



нонуклеарных фагоцитов кро-	74
Е. Г. Влияние тимостимули-	
ессно Е-рецептора лимфоци-	79
ения накопления радиоактив-	
осле однократного введения	84
бенности желчеобразования и	89
азатели высшей нервной дея-	
крыс в условиях хроническо-	94

их показателей высшей нерв-	
ологических свойств нервной	100

О. Н. З. Сочетание методов	
ения нейронов при быстрой	103
ределения критической часто-	
реакции	106
Б. Способ моделирования	
ном отделе аорты	109

овного мозга	112
ала» (письмо)	118
Физиологического журнала»	119
си	122

Статьи

Динамика нейронной активности нижних слоев передних бугров четверохолмия в цикле бодрствование — сон

Ш. Д. Манджavidze, Т. Н. Опиани, Л. Б. Гветадзе, М. Р. Бабилодзе

Передние бугры четверохолмия (ПБЧ) — одно из важнейших звеньев зрительной системы. Эта область участвует в контроле движения глаз, в частности формировании соответствующих компонентов зрительного ориентировочного поведения [16]. Нижние слои ПБЧ (средний и самый нижний) хорошо изучены и их вместе с верхними слоями тектума рассматривают как единую в структурном и функциональном отношении область. Однако за последние 10 лет появились сведения [7, 15], согласно которым нижние слои ПБЧ нужно рассматривать как часть мезэнцефалической ретикулярной формации (МРФ). В пользу такой точки зрения свидетельствует целый ряд гистологических и физиологических данных. Результаты гистологического исследования показали, что эти слои состоят из нейронов, подобных нейронам ретикулярной формации (РФ), и их часто бывает трудно отграничить от расположенных ниже тегментальных областей [5, 19]. Кроме того, афферентные связи нижних слоев ПБЧ, как и МРФ, обширны и многотипны. Они получают проекции более чем сорока подкорковых структур [9], среди которых нужно отметить проекции катехоламинсодержащих ядер, а также структур почти всех отделов коры. В свою очередь восходящими и нисходящими связями нижние слои ПБЧ иннервируют множество структур, расположенных от средней части промежуточного мозга до нижних отделов спинного мозга. Нисходящие пути оканчиваются в тегментальных ретикулярных ядрах [13] и других областях РФ [14], а также в окуломоторном и периокуломоторном ядрах [8]. Из восходящих путей нужно отметить те, что направляются в субталамические области, включая ретикулярные и интраламинарные ядра таламуса [11, 12]. На сходство РФ и нижних слоев ПБЧ указывают и результаты физиологических исследований, согласно которым нейроны этих областей характеризуются мультимодальностью, реакцией на быстро движущиеся и повторяющиеся стимулы и наличием обширных рецептивных полей [3, 6, 10, 18]. Edwards [7], применяя новейшие методы (в том числе окраску пероксидазой хрена и автордиографию), также показал, что нижние слои ПБЧ можно относить к МРФ.

Одним из способов исследования функциональной организации той или иной структуры мозга является изучение динамики ее нейронной активности в цикле бодрствование — сон (Б — С). В конкретном случае такой подход может дать дополнительные сведения о принадлежности нижних слоев ПБЧ к специфической зрительной или неспецифической ретикулярной системе, если учесть тот факт, что во время парадоксального сна (ПС) происходит активация центральных механизмов зрительной системы, проявляющаяся в быстром движении глаз (БДГ). Однако в литературе данных по этому вопросу мы не обнаружили, поэтому целью нашей работы было изучение динамики нейронной активности нижних слоев ПБЧ в цикле Б — С.

Опыты проведены на 10 белых крысах. Под гексанальвым наркозом (100 мл/кг) в черепе просверливали трепанационное отверстие и монтировали в нем миниатюрный механический манипулятор. Центр для отверстий определяли по атласу Vures и соавт. [4]. В отверстие вставляли и укрепляли норакрилом цилиндрический «колодец» из плексигласа, имеющий резьбу на внутренней поверхности. Для ограничения пульсации на дне «колодца» натягивали пленку парафильма. С помощью шагового (по 50 мкм) манипулятора, заведенного в «колодец», в мозг погружали микроэлектроды. Сопротивление микроэлектродов, изготовленных из вольфрамовой проволоки диаметром 200—250 мкм, электролитически заточенных в 6 %-ном растворе NaOH (ток 0,1—0,2 А) и изолированных (за исключением кончика) специальным лаком (марка (AK-113), со-

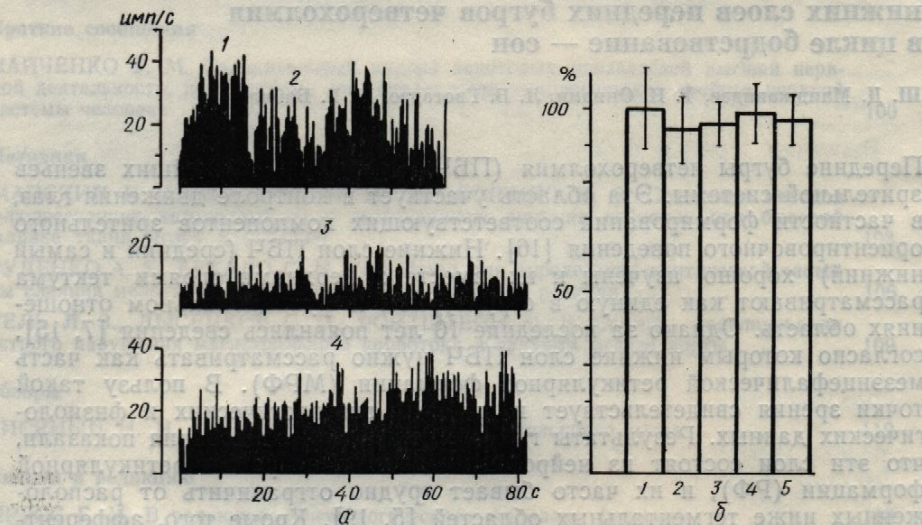


Рис. 1. Динамика активности нейрона первой группы нижних слоев ПБЧ: а — гистограммы распределения частот фоновой импульсной активности (1 — активное бодрствование, 2 — простое бодрствование, 3 — медленный сон, 4 — парадоксальный сон); б — результаты статистической обработки (1 — эмоциональное бодрствование, 2 — активное бодрствование, 3 — движение головы, 4 — умывание, 5 — сдв; за 100 % взята средняя частота разрядов нейрона при эмоциональном бодрствовании).

ставляло 5—10 МОм. Различные фазы и стадии цикла Б—С идентифицировали по электронеокогитрограмме, электрогиппокампограмме и электроокулограмме. Отведенные внеклеточно потенциалы действия нейронов после их предварительного усиления регистрировали на фотопленке с экрана осциллографа и после амплитудного дискриминирования на магнитной ленте и на бумаге параллельно с электроэнцефалограммой. Записи на магнитной ленте обрабатывали с помощью микро-ЭВМ «Анонс-101». Многоканальный дискриминатор давал возможность выделить один или несколько нейронов в случае мультинейронной регистрации, однако на бумаге записывалась активность только одного нейрона с наиболее высокоамплитудными пиками. При составлении гистограмм обработке подвергали индивидуальную активность всех выделенных нейронов. Во избежание ошибок, вносимых шумом, активность нейронов с наиболее низкой амплитудой пиков не анализировали. По окончании опытов через микроэлектрод пропускали постоянный ток (2 мА, 60 с), животных забивали, а их мозг фиксировали в 10 %-ном растворе нейтрального формалина для последующего определения на серийных фронтальных срезах треков микроэлектродных погружений и локализации кончиков микроэлектродов. Результаты обрабатывали статистически. Рассчитывали средние значения, их стандартные отклонения и достоверность наблюдаемых изменений по t-критерию Стьюдента.

Результаты

Анализ результатов наших исследований (анализу подвергали активность 35 нейронов, которую для каждой клетки записывали в течение полных двух и более циклов Б—С) показал, что по динамике нейрон-

ной активности в цикле Б—С основные группы нейронов.

Из зарегистрированных частоты разрядов во время и в фазу ПС (рис. 1, а). Э время медленного сна (МС)

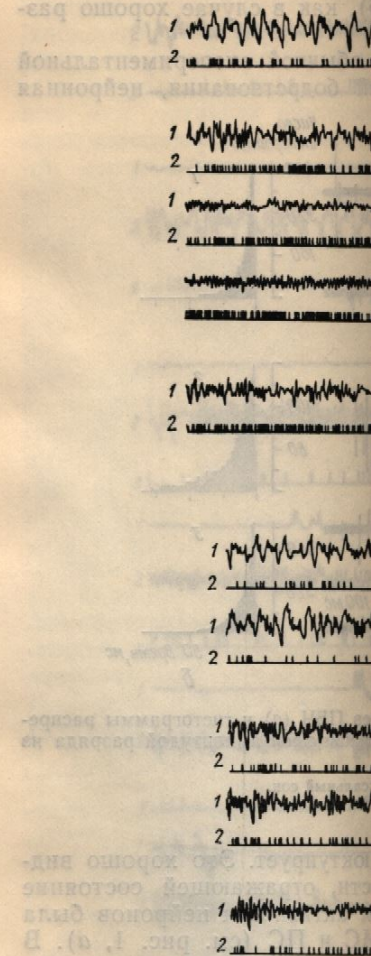
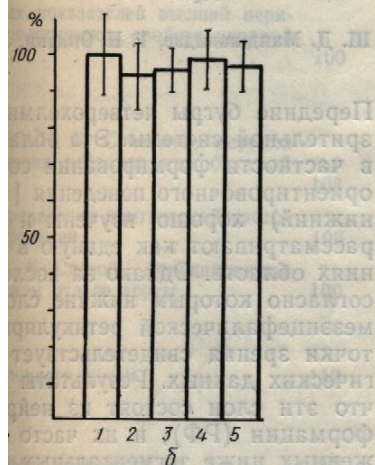


Рис. 2. Электрогиппокампограмма на первой группе нижних слоев ПБЧ. А — цикл, в котором парадоксальный сон; б — парадокс при низком уровне эмоционального напря-

значительно ниже таковой статистической обработке различия частот разрядных фаз цикла Б—С. Характерный уровень активации в циклических актах (локомоция, еда, напряжение (развитие бодрствования без значительной активности). При ПС активность нейрона достигла уровня, хар-



наловым наркозом (100 мл/кг) в чемонтировали в нем миниатюрный меопределяли по атласу Bures и со-ракрилом цилиндрический «колодец» поверхности. Для ограничения пульфафильма. С помощью шагового (по, в мозг погружали микроэлектроды, вольфрамовой проволоки диаметром ном растворе NaOH (ток 0,1—0,2 А) альным лаком (марка (AK-113), со-



ны нижних слоев ПБЧ:
ной активности (1 — активное бодрствования-парадоксальный сон); б — результаты ста-
2 — активное бодрствование, 3 — движение
астота разрядов нейрона при эмоциональ-

цикла Б—С идентифицировали по ме и электроокулограмме. Отведен- после их предварительного усиления графа и после амплитудного дискри- альтельно с электроэнцефалограммой. иously микро-ЭВМ «Апопс-101». Мно- выделить один или несколько нейро- ако на бумаге записывалась актив- амплитудными пиками. При составле- альную активность всех выделенных ом, активность нейронов с наиболее очнании опытов через микроэлектрод ых забивали, а их мозг фиксировали я последующего определения на се- сных погружений и локализации кон- и статистически. Рассчитывали сред- верность наблюдаемых изменений по й (анализу подвергали актив- клетки записывали в течение азал, что по динамике нейрон-

ной активности в цикле Б—С нижних слоев ПБЧ можно выделить две основные группы нейронов.

Из зарегистрированных нейронов 31 (89 %) имел самую высокую частоту разрядов во время активного эмоционального бодрствования и в фазу ПС (рис. 1, а). Эти нейроны составили первую группу. Во время медленного сна (МС) активность нейронов этой группы была

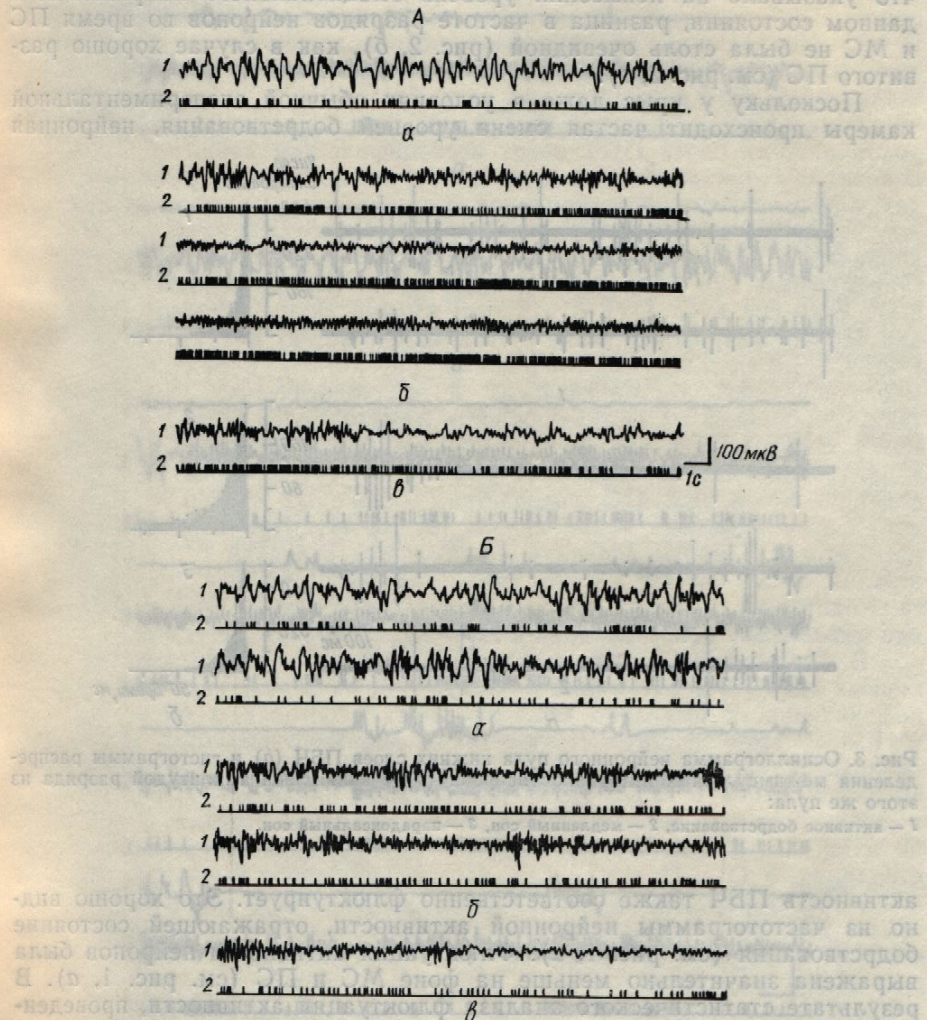


Рис. 2. Электрогиппокампограмма (1) и запись электрической активности (2) нейрона первой группы нижних слоев ПБЧ в циклах бодрствование — сон:

А — цикл, в котором парадоксальный сон развивается при высоком уровне эмоционального напряжения (а — медленный сон, б — парадоксальный сон, в — выход из парадоксального сна); Б — то же при низком уровне эмоционального напряжения.

значительно ниже таковой в двух указанных выше состояниях. При статистической обработке результатов выявили высокую достоверность различия частот разрядов нейронов этой группы на фоне различных фаз цикла Б—С. Характерно, что у нейронов данной группы высокий уровень активации наблюдался как при различных поведенческих актах (локомоция, еда, умывание и др.), так и при эмоциональном напряжении (развитие гиппокампального тета-ритма) во время бодрствования без значительных двигательных реакций (рис. 1, б). При ПС активность нейронов возрастала по сравнению с таковой при МС и достигла уровня, характерного для активного эмоционального

бодрствования (см. рис. 1, а). Следует отметить, что во время ПС активация нейронов имела тоническую природу, т. е. нейроны показывали высокую частоту разрядов на всем протяжении данной фазы независимо от чередования так называемых эмоциональной и неэмоциональной стадий (рис. 2, а). Однако, если ПС развивался кратко-временно и не возникал хорошо выраженный тета-ритм гиппокампа, что указывало на невысокий уровень эмоционального напряжения в данном состоянии, разница в частоте разрядов нейронов во время ПС и МС не была столь очевидной (рис. 2, б), как в случае хорошо развитого ПС (см. рис. 2, а).

Поскольку у крыс даже в условиях обычной экспериментальной камеры происходит частая смена уровней бодрствования, нейронная

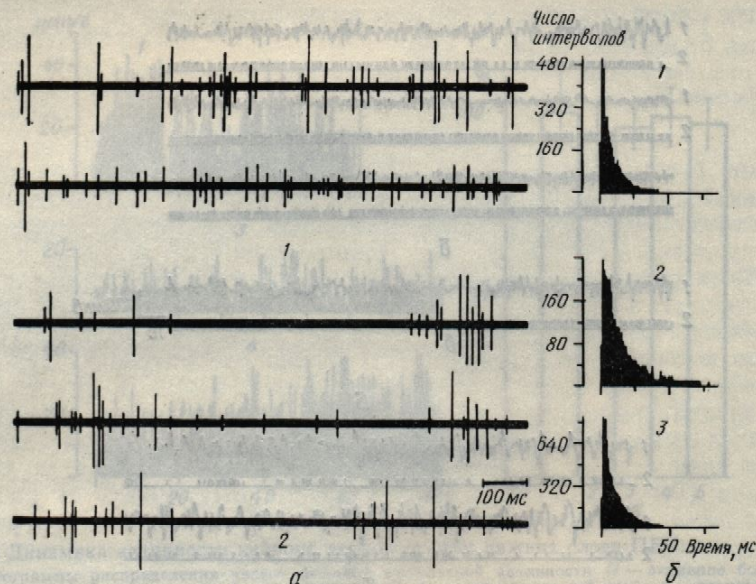


Рис. 3. Осциллограмма нейронного пула нижних слоев ПБЧ (а) и гистограммы распределения межимпульсных интервалов нейрона (б) с наивысшей амплитудой разряда из этого же пула:

1 — активное бодрствование, 2 — медленный сон, 3 — парадоксальный сон.

активность ПБЧ также соответственно флюктуирует. Это хорошо видно из частотограммы нейронной активности, отражающей состояние бодрствования (см. рис. 1, а). Флюктуация активности нейронов была выражена значительно меньше на фоне МС и ПС (см. рис. 1, а). В результате статистического анализа флюктуации активности, проведенного по F-критерию Фишера, обнаружено ее достоверное увеличение во время бодрствования по сравнению с МС ($P < 0,001$) и ПС ($P < 0,05$). Хотя в свою очередь при ПС флюктуация была лучше выражена, чем при МС ($P < 0,01$). Уменьшение нейронной активности во время МС происходит за счет появления в эту фазу тормозных пауз. При этом «замолкают» все или почти все нейроны регистрируемого пула (рис. 3, а). Выраженные тормозные паузы во время МС хорошо выявляются и на межимпульсной гистограмме. Сравнительно продолжительные и разные по размеру интервалы наблюдаются именно в эту фазу, тогда как во время ПС и бодрствования таких интервалов фактически нет (рис. 3, б). Как известно, ПБЧ являются одним из основных звеньев зрительной системы. Логично было бы допустить, что при регистрации нейронной активности главным образом должны встречаться такие нейроны, активность которых коррелирует с движением глаз во время бодрствования и ПС. Однако в нижних слоях ПБЧ такие нейроны встречаются редко. В частности, из 35 зарегистриро-

ванных нейронов только а характеру динамики нейронные фазы цикла Б—С, эти наивысшую частоту разрядов по сравнению с частотой при увеличении активности отме

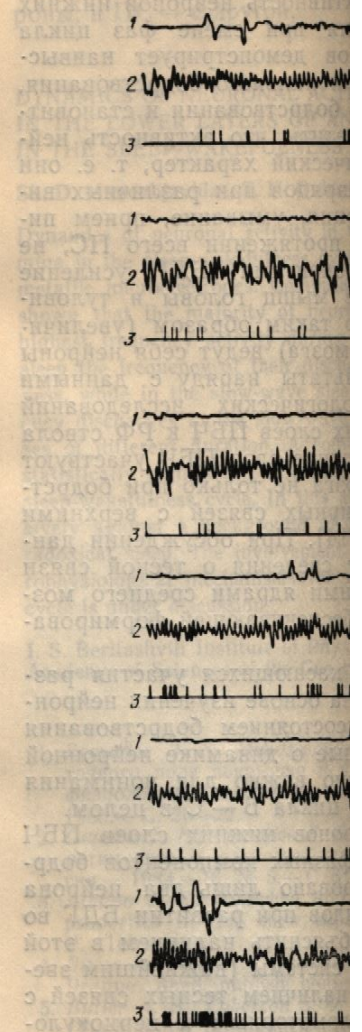


Рис. 4. Электроокулограмма (1), активности нейрона (3) нижних слоев ПБЧ во время движений глаз:

а — активное бодрствование, б — медленный сон.

В малочисленной группе нижних слоев ПБЧ не наблюдалось фазы разрядов по фазам цикла Б—С, эти наивысшую частоту разрядов по сравнению с частотой при увеличении активности отме

отметить, что во время ПС природу, т. е. нейроны показывают в течение данной фазы эволюцию эмоциональной и неэмоциональной активности. Если ПС развивался кратковременный тета-ритм гиппокампа, эмоционального напряжения в разрядах нейронов во время ПС (б), как в случае хорошо раз-

личной экспериментальной фазы бодрствования, нейронная

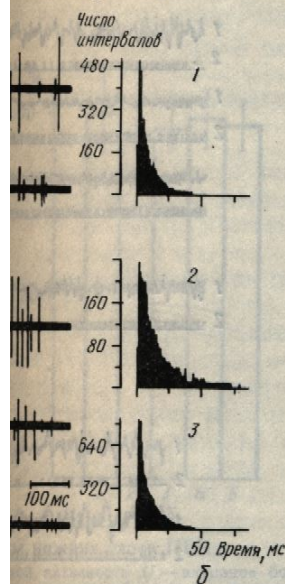


Рис. 3. Гистограммы распределения интервалов с максимальной амплитудой разряда из нижних слоев ПБЧ (а) и гистограммы распределения интервалов с максимальной амплитудой разряда из нижних слоев ПБЧ (б) в фазе бодрствования, медленного сна и парадоксального сна.

флюктуирует. Это хорошо видно, отражающей состояние нейронной активности была МС и ПС (см. рис. 1, а). В ситуации активности, проведенное ее достоверное увеличение МС ($P < 0,001$) и ПС ($P < 0,001$) было лучше выражено нейронной активностью во время фазы тормозных пауз. Все нейроны регистрируемого периода во время МС хорошо выражены. Сравнительно продолжительные наблюдаются именно в эту фазу таких интервалов фазы МС являются одним из основных признаков, что при этом образуются должны встречаться коррелирует с движением. Однако в нижних слоях ПБЧ активности, из 35 зарегистриро-

ванных нейронов только активность двух коррелировала с БДГ. По характеру динамики нейронной активности, наблюдавшейся в различные фазы цикла Б — С, эти нейроны относились к первой группе, т. е. наивысшую частоту разрядов они показывали при бодрствовании и ПС по сравнению с частотой при МС (рис. 4). Однако во время ПС фазное увеличение активности отмечалось при развитии БДГ.

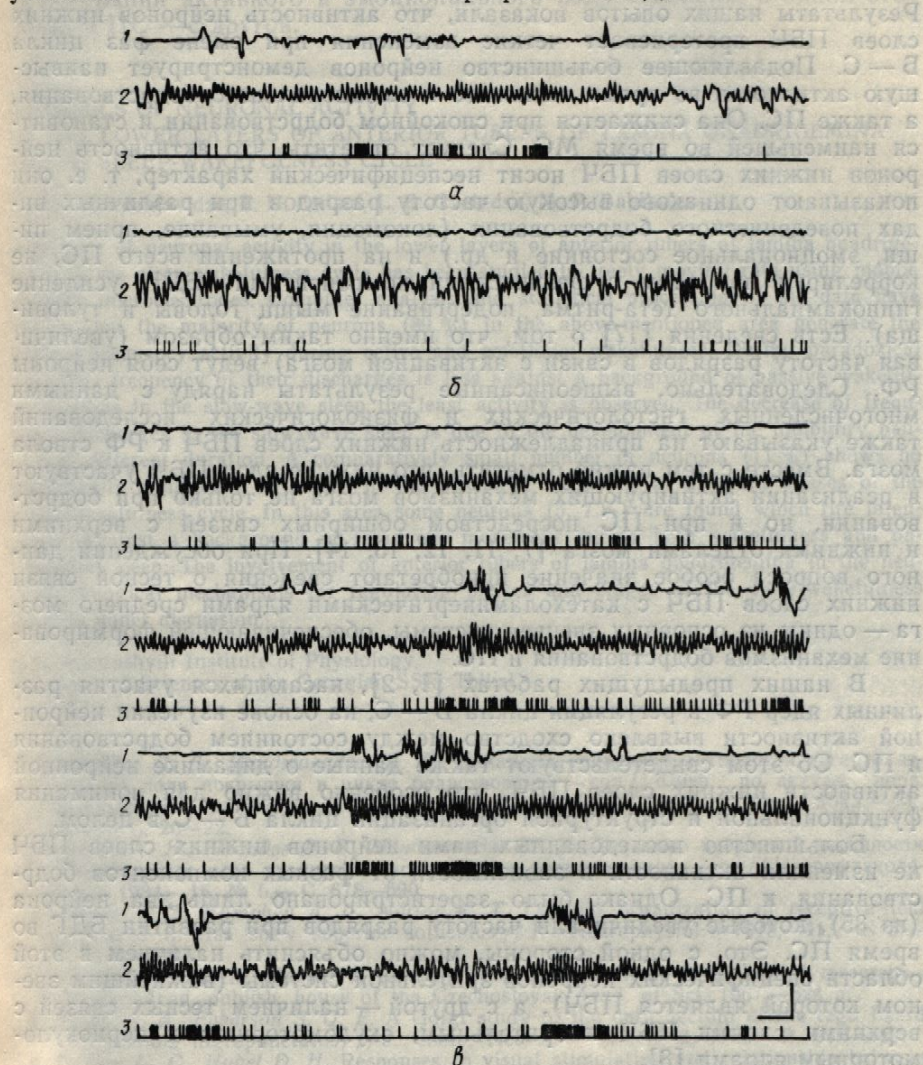


Рис. 4. Электроокулограмма (1), электрогиппокампограмма (2) и запись электрической активности нейрона (3) нижних слоев ПБЧ при раздражении наивысшей частотой при движении глаз:

а — активное бодрствование, б — медленный сон, в — парадоксальный сон. Калибровка 1 с, 100 мкВ.

В малочисленной группе нейронов (четыре нейрона, 11 %) нижних слоев ПБЧ не наблюдалось статистически достоверной разницы частоты разрядов по фазам цикла Б — С. Эти нейроны, составившие вторую группу, так же, как и нейроны первой группы, характеризовались высоким уровнем флюктуации при бодрствовании по сравнению с таковой при МС и ПС ($P < 0,01$). Интересно отметить, что во время МС нейроны второй группы тоже изменяли так называемый узор разрядов, что выражалось в развитии активности по типу пачка — пауза. Однако частота разрядов в пачке была выше, чем средняя частота, наблю-

даемая во время бодрствования и ПС. Этим и определяется одинаковый средний уровень активности, наблюдаемый во все фазы цикла Б—С.

Обсуждение результатов

Результаты наших опытов показали, что активность нейронов нижних слоев ПБЧ претерпевает четкие изменения при смене фаз цикла Б—С. Подавляющее большинство нейронов демонстрирует наивысшую активность во время активного и эмоционального бодрствования, а также ПС. Она снижается при спокойном бодрствовании и становится наименьшей во время МС. Следует отметить, что активность нейронов нижних слоев ПБЧ носит неспецифический характер, т. е. они показывают одинаково высокую частоту разрядов при различных видах поведенческого бодрствования (локомоция, умывание, прием пищи, эмоциональное состояние и др.) и на протяжении всего ПС, не коррелируя при этом с фазическими компонентами (БДГ, усиление гиппокампального тета-ритма, подергивание мышц головы и туловища). Есть сведения [17] о том, что именно таким образом (увеличивая частоту разрядов в связи с активацией мозга) ведут себя нейроны РФ. Следовательно, вышеописанные результаты наряду с данными многочисленных гистологических и физиологических исследований также указывают на принадлежность нижних слоев ПБЧ к РФ ствола мозга. Вместе с тем важно отметить, что нижние слои ПБЧ участвуют в реализации активирующих механизмов мозга не только при бодрствовании, но и при ПС посредством обширных связей с верхними и нижними отделами мозга [7, 11, 12, 13, 14]. При обсуждении данного вопроса особое значение приобретают сведения о тесной связи нижних слоев ПБЧ с катехоламинергическими ядрами среднего мозга — одним из основных звеньев системы, обеспечивающей формирование механизмов бодрствования и ПС.

В наших предыдущих работах [1, 2], касающихся участия различных ядер РФ в регуляции цикла Б—С, на основе изучения нейронной активности выявлено сходство между состоянием бодрствования и ПС. Об этом свидетельствуют также данные о динамике нейронной активности нижних слоев ПБЧ, что особенно важно для понимания функциональной и структурной организации цикла Б—С в целом.

Большинство исследованных нами нейронов нижних слоев ПБЧ не изменяли активности в зависимости от фазных компонентов бодрствования и ПС. Однако было зарегистрировано лишь два нейрона (из 35), которые увеличивали частоту разрядов при развитии БДГ во время ПС. Это, с одной стороны, можно объяснить наличием в этой области специфических нейронов зрительной системы (важнейшим звеном которой является ПБЧ), а с другой — наличием тесных связей с верхними слоями ПБЧ и зрительным, окулomotorным и периокулomotorным ядрами [8].

Наряду с частотой важным показателем характеристики активности нейронов является узор разрядов, которые для нижних слоев ПБЧ сравнительно равномерно распределены во времени при бодрствовании и ПС. При МС происходит перестройка узора, в частности регистрируется активность типа пачка — пауза, когда «активные» участки чередуются с паузами разной продолжительности. Появление такого вида узора у нейронов обеих групп может быть следствием афферентной импульсации со стороны таламуса и коры, имеющих связь с нижними слоями ПБЧ. Нейроны второй группы не показывают статистически достоверной разницы средних частот разрядов между фазами цикла Б—С, что обусловлено более высокой частотой разрядов в пачках по сравнению с таковой во время бодрствования и ПС. Подобный узор у этих нейронов может быть вызван развитием при МС длительных постсинаптических потенциалов, из-за чего следующий возбуждающий постсинаптический потенциал возникает позже, чем и

определяется появление пауз в пачке объясняется.

Таким образом, результаты слоев ПБЧ наряду с существованием оснований говорить о сходстве состояний активного и эмоционального бодрствования, и ПС — с другой.

DYNAMICS OF NEURONAL ACTIVITY IN THE LOWER LAYERS OF ANTERIOR CINGULATE GYRUS IN THE SLEEP-WAKEFULNESS CYCLE

Sh. D. Mandzhavidze, T. N. Oniani,

Dynamics of neuronal activity in the lower layers of the anterior cingulate gyrus in the sleep-wakefulness cycle were studied using metallic microelectrodes. Computer analysis showed that the majority of neurons exhibit high frequency activity during sleep, while in the slow-wave sleep the frequency of their discharges decreases. A statistically significant difference in the frequency of sleep-wakefulness cycle. In this analysis against a background of paradoxical sleep. The involvement of physiological mechanisms for the formation of the sleep-wakefulness cycle is under discussion.

I. S. Beritashvili Institute of Physiology, Academy of Sciences of the Georgian SSR

1. Гветадзе Л. Б., Манджavidze Т. Н. Активность нейронов нижних слоев ПБЧ в цикле бодрствования и сна. — 1985. — С. 20—22.
2. Онани Т. Н., Гветадзе Л. Б., Манджavidze Т. Н. Активность ретикулярных ядер среднего мозга. — 1984. — 16, № 5. — С. 678.
3. Albano J. E., Humphrey A. L. Properties in tree shrew superior colliculus. — P. 1140—1164.
4. Bures J., Petran M., Zachar J. Prague: Acad. publish. house.
5. Butler A. B., Ebberson S. O. I. (Tupinambis nigropunctatus).
6. Dräger U. C., Hubel D. H. Receptive fields in the cat. — P. 157—171.
7. Edwards S. B. The deep cell layer of the superior colliculus: characteristics and structural organization. — P. 1—10.
8. Edwards S. B., Henkel C. K. Receptive fields in the cat. — P. 157—171.
9. Edwards S. B., Ginsburg C. L. Receptive fields in the cat. — P. 157—171.
10. Gordon B. Receptive fields in the cat. — P. 157—171.
11. Graham J. An autoradiographic study of the superior colliculus in the cat. — P. 157—171.
12. Harting J. K., Hall W. C., I. A study of the superior colliculus: superficial and deep layers. — P. 157—171.
13. Kawamura K., Brodal A. The reticular formation of the brain. — 1974. — 19, N 1. — P. 1—10.

Этим и определяется одинаково-постоянный во все фазы цикла

активность нейронов нижних слоев при смене фаз цикла. Активность нейронов демонстрирует наивысшую функциональную бодрствования, во время бодрствования и становится отчетливо, что активность нейронно-информационного характера, т. е. они разряжаются при различных воздействиях, умысливание, прием пищи на протяжении всего ПС, не являются компонентами (БДГ, усиление тонуса мышц головы и туловища) именно таким образом (увеличение активности мозга) ведут себя нейроны. Результаты наряду с данными физиологических исследований нижних слоев ПБЧ к РФ ствола нижние слои ПБЧ участвуют в мозге не только при бодрствованиях, но и при бодрствованиях с верхними [13, 14]. При обсуждении данных сведений о тесной связи между ядрами среднего мозга, обеспечивающей формирования

2], касающихся участия разряжений, на основе изучения нейронно-информационного состояния бодрствования. Данные о динамике нейронно-информационного состояния бодрствования особенно важны для понимания цикла Б — С в целом. Активность нейронов нижних слоев ПБЧ от фазных компонентов бодрствования ограничено лишь два нейрона разряжаются при развитии БДГ во время бодрствования. Это объясняется наличием в этой нейронной системе (важнейшим звеном) — наличием тесных связей с другими нейронными структурами и периферическими структурами.

Характеристики активности нейронов, которые для нижних слоев являются во время бодрствования, в частности — пауза, когда «активные» нейроны продолжают свою деятельность. Появление разряжений может быть следствием активности таламуса и коры, имеющих вторую группу не показывающих частот разрядов между более высокой частотой разрядов во время бодрствования и ПС. Это может быть вызвано развитием при бодрствовании, из-за чего следующий разряд возникает позже, чем и

определяется появление пауз между пачками. Высокая частота разрядов в пачке объясняется отдачей, наступающей после торможения.

Таким образом, результаты изучения активности нейронов нижних слоев ПБЧ наряду с существующими литературными данными дают основание говорить о сходстве этой области с МРФ, а также о сходстве состояний активного и эмоционального бодрствования, с одной стороны, и ПС — с другой.

DYNAMICS OF NEURONAL ACTIVITY IN THE LOWER LAYERS OF ANTERIOR TUBERS OF LAMINA QUADRIGEMINA IN THE SLEEP-WAKEFULNESS CYCLE

Sh. D. Mandzhavidze, T. N. Oniani, L. B. Gvetadze, M. P. Babilodze

Dynamics of neuronal activity in the lower layers of anterior tubers of lamina quadrigemina in the sleep-wakefulness cycle has been studied in freely moving rats using mobile metallic microelectrodes. Computer analysis and statistical processing of the data have shown that the majority of neurons (89 %) in the above-mentioned area generate the highest frequency activity during active and emotional wakefulness. During paradoxical sleep the frequency of their discharges is less against a background of passive wakefulness, while in the slow-wave sleep the least activity is observed. The decrease of frequency discharges in the slow-wave sleep is due to the development of the inhibitory pauses of different duration. A comparatively small number of neurons (11 %) shows no statistically significant difference in the discharge frequency at different phases of the sleep-wakefulness cycle. In this area some neurons (5, 7 %) are found which fire intensively against a background of rapid eye movement during both wakefulness and paradoxical sleep. The involvement of anterior tubers of lamina quadrigemina in the neurophysiological mechanisms for regulating phases and stages of the sleep-wakefulness cycle is under discussion.

I. S. Beritashvili Institute of Physiology,
Academy of Sciences of the Georgian SSR, Tbilisi

1. Гветадзе Л. Б., Манджavidze Ш. Д. Динамика нейронной активности гигантоклеточного поля покрышки в цикле бодрствование — сон // Конф. по актуал. вопр. физиологии и патологии сна. (Москва, 12—13 дек. 1985 г.): Тез. докл. — М., 1985. — С. 20—22.
2. Онани Т. Н., Гветадзе Л. Б., Манджavidze Ш. Д. Динамика нейронной активности ретикулярных ядер среднего мозга в цикле бодрствование — сон // Нейрофизиология. — 1984. — 16, № 5. — С. 678—690.
3. Albano J. E., Humphrey A. L., Norton T. T. Laminar organization of receptive-field properties in tree shrew superior colliculus // J. Neurophysiol. — 1978. — 41, N 5. — P. 1140—1164.
4. Bures J., Petran M., Zachar J. Electrophysiological methods in biological research. — Prague: Acad. publish. house of the Czechoslovak Acad. of Sci. 1967. — 824 p.
5. Butler A. B., Ebberson S. O. E. A Golgi study of the optic tectum of the tegu lizard (*Tupinambis nigropunctatus*) // J. Comp. Neurol. — 1975. — 140, N 2. — P. 215—228.
6. Dräger U. C., Hubel D. H. Responses to visual stimulation and relationship between visual, auditory and somatosensory inputs in mouse superior colliculus // J. Neurophysiol. — 1975. — 38, N 4. — P. 690—713.
7. Edwards S. B. The deep cell layers of the superior colliculus: their reticular characteristics and structural organization // The reticular formation revisited. — New York: Raven press, 1980. — P. 193—209.
8. Edwards S. B., Henkel C. K. Superior colliculus connections with the extraocular motor nuclei in the cat // J. Comp. Neurol. — 1978. — 179, N 4. — P. 451—568.
9. Edwards S. B., Ginsburg C. L., Henkel C. K., Stein B. E. Sources of subcortical projections to the superior colliculus in the cat // Ibid. — 1979. — 184, N 3. — P. 309—330.
10. Gordon B. Receptive fields in deep layers of cat superior colliculus // J. Neurophysiol. — 1973. — 36, N 2. — P. 157—178.
11. Graham J. An autoradiographic study of the efferent connections of the superior colliculus in the cat // J. Comp. Neurol. — 1977. — 173, N 4. — P. 629—654.
12. Harting J. K., Hall W. C., Diamond J. T., Martin G. F. Anterograde degeneration study of the superior colliculus in *Tupaia glis*: evidence for a subdivision between superficial and deep layers // Ibid. — 1973. — 148, N 3. — P. 361—386.
13. Kawamura K., Brodal A., Hoddevik G. The projection of the superior colliculus into the reticular formation of the brain stem. An experimental study in the cat // Exp. Brain Res. — 1974. — 19, N 1. — P. 1—19.