

УДК 612.822.3

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ**ВЕРОЯТНОСТНО-СТАТИСТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЗНАЧИМОСТЬ КОНВЕРГЕНЦИИ
ГЕТЕРОГЕННЫХ ВХОДОВ НА НЕЙРОНАХ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ***А. Я. Каплан*

Приведены результаты вероятностно-статистического анализа 111 примеров конвергирования- гетерогенных влияний на 4803 нейронах 28 образований мозга. Данные анализа свидетельствуют о существовании двух принципиально-но различных типов структурной организации конвергентных отношений в нервной системе: взаимозависимого и стохастического. Сделано предположение о том, что первый тип конвергенции гетерогенных входов лежит в основе интегративной деятельности нейронов, тогда как второй тип обеспечивает взаимонезависимую реализацию приходящих по конвергирующим входам влияний в рамках различных функциональных систем.

В начале нынешнего века Ч. Шеррингтон [25] выдвинул идею о конвергенции как фундаментальном принципе деятельности нервной системы, лежащем в основе интегративных процессов. С появлением микроэлектродной техники были получены прямые доказательства существования конвергенции различных влияний на нейронах центральной нервной системы. Однако число только гетерогенных входов к нейрону оказалось значительным, доходящим в случае корковых клеток до $2 \cdot 10^3$ [7]. Даже если число возможных состояний каждого входа ограничено двумя, то для подобных нейронов число возможных вариантов только попарной конвергенции составит $4 \cdot 10^6$, а всего вариантов будет около 2^{2000} .

В связи с этим возникает вопрос о функциональной значимости конвергенции аксонов в каждом конкретном случае: всегда ли экспериментально обнаруживаемая конвергенция гетерогенных входов свидетельствует о физиологическом интегрировании опосредуемых этими входами нервных влияний? Может быть, часть комбинаций гетерогенных входов к нейрону обеспечивает не интегративный процесс, а предполагаемое современными концепциями нервной деятельности [1, 20]

участие одного и того же нейрона в различных функциональных системах. В этих случаях конвергирование гетерогенных влияний на одном нейроне возможно лишь в эксперименте, вне экспериментальных условий конвергентный нейрон будет функционировать как релейное звено, реализующее приходящие по тестируемым входам влияния в рамках различных мозговых механизмов.

С. П. Нарикашвили с соавторами [23] предлагает различать в функциональном аспекте конвергенцию истинную (функционально значимую [18, 19]) и конвергенцию как экспериментальный феномен. Однако эти авторы не находят критерия функциональной значимости конвергенции нервных окончаний. В другой работе [15] подобным критерием предлагается считать ответ нейрона только на одновременное предъявление тестируемых влияний, при полном отсутствии реакций на каждое из них в отдельности. Выбор такого критерия представляется недостаточно обоснованным хотя бы потому, что реакция нейрона только на одновременное предъявление стимулов может быть обусловлена лишь определенным соотношением их интенсивностей.

Принимая во внимание принципиальную невозможность в большинстве случаев какой-либо анатомической реконструкции полисинаптических нейронных сетей [22, 29], мы попытались проверить предположение о существовании двух типов конвергенции гетерогенных входов на нейроне с помощью вероятностно-статистической оценки структурной организации конвергентных отношений в нервной системе. В настоящее время имеется довольно обширная литература, в той или иной мере описывающая процессы конвергенции, однако лишь в некоторых работах [2—6, 8—13, 15—18, 21, 24, 26—28, 30—34] приводятся все данные для расчета необходимых вероятностно-статистических показателей. На основании этих данных нами было проанализировано 111 примеров конвергирования гетерогенных влияний (сенсорная стимуляция, электрическое раздражение мозговых образований и нервов) на 4803 нейронах 28 различных образований мозга.

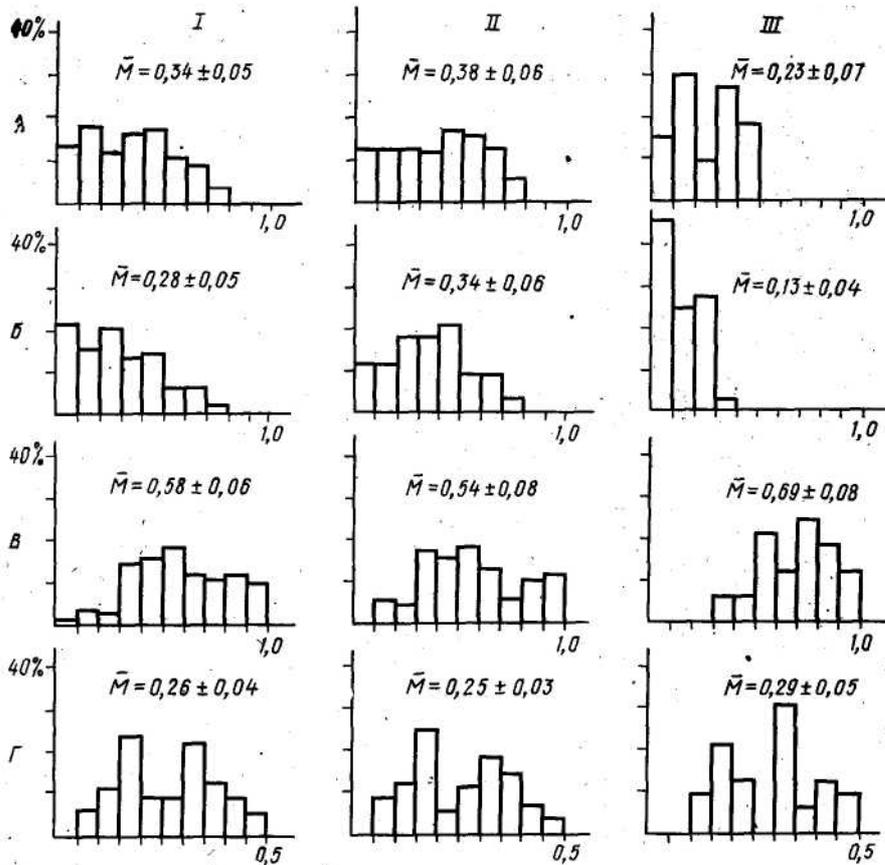
Прежде всего можно было ожидать, что связанные с предполагаемой функциональной неоднозначностью конвергентных отношений различия в их структурной организации проявятся при построении гистограмм распределения значений адекватных статистических характеристик конвергенции.

Единственной статистической характеристикой, используемой авторами цитированных выше работ при оценке конвергенции различных входов в популяции нейронов, является вычисляемая по данным экспериментов доля конвергентных нейронов (P_3) в процентах от общего числа изученных клеток. Для удобства последующих вычислений величина P_3 будет приводиться в долях единицы, что соответствует относительной частоте регистрации конвергентных нейронов. Насколько, однако, оказывается информативной величина P_3 при анализе и сравнении данных? Можно ли, например, утверждать, что конвергирование входов, опосредующих влияния электрического раздражения чревного и блуждающего нервов, выражено примерно одинаково в заднем и переднем гипоталамусе, где обнаружено соответственно 50 % ($P_3 = 0,50$) и 46% ($P_3 = 0,46$) конвергентных нейронов [4]? По-видимому, сравнивая только величины P_3 и P_3 — такое заключение сделать нельзя. Действительно, в общем случае величина P_3 может принимать значения от 0 до 1 . Однако в каждом конкретном эксперименте интервал возможных значений P_3 определяется относительными частотами регистрации нейронов, реагирующих на каждое из тестируемых влияний в отдельности (P_1 и P_2), с учетом конвергентных клеток: P_3 — равно меньшему из значений P_1 и P_2 ; $P_3 = \min(P_1, P_2)$. Однако в каждом конкретном эксперименте интервал возможных значений P_3 определяется относительными частотами регистрации нейронов, реагирующих на каждое из тестируемых влияний в отдельности (P_1 и P_2), с учетом конвергентных клеток: P_3 — равно меньшему из значений P_1 и P_2 ; $P_3 = \min(P_1, P_2)$. Однако в каждом конкретном эксперименте интервал возможных значений P_3 определяется относительными частотами регистрации нейронов, реагирующих на каждое из тестируемых влияний в отдельности (P_1 и P_2), с учетом конвергентных клеток: P_3 — равно меньшему из значений P_1 и P_2 ; $P_3 = \min(P_1, P_2)$.

$\hat{P}_{\text{макс}}$ $\hat{P}_{\text{мин}}$ не превышает 0,5). Например, в заднем и переднем гипоталамусе в ответ на раздражение чревного нерва реагируют соответственно 69% ($\bar{Y}_1 = 0,69$) и 57% ($\bar{Y}_2 = 0,57$) нейронов, а на раздражение блуждающего нерва — 64% ($P_2 = 0,64$) и 49% ($P'_2 = 0,49$) нейронов [4]. Соответственно этому величина P_3 для заднего и переднего гипоталамуса может лежать в интервалах $0,33 \cdot 7^* \cdot 0,64$ и $0,06 \cdot P^{\circ} \cdot 0,49$. И хотя вычисленные по данным эксперимента величины $\hat{P}_3 = 0,50$ и $p_3 = 0,46$ достоверно не различаются, их различие по положению в соответствующих интервалах возможных значений оказывается несомненным. В первом случае значение P_3 приближается к середине интервала, во втором оно почти максимально. Принимая в каждом случае интервал возможных значений P_a за 1, можно ввести количественную характеристику положения конкретного значения величины P_3 в этом интервале, или относительной плотности конвергирования гетерогенных входов,

$$\alpha_3 = \frac{P_3 - P_{3\text{мин}}}{P_{3\text{макс}} - P_{3\text{мин}}}$$

Для рассмотренного выше примера конвергирования $\alpha_3 = 0,55$ и $\hat{\alpha} = 0,93$. Таким образом, величина α_3 , по-видимому, более адекватно отражает истинную выраженность конвергирования, чем величина \bar{Y}_3 .



Гистограммы распределения значений вероятностно-статистических характеристик конвергирования гетерогенных входов на нейронах центральной нервной системы. А — Л>; Б — P_m ; В — $\langle x_3 \rangle$; Г — P_d ; / — для всех примеров конвергирования ($n=111$); // — для группы P_3-P_m ($n=78$); /// — для группы $P_3 > P_d$ ($n=33$). \bar{M} — среднее арифметическое значение с указанием ошибки

Более того, обладая по определению неизменным диапазоном возможных значений ($0 < a_3 < 1$), величина O_3 может служить сравнительной характеристикой различных примеров конвергирования.

На рисунке приведены гистограммы распределения значений P_3 и os_3 для 111 примеров конвергирования. Оценка конвергенции по величине «э» свидетельствует о значительной выраженности конвергентных отношений в нервной системе ($M = 0,58 \pm 0,06$), достигающей в 10 % случаев максимальных величин ($0,9 < a_3 < 1$), несмотря на сравнительно невысокую абсолютную плотность конвергентных нейронов ($L1 = 0,34 \pm 0,05$), которая не превышает значения $P_3 = 0,8$ и в 15 % случаев принимает минимальные значения ($0 < Y_3 < 0,09$).

Наряду с величиной «э» в качестве дополняющей ее статистической характеристики представляет интерес и величина интервала возможных значений $P^V_{3:} P^I_{д} = P^I_{э_{иис}} \sim P^I_{э_{мя}}$ которая, как отмечалось, может варьировать в пределах от 0 до 0,5. На рисунке на гистограмме распределения значений $P_{д}$ видно, что интервал возможных значений P_8 составляет в среднем 50 % ($L5 = 0,26 \pm 0,04$) от максимально возможной величины.

Приведенные в настоящей работе гистограммы распределения значений P_3 , a_3 и $P_{д}$ не дают, однако, оснований (в пределах имеющихся данных) для выделения двух принципиально различающихся типов конвергирования. Какие же различия в структурной организации конвергентных отношений можно было бы ожидать в соответствии с предполагающимся [15, 18, 19, 23] существованием истинного конвергирования, лежащего в основе интегративных процессов, и конвергирования, связанного с участием одних и тех же нейронов в различных функциональных системах?

Поскольку во втором случае предполагается взаимонезависимое опосредование приходящих к нейрону по конвергирующим входам влияний, то и формирование этих входов в онтогенезе также должно происходить взаимонезависимым, или вероятностно-детерминированным, образом. В этих условиях величина P_3 уже не может быть какой угодно в пределах интервала возможных значений, но будет стремиться к некоторому вполне определенному теоретическому значению P_T так же, как, например, при большом числе испытаний относительная частота одновременного появления «орлов» и «решек» двух подбрасываемых монет будет всегда близкой к постоянной величине, равной 0,25 [14]. Наоборот, при функционально значимом конвергировании, когда для осуществления функционального акта — интегративного процесса — наличие соответствующих входов у нейрона является уже необходимым условием, следует ожидать взаимозависимого формирования конвергирующих входов. Величина P_3 при этом, очевидно, не может быть равна вероятностно-детерминированному значению P_T . Более того, она должна превышать это значение, так как обеспечивающие интегративный процесс входы должны встречаться на одном нейроне чаще, а не реже, чем при взаимонезависимом, или стохастическом, конвергировании.

Итак, если верны предположения о функциональной неоднозначности различных примеров конвергирования нервных окончаний на нейронах [15, 18, 23], то в соответствии с этим должны существовать два типа структурной организации конвергентных отношений, различающихся по соотношению величин P_3 и P_T , а именно $P_3 = P_T$, или $P_3 > P_T$. Последнее поддается экспериментальной проверке. Известно [14], что вероятность совместного появления двух независимых событий равна произведению вероятностей появления этих событий. Соответственно этому определяемая стохастическими закономерностями величина P_T , т. е. вероятность конвергенции двух независимых гетерогенных входов, может быть вычислена как произведение относительных частот регистрации нейронов, имеющих один или другой из тестируемых входов: $P_T = P_1 \cdot P_2$. Если полученные таким образом теоретические значения аб-

солютной плотности конвергенции (P_T) будут совпадать с экспериментально найденными значениями P_3 чаще, чем это можно было бы ожидать при случайных совпадениях, то предположение о существовании стохастического типа структурной организации конвергентных отношений, по-видимому, получит экспериментальное подтверждение.

Для условий $n > 25$, nP и $n(1-P) > 1$ (n — число изученных нейронов, P — значения P_a или P_T), которыми исходно было ограничено число взятых для анализа примеров конвергирования, достоверность различий между значениями P_3 и P_T можно определить по критерию [2, 114]

$$z = \frac{|\arcsin \sqrt{P_3} - \arcsin \sqrt{P_T}|}{28,648 \sqrt{1/n_1 + 1/n_2}}$$

Подобный анализ 111 примеров конвергирования показал, что в 70 % случаев значения P_3 достоверно не отличаются от предсказанных вероятностной концепцией значений P_T . В 30 % случаев значения P_3 достоверно превышает P^* (из них 30% — при $p < 0,001$, 18% — при $p < 0,01$, 52% — при $p < 0,05$). Таким образом, среди изученных примеров конвергирования не нашлось ни одного, для которого P_3 было бы достоверно меньше P_T . Обнаружены только случаи $P_a = P_T$ и $P_3 > P_T$. В частности, для рассмотренного выше примера конвергирования влияний электрического раздражения чревного и блуждающего нервов на нейронах заднего и переднего гипоталамуса [4] в первом случае значение P_3 достоверно не отличалось от соответствующего ему значения P_T ($P_3 = 0,5$, $P^* = 0,44$), а во втором P_3 достоверно ($p < 0,01$) превышала P_T ($P_3 = 0,46$, $p = 0,28$).

Анализ распределения статистических величин P_3 , P_T , $a_3 > P_d$ отдельно для каждого типа конвергирования (см. рис.) показывает, что в среднем при незначительном изменении интервала возможных значений P_3 относительная плотность конвергенции при взаимозависимом ($P_a > P_T$) конвергировании, как и следовало ожидать, существенно выше, чем при стохастическом конвергировании ($P_a = P_T$). Причем, достижение большей относительной плотности конвергирования происходит со значительной экономией числа нейронов, так как доля конвергентных клеток при $P_3 > P_T$ значительно меньше, чем при $P_3 = P_T$.

Какова вероятность случайного совпадения значений P_3 и P_T ? Если бы Величина P_3 была случайным образом распределена в интервале возможных значений, равном в среднем для группы $P_a = P_m$, $P_d = 0,25$ (рис., Г), то вероятность принятия ею любого из значений (с точностью до сотых) в этом интервале, например значения $P_a = P_3 >$ равнялась бы $1/25$. Поскольку разность между P_3 и P_T в группе $P_3 = P_T$, в среднем составляла 0,04 (рис., Л, Б), вероятность отсутствия достоверных различий между этими величинами при случайном распределении значений P_3 должна быть $4:25 = 0,16$. Итак, в среднем лишь в 16% случаев допустимо случайное отсутствие достоверных различий между P_3 и P_T , тогда как результаты анализа экспериментального материала показывают, что подобное соотношение величин P_3 и P_T встречается в 70% случаев.

Таким образом, можно полагать, что в нервной системе действительно существуют два различных типа структурной организации конвергентных отношений, выделяемых на основании объективных критериев: взаимозависимый ($P_3 > P_T$) и стохастический ($P_3 = P_T$). Тем самым находит экспериментальное подтверждение и исходное предположение [15, 18, 23] о принципиальной функциональной неоднозначности различных примеров конвергирования на нейронах центральной нервной системы. Согласно исходным предпосылкам, только взаимозависимая организация конвергентных входов к нейрону обеспечивает истинно интегративный процесс.

В связи с этим становится, видимо, целесообразным в каждом конкретном эксперименте оценивать не только выраженность, но и функциональную значимость обнаруженного конвергирования гетерогенных входов. Во всяком случае, опыт подобного анализа свидетельствует о неизменности соотношения величин P_s и P_m и значительной стабильности величины α_s , -при тестировании одних и тех же конвергентных отношений в экспериментах разных авторов, несмотря на заметную вариабельность P_s — традиционного показателя конвергирования — и значений P_s и P_m . В таблице приведены вероятностно-статистические характеристики конвергенции зрительных и слуховых входов на нейронах зрительной коры, рассчитанные по данным разных авторов. Описанные в этих работах эксперименты были проведены примерно в одинаковых условиях без применения наркоза, но на разных животных.

Вероятностно-статистические характеристики конвергенции зрительных и слуховых входов на нейронах зрительной коры

Животное	Число нейронов	P_s	P_m	P_s	P_m	α_s	Различие между P_s и P_m	Литературный источник
Кошка	33	0,70	0,37	0,26	0,26	0,63	Не достоверно	[31]
Кролик	236	0,59	0,43	0,28	0,25	0,63	То же	[34]
Кролик	82	0,61	0,34	0,21	0,21	0,62	»	[5]
Кролик, после зрительной депривации	80	0,70	0,45	0,35	0,32	0,67	»	[5]

Примечание. P_s и P_m — доля нейронов, реагирующих соответственно на зрительную и слуховую стимуляцию.

Между тем, если в одинаковых условиях тестируются одни и те же конвергирующие входы, то, как это видно из приведенного выше примера конвергирования [4] и ранее опубликованных данных [18], именно величина α_s и характер соотношения P_s и P_m оказываются гораздо более «чувствительными» к изменению области отведения активности конвергентных нейронов, чем величины P_s , P_m и P_2 . Наконец, вычисление величин α_s и P_m , возможно, сделает более обоснованными выводы об изменении конвергентных свойств нейронов в связи с функциональными сдвигами. Так, следует заметить, что, хотя зрительная депривация и приводит к значительному увеличению доли нейронов зрительной коры, реагирующих как на зрительную, так и на слуховую стимуляцию (P_s), относительная плотность конвергирования (α_s) изменяется при этом в меньшей степени. Неизменным остается, и соотношение величин P_s и P_m : как и в контроле P_s достоверно не отличается от P_m (см. табл.). Последнее, согласно предлагаемому критерию, функциональной значимости конвергенции гетерогенных входов, может свидетельствовать лишь о расширении в связи с депривацией контингента мультифункциональных нейронов зрительной коры, участвующих во взаимонезависимой реализации тестируемых зрительных и слуховых влияний.

Однако этот вывод не накладывает каких-либо ограничений на саму возможность участия исследованных нейронов в синтезе зрительной и слуховой афферентации. При других функциональных нагрузках, паттернах сенсорных сигналов и т. д., организующих иную архитектуру конвергентных отношений, те же самые нейроны зрительной коры могут выступить уже в качестве истинно интегративных единиц в отношении зрительных и слуховых влияний.

Отсутствие работ, данные которых позволили бы оценить изменение вероятностно-статистических характеристик конвергенции гетерогенных входов на нейронах центральной нервной системы при различных

функциональных актах в одних и тех же экспериментальных условиях, делает эту проблему актуальной для дальнейшего экспериментального анализа.

Литература

1. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. — М.: Медицина, 1968.
2. Артеменко Д. П., Мамонец Т. М. Реакции нейронов задней супрасильвиевой извилины кошки на разные раздражители. — Нейрофизиология, 1972, т. 4, с. 375.
3. Артеменко Д. П., Мамонец Т. М., Фоновский Б. И. О связях заднего латерального ядра таламуса с корой супрасильвиевой извилины кошки. — Нейрофизиология, 1975, т. 7, с. 500.
4. Барслова О. Н., Адамьян Ф. А. и др. Конвергенция висцеральной афферентной импульсации на нейронах гипоталамуса при раздражении блуждающего и чревного нервов. — Нейрофизиология, 1977, т. 9, с. 165.
5. Барсова О. Н. Реакции нейронов зрительной коры на световые и звуковые стимулы у кроликов, выращенных в темноте. — Журн. высш. нервн. деят-сти, 1979, т. 29, с. 613.
6. Белый В. П., Чепурнов С. А. Конвергенция возбуждений разной биологической модальности на нейронах базального ядра миндалина. — Журн. высш. нервн. деят-сти, 1973, т. 23, с. 872.
7. Бернс Б. Неопределенность в нервной системе. — М.: Мир, 1969.
8. Волошин М. Я. Электрические реакции нейронов сомато-сенсорной коры кошки на раздражение ретикулярного и вентрального переднего ядер таламуса. — Нейрофизиология, 1972, т. 4, с. 384.
9. Волошин М. Я. Электрические реакции нейронов теменной ассоциативной коры кошки на раздражение ретикулярного и вентрального переднего ядер таламуса. — Нейрофизиология, 1973, т. 5, с. 339.
10. Волошин М. Я., Прокопенко В. Ф. Реакции нейронов ретикулярного и вентрального переднего ядер таламуса на раздражение вентро-латерального ядра таламуса и моторной коры. — Нейрофизиология, 1978, т. 10, с. 460.
11. Дубровина Н. И., Ильченко Р. Ю. Сопоставление влияний миндалевидного комплекса и центрального серого вещества среднего мозга на нейронную активность латерального гипоталамуса. — Нейрофизиология, 1977, т. 9, с. 25.
12. Дубровина Н. И., Ильченко Р. Ю. Нейронная активность центрального серого вещества среднего мозга при раздражении миндалевидного комплекса и субталамуса. — Нейрофизиология, 1978, т. 10, с. 245.
13. Дымникова Л. П., Кушаков Д. Н. Взаимодействие центральных и периферических температурных сигналов на термочувствительных нейронах гипоталамуса. — Нейрофизиология, 1976, т. 8, с. 613.
14. Закс Л. Статистическое оценивание. — М.: Мир, 1976.
15. Казаков В. Н., Изместьев В. А. Микроэлектродный анализ нейронной организации теменной ассоциативной коры. — Нейрофизиология, 1972, т. 4, с. 55.
16. Казаков В. Н., Кравцов П. Я. и др. Реакции нейронов медиальной группы ядер таламуса на раздражение фронтобазальных отделов неокортекса. — Нейрофизиология, 1977, т. 9, с. 11.
17. Казаков В. Н., Кравцов П. Я. Реакции нейронов ядер гипоталамуса на раздражение фронтобазальных отделов неокортекса. — Нейрофизиология, 1978, т. 10, с. 44.
18. Кирзон М. В., Каплан А. Я. Роль ретикулярного ядра таламуса в интегрировании экстраталамических влияний, регулирующих сенсорный приток. — Докл. АН СССР, 1977, т. 236, с. 481.
19. Кирзон М. В., Каплан А. Я. Участие неспецифических мозговых образований в механизмах центрифугального контроля сенсорного притока. — Биол. науки, 1980, № 4, с. 81.
20. Коган А. Б. Функциональная организация нейронных механизмов мозга. — Л., 1979.
21. Куман Э. А., Скребицкий В. Г. Взаимодействие зрительной и слуховой афферентаций в наружном коленчатом теле мозга кролика. — Журн. высш. нервн. деят-сти, 1968, т. 18, с. 507.
22. Меницкий Д. Н. Соотношение вероятностных и однозначно детерминированных параметров в приспособительной деятельности мозга. — В кн.: Кибернетические аспекты в изучении мозга. Л.: Наука, 1970.
23. Нарикашвили С. П., Тимченко А. С., Каждая Д. В. Ответная активность разных участков ассоциативной области коры больших полушарий головного мозга кошки. — Нейрофизиология, 1970, т. 2, с. 126.
24. Таран Г. А., Крученко Ж. А. Реакции нейронов вторичной сомато-сенсорной коры бодрствующей кошки на электрокожное и звуковое раздражения. — Нейрофизиология, 1977, т. 9, с. 453.

25. Шёррингтон Ч. С. Интегративная деятельность нервной системы. — Л.: Наука, 1969. ■
26. ВепеВеп 1 о Б. А., РаНоп Хе4 а1. АисШогу-У1'зиал МегасНоп т зшд1е сеНз-т 1Бе сог1ех о! 1Бе зирепог 1етрогал з1сиз апй огЫЫ 1гоп1а1 сог1ех о! Ше Масадие топкеу. — Ехрег. МеигоЪ, 1977, V. 57, p. 849.
27. Вои 1 ап { X А., О-епиеуШе Н. Н. Кезропзез о { ШегтовепзШуе ргеорис апЛ зерЫ пеигопз 1о Ырросатра1 ап<1 Ъгат з1ет з{шил1а!юп. — Лоит. Меигорпуз1-о1., 1977, V. 40, p. 1356.
28. I г VI пе О. Я. Р., Ни Ъ пе г Н. АсоизНс сбагас1епз!ю о! пеигопз т попзресШс агеаз о! са1 сегеЪга1 сог1ех. — Лоигп. Кеигорпу\$ю1, 1979, V. 42, p. 107.
29. Лип § К., Когп Ъ и Ъ е г Н. Н., Оа Ропзеса X 5. МиШзепзогу сопуег^епсе бп сог!ка1 пеигопез. — 1п: Рго^гезз 1П Ътам КезеагсЪ. Атз1егйат, 1963, V. 1.
30. Мс 11уа1 п 3. Т. Торо^гарью огдашгаНоп апй сопуег\$;епсе т согНсо4ес4а! р^есНопз {гот агеаз 17, 18 апй 19 1П Ше са}. — ^игп. ЫеигорЪузю!., 1977, V. 40, p. 189.
31. Мига (а К., Сгатег Н., ВасЪу-КНа Р. Меигопа! сопуег^епсе оГ похюи5 асоиз^с апс! у1зиал зНтиИ т 1Бе у!виал сойех о! №е са1. — Лоит. МеигорЪузю!., 1965, V. 28, p. 1223.
32. ШзЫока 5., МакаЪата Н. РепрЪега1 зотаИс асПуаНоп о { пеигопз т 1Бе са! гей йискиз. — Лоигп. НеигорЪуз^о!., 1973, V. 36, p. 296.
33. РЪППрз Б. Р., 1гу 1пе Ъ. К. Р. АсоизНс 1при1 1о зтв1е пеигопз т ри1у1Паг-роз1егюг сотр1ех о! са1: 1Ба1атиз. — ^игп. &еигорЪуз1о1., 1979, V. 42, p. 123.
34. ЗсгеЪПзку V. О. МопзресШс 1п 11иепсе оп пеигопа! \пт% \п 1Не сен1гал V1-зиал раЦпуау. — Ехрег. Вгат. Дез., 1969, V. 9, p. 269.

Рекомендована кафедрой физиологии высшей нервной деятельности Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, Поступила 10 апреля 1980 г.