

СИСТЕМНАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ АКТИВНОСТИ ВОЛОКОН ОПТИЧЕСКОГО ТРАКТА В ПОВЕДЕНИИ С ОТКРЫТЫМИ И ЗАКРЫТЫМИ ГЛАЗАМИ *

*Александров Ю. И., Гринченко Ю. В., Швырков В. Б.,
Ярвилехто Т., Сойнинен К.*

В настоящее время существуют два понимания поведения: 1) поведение — это реакции организма на стимулы, 2) поведение — это целенаправленные акты. Соответственно существуют и две точки зрения на природу активности периферических сенсорных элементов, в частности сетчатки. Согласно первой, активность этих элементов является реакцией на внешние стимулы и представляет собой кодирование их свойств, что соответствует «постулату непосредственности» отражения [7, 15]. Согласно второй точке зрения [10], исходящей из теории функциональных систем П. К. Анохина [2], активность периферических сенсорных элементов представляет собой результат сличения предвиденных и реальных свойств среды, которое достигается взаимодействием на них центральных и внешних воздействий, что соответствует представлениям об «опережающем отражении действительности» [3].

Задача настоящей работы состояла в том, чтобы, временно и обратимо исключая внешние воздействия на сетчатку глаза, выяснить возможную роль центральных эфферентных влияний в организации активности волокон зрительного тракта в поведении.

Методика. Эксперименты проведены на трех кроликах (*Oryctolagus Cuniculus*), обученных нажимать на педали для получения корма в специально оборудованной экспериментальной клетке [1]. Педаль кормушки располагалась по углам клетки; при нажатии на правую педаль подавалась правая кормушка, при нажатии на левую — левая кормушка. Поскольку в эксперименте эффективной была поочередно только одна из педалей, то кролики осуществляли попеременно пищедобывательное поведение (около 10 актов) в правой части клетки — первый цикл и в левой части клетки — второй цикл. Животные были обучены также тому же пищедобывательному поведению с закрытыми глазами. Устройство для закрывания глаз состояло из постоянно укрепленной вокруг глазницы основы и съемных светонепроницаемых колпачков, светонепроницаемость которых контролировалась по отсутствию ВП на вспышки света.

Поведение животных и активность нервных волокон регистрировали с помощью видеоманитофона и многоканального манитофона. Кроме записи на звуковой канал, спайки волокон регистрировались счетчиком, цифровое табло которого вместе с таймером располагалось в кадре под изображением клетки, что позволяло идентифицировать соответствие активности волокна поведению более детально. Параллельно на манитофоне НО-46 регистрировали с помощью фотоэлектрических устройств

* Работа выполнена в лаборатории нейрофизиологии функциональных систем Института психологии АН СССР, Москва.

отметки нажатия на педали, опускания морды в кормушки, перемещения животного в клетке, сигналы таймера, импульсную активность отдельных волокон оптического тракта и локальную ЭЭГ, отводимую от микроэлектрода. Применяли стеклянные микроэлектроды, заполненные 2,5 М раствором КСl. Сопротивление электродов составляло 1–3 Мом при 1,5 кГц. Продвижение микроэлектрода осуществляли с помощью микроманипулятора [4].

Активность волокон оптического тракта отводили в центральной его части в координатах $P=7$, $L=6-7$, $H=7$ в соответствии с атласом [18]. При определении места трепанации для уменьшения ошибки, возникающей при использовании костных ориентиров у кроликов, отсчет проводили с использованием нулевой точки, соответствующей передней комиссуре, по методу Л. Н. Дерябина [5]. После экспериментов проводился морфоконтроль локализации микроэлектродного трека.

В эксперименте при поиске импульсной активности волокон положение кончика микроэлектрода в оптическом тракте или в расположенном ниже латеральном коленчатом теле определяли по форме ВП [14]. Волокнами оптического тракта считали элементы, обладающие следующими свойствами: 1) наличием характерной для этой структуры формы спайка [17, 23, 24, 29, 30]: монополярного (иногда с небольшим последующим отклонением противоположной полярности) длительностью около 1 мс и часто имеющего «зарубку» на нисходящем фронте (notch); 2) фазным ответом на импульсные вспышки света (стимулятор МС-2ПС фирмы «Нихон Коден», длительность вспышки — 10 мкс) и (или) наличием рецептивных полей с характерными для ганглиозных клеток сетчатки кролика свойствами [16]: избирательными к направлению движения или активирующимися при движении маленьких объектов без предпочтительности направления. Распределение латентных периодов ответов на вспышки света у единиц, отнесенных нами к волокнам оптического тракта, в общем соответствовало таковому для волокон оптического тракта кошки [14]: несмотря на разброс минимальных (12 мс) и максимальных (160 мс) латентных периодов, четко выделялись две группы предпочтительных значений — $19,2 \pm 3,1$ мс у 50% и $47,3 \pm 6,9$ мс у 40% волокон.

Порядок регистрации активности волокон в поведении был следующим: сначала в отсутствие движений животного регистрировали «фоновую активность», ответы на вспышки и тесты, затем животное совершало 5–10 пищедобывательных актов вдоль правой стенки (первый цикл) с открытыми глазами (ОГ), а затем здесь же — около 10 актов с закрытыми глазами (ЗГ). Потом глаза открывали, и животное совершало 5 актов с ОГ для контроля. Далее, если амплитуда спайков оставалась приемлемой для регистрации, эффективной делалась левая педаль и процедура с открыванием и закрыванием глаз повторялась при осуществлении второго цикла — вдоль левой стенки клетки.

В поведении в первом и втором циклах были выделены следующие этапы: подход к педали, нажатие педали, отпускание педали и разворот к кормушке, подход к кормушке, опускание морды в кормушку и захват пищи, внимание морды и переход к педали.

Обработка активности волокон проводилась путем построения гистограмм и растров импульсной активности от границ выделенных этапов поведения. За активацию принималось повышение активности волокна на 50% и более по сравнению с уровнем «фона». При оценке изменений выраженности активаций и уровня «фоновой активности» с ЗГ как уменьшение или увеличение принималось соответствующее изменение на 50% и более от исходного уровня, т. е. в ситуации с ОГ.

Результаты исследования. Стандартное пищедобывательное поведение у животных с ОГ и ЗГ было в значительной степени сходным. Однако при анализе временных параметров осуществления поведения в цик-

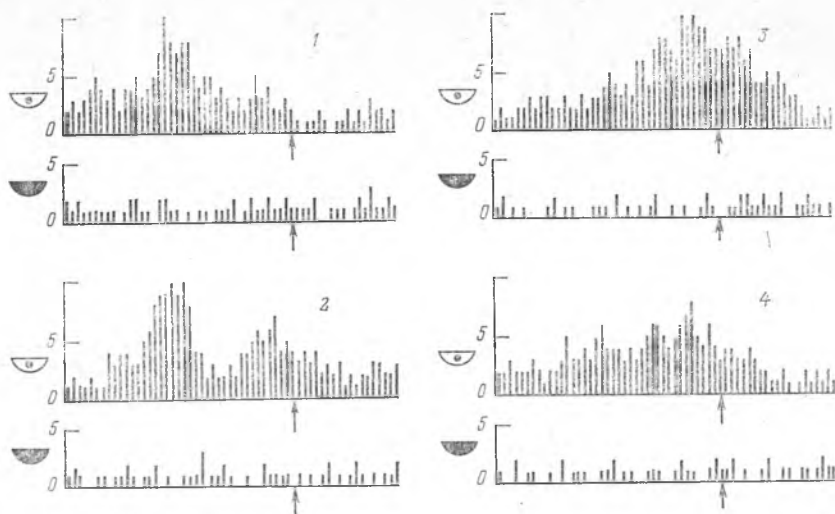


Рис. 1. Исчезновение активаций у волокна оптического тракта в поведении с закрытыми глазами. 1—4 — пары гистограмм импульсной активности, полученные при открытых глазах — верхняя и при закрытых глазах — нижняя (здесь и далее обозначено соответствующим символом). Гистограммы построены от следующих моментов в поведении животного (момент, относительно которого проведено построение, здесь и далее помечен стрелкой): 1 — начало опускания головы в левую кормушку при поведении во втором цикле; 2 — начало опускания головы в правую кормушку при поведении в первом цикле — активации, соответствующие концу подхода животного к кормушкам в первом и втором циклах в исходной ситуации, при поведении с закрытыми глазами не возникают; 3 — начало подъема головы из кормушки в первом цикле и 4 — во втором цикле; активации, соответствующие подъему головы и повороту к педалям в исходной ситуации (с открытыми глазами), при поведении с закрытыми глазами не возникают. На гистограммах здесь и далее по оси абсцисс — время, по оси ординат — число спайков в канале. Ширина канала — 16 мс, $n=8$

лах с ОГ и в циклах с ЗГ были выявлены некоторые различия. Длительность нажатия на педаль с ЗГ уменьшалась по сравнению с ОГ с 666 ± 200 мс до $585-236$ мс ($p < 0,02$ по критерию знаков); время разворота от педали к кормушке, наоборот, увеличивалось с 931 ± 166 мс при ОГ до 1143 ± 252 мс при ЗГ ($p < 0,05$ по критерию знаков); переход от кормушки к педали также удлинялся — с 1384 ± 260 мс с ОГ до 1448 ± 410 мс с ЗГ, но это различие было статистически недостоверным. Кроме того, при ЗГ по сравнению с ОГ был несколько замедлен переход от первого пищедобывательного цикла ко второму.

В эксперименте была зарегистрирована активность 39 волокон оптического тракта; из них активность 34 волокон проанализирована в ситуациях с ОГ и ЗГ, а 5 — только в поведении с ОГ. Из этих 34 волокон активность 13 волокон была сопоставлена при поведении в первом и втором циклах, а остальных — только в первом цикле.

Все 39 волокон активировались на тех или иных этапах поведения с ОГ, причем все волокна, кроме одного, активировались на двух и более этапах. При ЗГ активации в поведении исчезали у четырех волокон (рис. 1). У 14 волокон при ЗГ активации сохранялись на тех же этапах поведения, на каких они возникали с ОГ, хотя структура или выраженность активаций могла несколько отличаться (рис. 2, 3). При этом уменьшение количества спайков с ЗГ (в среднем в 1,9 раза) отмечено у девяти волокон, а у трех волокон наблюдалось увеличение количества спайков в активации при ЗГ (в среднем также в 1,9 раза). Пример такого волокна представлен на рис. 3.

У 16 волокон при ЗГ активации имели место на иных этапах поведения, чем при ОГ. Варианты изменения связи с этапами были самыми разнообразными. Так, например, волокно могло активироваться с ОГ

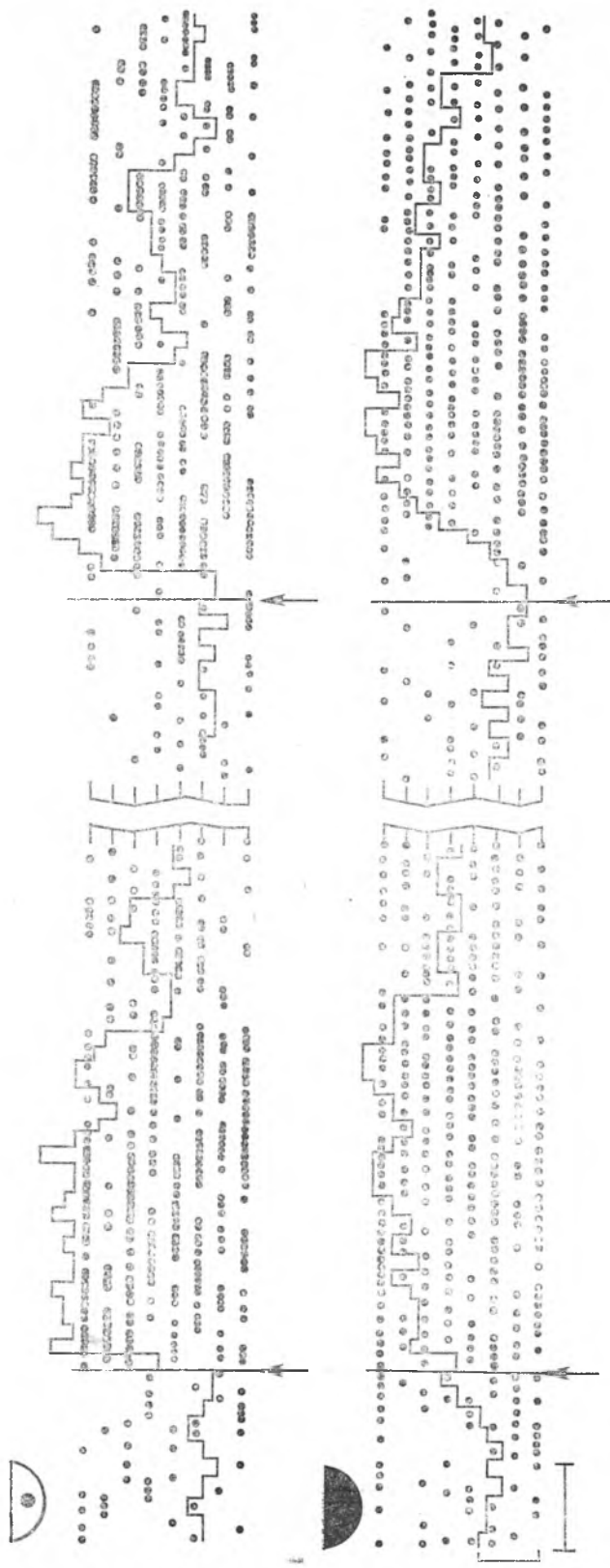


Рис. 2. Сохранение активации волокна оптического тракта при закрывании глаз светонепроницаемыми колпачками. Вверху — расстры импульсной активности в последовательных циклах поведения в левой половине глаз. Внизу — то же при закрытых глазах. В левой части расстры построены от момента начала движения к кормушке (отмечено вертикальными линиями со стрелками). На расстры наложены соответствующие гистограммы. Ширина канала — 20 мс. $n=8$. Калибровка в углу слева — 5 импульсов/100 мс

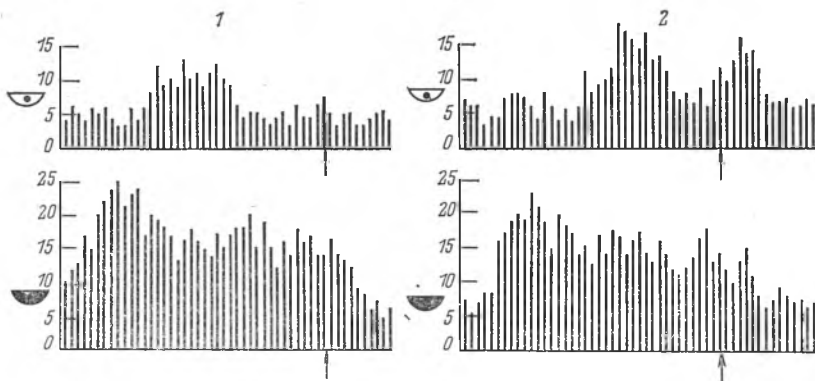


Рис. 3. Усиление активации у волокна оптического тракта при выполнении поведения с закрытыми глазами. 1 — пары гистограмм импульсной активности, построенные от конца движения подхода к педали в первом цикле, здесь активации соответствуют движению животного от кормушки к педали. 2 — пара гистограмм, построенных от момента окончания движения к кормушке в том же цикле поведения. Здесь активация соответствует движению к кормушке направо. Ширина канала — 20 мс, $n=10$. Видно, что при закрытых глазах активация не только выраженнее, но и начинается раньше и кончается позже относительно моментов усреднения

в первом цикле во время движения к педали, а во втором цикле — при движении к кормушке, т. е. при движениях животного направо, а в ситуации с ЗГ оно активировалось в первом цикле при движении к кормушке, во втором цикле — к педали, т. е. при движениях налево (рис. 4).

У других волокон, активирующихся в исходном поведении в связи с несколькими этапами, закрывание глаз по-разному сказывалось на разных активациях. Активация, приуроченная к одному этапу, могла не измениться, а к другому — исчезнуть. Кроме того, как в приведенном выше примере, могли появляться активации и на тех этапах поведения, на которых у данного волокна при ОГ в исходной ситуации их не было. Изменения связи активности с этапами поведения с ЗГ могли быть различны в первом и втором циклах, или иметь место только в одном из них. Следовательно, различие в активности волокон оптического тракта в первом и втором циклах может наблюдаться и в отсутствие контакта со «зрительной частью» среды, когда глаза у животного закрыты.

Кроме уменьшения или увеличения количества спайков в активациях, появляющихся в обоих случаях при ОГ и ЗГ на одном и том же этапе поведения, могли иметь место и другие изменения: деструктуризация, или как бы «размывание» активации, удлинение или ее укорочение, а также смещение активаций относительно точки усреднения в пределах анализируемого этапа поведения (см. рис. 3). «Фоновая» активность с ЗГ у 13 волокон увеличивалась (в среднем в 1,8 раза) и только у одного волокна уменьшалась.

В заключение описания результатов следует еще раз подчеркнуть, что при ЗГ у одного и того же волокна могли наблюдаться одновременно увеличение активации на одном этапе поведения и уменьшение или даже исчезновение на другом.

Обсуждение. Основной факт, полученный в результате проведенных экспериментов, — наличие у большинства волокон оптического тракта активности, организованной в соответствии с этапами поведения, совершаемого с закрытыми глазами, когда внешние воздействия на сетчатку отсутствуют. Так как описываемая совокупность волокон имела широкий спектр латентных периодов ответов на вспышку света, то предположение о селективной регистрации электродом только волокон с определенными свойствами отпадает. Поскольку при ЗГ активации исчезали лишь у четырех волокон и имели место у 30, а эфферентные волокна

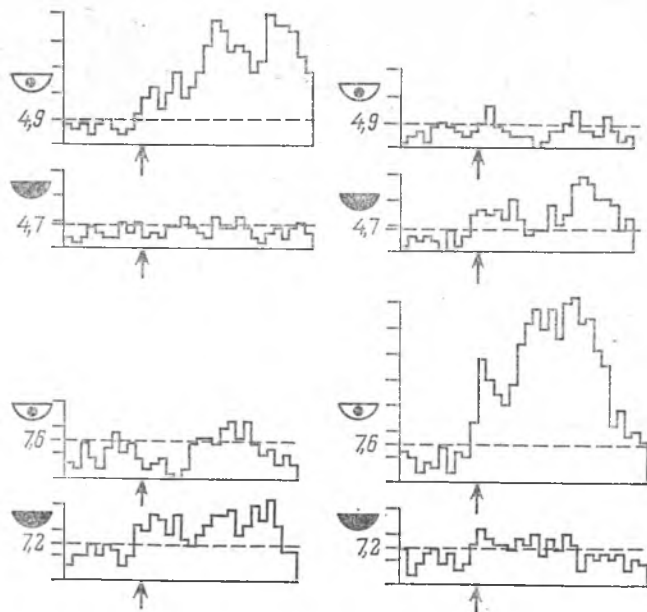


Рис. 4. «Противоположная» активность волокна зрительного тракта при открытых и закрытых глазах. Вверху — активность в поведении на левой стороне клетки, внизу — на правой, слева — при движении от кормушки к педали (стрелки — момент подъема головы от кормушки), справа — при движении от педали к кормушке (стрелки — окончание нажатия на педаль). При открытых глазах волокно максимально активируется при движениях направо (к левой педали — вверх слева и к правой кормушке — вниз справа), а при закрытых глазах — при движениях налево (к левой кормушке — вниз слева и к правой педали — вверх справа). На каждой гистограмме пунктирной линией отмечен критический уровень активности, обозначающий 50%-ное превышение «фоновой» активности. Ширина канала — 25 мс, $n=10$

составляют лишь 1–10% от общего числа волокон оптического тракта (причем у кролика их количество, видимо, ближе к минимальному значению [20]), можно думать, что все полученные нами эффекты ЗГ свойственны именно афферентным волокнам оптического тракта.

Вместе с тем очевидно, что при ЗГ появление активаций у волокон оптического тракта может быть связано только с эфферентными влияниями на сетчатку. К настоящему моменту накопилось много как морфологических, так и физиологических данных о существовании эфферентных волокон в оптическом тракте и эфферентных влияний на сетчатку у разных видов животных от рыб и лягушек до человека [21, 22], в том числе и у кролика [6, 27]. Несмотря на обилие свидетельств в пользу наличия эфферентных влияний, основанные на фактах представления о роли эфферентных волокон в поведении отсутствовали. В обзоре, посвященном эфферентному контролю сенсорных путей, Коллет [19] справедливо отмечает, что отсутствие таких фактов и представлений определяется тем, что физиологические эксперименты вынужденно проводятся на обездвиженных, децеребрированных препаратах, т. е. в условиях отсутствия какого-либо поведения.

В таких условиях результаты экспериментов, как будто подтверждающие идею кодирования и, в частности, идею «рецептивных полей», в действительности оказываются заранее заданными методикой нанесения стимулов и односторонней оценкой связи активности нейронов только с наносимыми стимулами. Возможная связь активности тех же нейронов с потребностями и двигательной активностью организма просто не может быть вскрыта, а все изменения активности нейрона после стимула считаются его «реакцией» именно на «афферентацию».

Разнообразие изменений активности волокон оптического тракта при ЗГ свидетельствует в пользу заключения о сложной организации взаимодействия афферентных, эфферентных и интратетинальных влияний на нейронах сетчатки, что и определяет генерацию ими спайков. При этом с аналитической точки зрения можно отметить как реципрокность центральных и периферических влияний, в частности для тех нейронов, у которых активации при ЗГ усиливаются, так и синергичность этих влияний для нейронов, где наблюдается противоположный эффект, а также наличие нейронов, активность которых кажется детерминированной только эфферентными влияниями (нейроны, не изменяющие активаций с ЗГ) или только афферентацией (4 нейрона, у которых с ЗГ активации пропадали).

Нам представляется очевидным, что «гомункулюсу», или «компьютеру», явно или неявно предполагаемому гипотезой кодирования, было бы весьма сложно «декодировать» сигналы, которые, по предположению, кодируют свойства стимулов, но имеют место и вне всяких стимулов. Поэтому гипотеза кодирования оказывается неприемлемой для объяснения генеза активности 30 элементов из 34 исследованных, или 88% волокон зрительного тракта. Другим важным фактическим аргументом против гипотезы кодирования, относящимся и к тем четырем нейронам, активации у которых при ЗГ исчезали, мы считаем связь всех активаций с определенными этапами поведения. Очевидно, что, с одной стороны, в течение того или иного этапа на сетчатку проецируется разная среда, и что, с другой — на разных этапах на сетчатку проецируются одинаковые элементы среды. Поэтому все активации волокон оптического тракта как при ОГ, так и при ЗГ нам кажется более логичным объяснить не исключительно наличием в среде какого-либо признака или специфического раздражителя, постоянного в течение всей активации, а участием активирующегося нейрона в реализации соответствующего поведения. Другими словами, как и нейроны центральных областей мозга [1, 12, 26, 28] и такой периферической структуры, как обонятельная луковица [25], ганглиозные клетки сетчатки являются, вероятно, системоспецифичными. Системоспецифичность предполагает связь активности нейрона с осуществлением определенного поведенческого акта, т. е. достижением того или иного конкретного приспособительного результата с помощью определенной двигательной активности и в конкретной среде. Функциональные системы поведенческих актов образуются в процессах фило- и онтогенеза как пробные и оказавшиеся адаптивными соотношения организма со средой, подвергаются действию естественного отбора и составляют врожденную и приобретенную память организма [9, 13].

Данных для полной характеристики системной принадлежности нейронов сетчатки в настоящее время недостаточно, однако на том основании, что все исследованные нами волокна оптического тракта давали активации более чем в одном акте выученного дефинитивного поведения в экспериментальной клетке, причем общей характеристикой актов, где активировался тот или иной элемент, было, как правило, какое-либо движение головы (горизонтальное, вертикальное, только направо, только налево, только направо до совпадения осей головы и тела и т. п.), — можно предположить, что нейроны сетчатки кролика, как и сетчатки лягушки [8], специализированы в основном относительно эволюционно древних врожденных систем, в отличие от нейронов коры, которые демонстрируют широкий спектр специализации как относительно приобретенных, так и врожденных систем [1, 12].

Системная специализация нейронов позволяет рассматривать степень активации какого-либо нейрона как отражение степени извлечения из памяти соответствующей функциональной системы поведенческого акта, включающей нейроны самой различной морфологической принадлеж-

ности, и активность того или иного нейрона сетчатки является лишь локальным проявлением реализации всей системы.

Любой этап внешне наблюдаемого поведения осуществляется при извлечении из памяти огромного числа систем разного возраста. Какие именно системы из всего опыта будут реализованы на том или ином этапе внешнего поведения, определяется синергичными и антагонистическими отношениями в структуре опыта, текущим состоянием потребностей организма и состоянием среды [11]. Так же как и потребности организма, конкретная среда, таким образом, способствует извлечению из памяти одних систем и через межсистемные отношения препятствует извлечению других.

С этих позиций различные эффекты ЗГ на активации нейронов сетчатки могут быть объяснены различной системной принадлежностью нейронов и различным значением соответствующих систем в реализации внешнего поведения. В частности, случаи сохранения активаций в ситуациях с ЗГ означают, вероятно, абсолютную необходимость соответствующих систем для реализации внешнего поведения, а случаи исчезновения активаций — не обязательность систем, которым принадлежат соответствующие нейроны, для реализации этого поведения, но и не реципрокность их по отношению к необходимым системам. Исключение таких систем из состава состояния субъекта поведения при ЗГ можно объяснить и отличия в деталях осуществления поведения в ситуациях с ОГ и ЗГ, и изменения в деталях активности других нейронов, отражающих реализацию других систем.

Таким образом, все описанные феномены могут быть объяснены на основе предположения, что активность ганглиозных клеток сетчатки отражает состояние соответствующих систем, которое зависит как от свойств среды, так и от потребностей организма; в случае, когда оба эти фактора способствуют извлечению системы из памяти, имеет место максимальная активность образующих данную систему нейронов; если один из факторов способствует, а другой не препятствует — наблюдается меньшая активность; если же один способствует, а другой — препятствует, состояние системы и активность соответствующих нейронов будут определяться соотношением силы потребности и степени совпадения свойств среды с той средой, в которой данная система формировалась.

ВЫВОДЫ

1. Организация активности волокон оптического тракта в поведении в соответствии с этапами поведения и наличие связанных с этапами поведения активаций у большинства волокон, несмотря на закрывание глаз, противоречат гипотезе кодирования свойств среды в активности ганглиозных клеток сетчатки и «чисто афферентной» природе их активности.

2. Эти же факты показывают, что активность ганглиозных клеток сетчатки зависит от конвергенции и взаимодействия центральных, периферических и интратетинальных влияний, и свидетельствует в пользу представлений о системоспецифичности нейронов сетчатки, показанной и для других областей мозга.

3. Степень извлечения какой-либо системы из памяти определяется наличием как соответствующей потребности, так и среды, в которой данная система при ее формировании приводила к полезному приспособительному результату.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В., Швырков В. Б., Ярвилехто Т., Самс М. О детерминации активности нейронов моторной коры в поведении. — Психол. ж., 1983, т. 4, № 2, с. 74—86.
2. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.

3. Анохин П. К. Опережающее отражение действительности.— *Вопр. философии*, 1962, № 7, с. 97—115.
4. Гринченко Ю. В., Швырков В. Б. Простой микроманипулятор для исследования нейронной активности у кроликов в свободном поведении.— *Ж. высш. нервн. деят-сти*, 1974, т. 24, вып. 4, с. 870—873.
5. Дерябин Л. Н. Нулевая точка отсчета стереотаксических координат структур головного мозга «нестандартных» взрослых кроликов.— *Ж. высш. нервн. деят-сти*, 1974, т. 24, вып. 4, с. 873—875.
6. Ильин В. Н. Влияние стимуляции преоптической области гипоталамуса на активность отдельных волокон оптического тракта у кроликов.— *Нейрофизиология*, 1978, т. 10, № 5, с. 494—508.
7. Леонтьев А. Н. Деятельность. Сознание. Личность. М., 1975.
8. Летвин Дж., Матурана Г., Мак-Каллок У., Питтс У. Что сообщает глаз лягушки мозгу лягушки.— В кн.: *Электроника и кибернетика в биологии и медицине*. М., 1963, с. 211—232.
9. Северцов А. Н. Эволюция и психика. М., 1922.
10. Швырков В. Б. Нейрональные механизмы узнавания как компонент функциональной системы поведенческого акта.— В кн.: *Принципы системной организации функций*. М., 1973, с. 156—169.
11. Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М., 1978.
12. Швырков В. Б. Системная детерминация активности нейронов в поведении.— *Успехи физиол. наук*, 1983, т. 14, № 1, с. 45—66.
13. Швырков В. Б. Методологическое значение теории функциональной системы.— В кн.: *Диалектика в науках о природе и человеке*. М., 1983, с. 355—360.
14. Шевелев И. А. Динамика зрительного сенсорного сигнала. М., 1971.
15. Узнадзе Д. Н. Психологические исследования. М., 1966.
16. Barlow H. B., Lewicki W. R. The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina.— *J. Physiol.*, 1965, v. 178, p. 477—504.
17. Bishop P. O., Burke N., Davis R. The identification of single units in central visual pathways.— *J. Physiol.*, 1962, v. 162, p. 409—431.
18. McBride R. L., Klemm N. R. Stereotaxic atlas of rabbit brain.— *Commun. Behav. Biol.*, 1968, v. 2 (pt. A), p. 179—215.
19. Collett T. The efferent control of sensory pathways.— In: *The biology of brains*, 1973, p. 11—41.
20. Cragg B. G. Centrifugal fibres to the retina and olfactory bulb, and composition of the supraoptic commissures in the rabbit.— *Exptl. Neurol.*, 1962, v. 5, p. 406—427.
21. Eason R. G., Oakley M., Flowers L. Central neural influences on the human retina during selective attention.— *Physiol. Psychol.*, 1983, v. 11, p. 18—28.
22. Hasselt P. van. The centrifugal control of retinal function. A review.— *Ophthalm. Res.*, 1972—1973, v. 4, p. 298—320.
23. Hubel D. H. Single unit activity in lateral geniculate body and optic tract of unrestrained cats.— *J. Physiol.*, 1960, v. 150, p. 91—104.
24. McIlwain J. T. Receptive fields of optic tract axons and lateral geniculate cells: peripheral extent and barbiturate sensitivity.— *J. Neurophysiol.*, 1964, v. 27, p. 1154—1173.
25. Karpov A. P. Systemic organization of activity of olfactory bulb neurons.— In: *Soviet-finnish symposium on psychophysiology*, № 15/Ed. Jarvilehto T. Helsinki, 1982, p. 285—297.
26. Mountcastle W. B. Some neural mechanisms for directed attention.— In: *Cerebral correlates of conscious experience*. Amsterdam — New York — Oxford, 1978, p. 37—52.
27. Nikitopoulou-Maraton G., Molyvadas P. A., Gheorgopoulos Ch., Dimoulea Y., Lymberti M. Efferent control of the retinal response to light.— In: *Proceedings of the international union of physiol. sci.* V. 25. Sydney, 1983, p. 241.
28. Shevchenko D. G., Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Gavrilov V. V., Gorkin A. G., Shvirkov V. B. Rabbit cortical «movement neurons» in the food-acquisition behavior.— In: *Proceedings of the international union of physiol. sci.* V. 25. Sydney, 1983, p. 294.
29. Tasaki I., Polley E. H., Orrego F. Action potentials from individual elements in cat geniculate and striate cortex.— *J. Neurophysiol.* 1954, v. 17, p. 454—474.
30. Thomson L. C. The localization of function in the rabbit retina.— *J. Physiol.*, 1953, v. 119, p. 191—209.