нередко постулируется в литературе. Современные нейроморфологические [1, 18, 29 и др.] и нейрофизиологические [2, 16, 20, 22, 27 и др.] исследования позволяют рассматривать таламическую ретикулярную формацию как внутриталамический механизм, обладающий необходимыми структурно-функциональными предпосылками не только для переключения импульсов, но и для переработки информации самой различной сенсорной и биологической модальностей. Это означает, что таламус не только источник «слепой силы», он является одним из важных

подкорковых звеньев интегративного (замыкательного) аппарата мозга. Прямым подтверждением этому служат исследования, посвященные электрофизиологии УР [7, 15, 17, 21, 28 и др.].

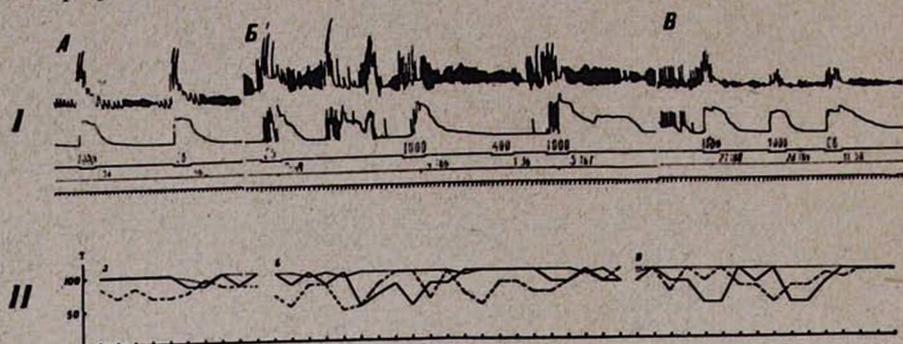


Рис. 5. Двигательные УР после локального разрушения таламических ядер. I. А—В — двигательно-защитные УР до (А) и после (Б, В) разрушения вентрального переднего и рострального полюса ретикулярного ядра таламуса. II. Динамика средних величин правильных ответных реакций по выбору кормушек до (А) и после той же операции (Б) и дополнительного повреждения дугообразных ядер (В) вентрального таламуса. По оси абсцисс — число опытов. Сплошная жирная линия — побежка к правой кормушке на т. 1000 гц, тонкая линия — к левой кормушке на т. 400 гц, пунктир — положительное дифференцирование.

Проведенные исследования позволяют заключить, что корковый двигательный анализатор следует рассматривать не только как высший центральный аппарат локализации гетеромодальных соматических афферентных систем и запуска «эфферентного интеграла» изолированных моторных реакций, но и как «функциональный комбинационный центр» (Павлов), высший аппарат «афферентного синтеза» (Анохин) гетеротопных и разномодальных анализаторных систем мозга. Взаимодействие соматического, слухового и зрительного анализаторов в выработке «произвольных» реакций происходит не только посредством «транскорковых» (внутри- и межанализаторных) связей, но осуществляется и через специфические и неспецифические таламо-корковые проекционные системы. Удельное значение каждого звена комплекса замыкательного аппарата мозга в формировании и реализации двигательных навыков различного адаптивного значения различно в зависимости от тех критериев (характер моторной реакции, модальность сигнальных стимулов, степень сложности сенсорного дифференцирования, качество мотивации поведения и др.), по которым оценивается данная адаптивная реакция. На наш взгляд, структурное основание приобретенного поведения должно определяться не с точки зрения «временной связи» вообще, а индивидуально для каждого конкретного случая адаптивной реакции с учетом тех физиологических параметров, совокупность которых характеризует качество, облик целенаправленного поведения.

Գ. Ե. ԳՐԻԳՐՅԱՆ

ԿԵՂԵՎ-ԵՆԹԱԿԵՂԵՎԱՅԻՆ ՀԱՐԱՔԵՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ԳՈՐԾՈՒՆԵՆՈՒԹՅԱՆ ՄԵՋ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ուսումնասիրվել է մեծ ուղեղի կեղևի հորիզոնական և ուղղահայաց ներվուղիների դերը շարժողական, մաշկային զգացողությունների, լսողական ու տեսողական անալիզատորների պայմանական-ռեֆլեկտոր կապերի և փոխազդեցության գործում: Այս կապակցությամբ փորձի ենթակա շների մոտ մշակվել են տարբեր նշանակության պայմանական շարժիչ ռեֆլեքսներ, ապա վրնասովել են ուղեղի կեղևի շարժիչ կենտրոնները, մրա հորիզոնական և ուղղահայաց ներվային ուղիներն ու մի շարք ներվային զանգվածներ ուղեղի տեսողական բլթերի շրջանում:

Փորձերը ցույց են տվել, որ վերը նշված անալիզատորները պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեության ժամանակ կարող են փոխազդարձ կապերի մեջ մտնել ոչ միայն ներկեղևային և միջկեղևային ներվուղիների միջոցով, այլև ենթակեղև-կեղևային ուղիների և հատկապես թալամուսի «սպեցիֆիկ» ու «ոչ սպեցիֆիկ» ներվային զանգվածների և ուղիների միջոցով:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Адрианов О. С. Дисс. докт. М., 1963.
2. Альб-Фессар Д. Журнал высшей нервной деятельности, 1971, 21, 2, стр. 509.
3. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
4. Асратян Э. А. Очерки по физиологии условных рефлексов. М., 1970.
5. Бюзер П. и Эмбер М. В кн.: Теория связи в сенсорных системах. М., 1964, стр. 214.
6. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора. М., 1962.
7. Гасто А. и Рожье А. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, стр. 18.
8. Григорян Г. Е. Доклады АН АрмССР, 1959, 28, 1, стр. 41.
9. Григорян Г. Е. Дисс. канд. Ереван, 1960.
10. Григорян Г. Е. Журнал экспериментальной и клинической медицины АН АрмССР, 1962, 2, стр. 15.
11. Григорян Г. Е. В сб.: Двигательный анализатор (материалы конференции Ин-та мозга АМН СССР). М., 1965, стр. 24.
12. Григорян Г. Е. В сб.: Центральные и периферические механизмы нервной деятельности. Ереван, 1966, стр. 153.
13. Григорян Г. Е. В кн.: Тезисы и рефераты докладов XXIII совещания по проблемам высшей нервной деятельности. Горький, 1972, стр. 25.
14. Григорян Г. Е., Геворкян О. В. В кн.: Тезисы и рефераты докладов XXI совещания по проблемам высшей нервной деятельности. М.—Л., 1966, стр. 101.
15. Григорян Г. Е., Любимов Н. Н. В кн.: Тезисы и научные сообщения XI съезда Все-союзного физиологического общества. Л., 1970, 2, стр. 88.
16. Дуринян Р. А. В кн.: Интегративная деятельность нервной системы. М., 1968, стр. 196.
17. Иوشي Н., Мацумото Дж., Огура Х., Симокоти М., Ямагути В. и Ямасаки Г. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, стр. 187.

18. Поляков Г. И. Проблемы происхождения рефлекторных механизмов мозга. М., 1964.
19. Рабинович М. Я., Воронин Л. Л. и Скребицкий В. Г. В кн.: Интегративная деятельность нервной системы. М., 1968, стр. 234.
20. Jasper H. In: Handbook of Physiol., 1, 2, 1307, 1960.
21. Kamikawa K., Mellwain a. Adey W. EEG a. Clin. of Neurophysiol., 17, 5, 485, 1964.
22. Kruup P. a. Monnier M. In: International Rev. of Neurobiol., 9, 45, 1966.
23. Lim R., Liu C. a. Moffitt R. A Steriotaxik Atlas of the Dog's Brain, C. Thomas, Springfield, 1960.
24. Nauta W. a. Whitlok In: Brain Mechanisms and Consciouness. Oxford, 81, 1954
25. Nauta W. a. Kuypers H. In: Reticular Formation of the Brain (A Symposium), Boston, 3, 1958.
26. Patton H., Towe A. a. Kennedy T. J. Neurophysiol., 25, 501, 1962.
27. Purpura D., Frigyesi, McMuty J. a. Scarff T. In: The Thalamus. Colymbia Univ. Press, New-York, 153, 1966.
28. Roy John E. Ann Rev. Rhysiol., 23, 451, 1961.
29. Scheibel M. a. Scheibel A. Brain Res., 6, 1, 60, 1967.