

В.М. Шеверьова

Кірко-підкіркові механізми емоційної поведінки та вегетативних функцій молодих білих щурів

На 3-місячних крысах (самцах и самках) линии Вистар исследовали влияние новой коры на эмоциональное поведение и вегетативные реакции животных, а также изучали особенности функционирования лимбических структур мозга и гипоталамических механизмов эмоций в условиях разной продолжительности выключения неокортекса методом распространяющейся депрессии Leo. Показано, что аппликация 25%-го раствора КС1 на лобные отделы обеих полушарий мозга вызывает снижение амплитуды биопотенциалов и перестройку ритмов новой коры и подкорковых структур. Степень выраженности, характер и направленность изменений эмоционального поведения и вегетативных функций (частоты сердечного ритма) у молодых животных в условиях корковой распространяющейся депрессии зависят как от времени функционально обратимого выключения неокортекса, исходного уровня эмоциональной активности крыс и типа организации их эмоционального поведения, так и от функциональных (компенсаторных) возможностей церебральных систем эмоционального реагирования, которые определяются на уровне корко-подкорковых и межсубкортикальных взаимодействий. Результаты опытов дают основание сделать заключение об участии новой коры в системной организации эмоционального поведения и механизмах регуляции вегетативных функций.

ВСТУП

Незаперечним є той факт, що інтегративна діяльність мозку здійснюється складною системою кірко-підкіркових взаємовідношень. Нова кора, яка має тісні двобічні зв'язки з лімбічними структурами та гіпоталамусом, відіграє важливу роль у регуляції афективної поведінки та мотиваційних процесів, умовнорефлекторної діяльності та вегетативних реакцій [1–3]. Використовуючи різні методи дослідження функцій неокортексу, зокрема методи екстирпації, калієвої депресії тощо, більшість авторів указують на участь нової кори в організації позитивної емоційної умовнорефлекторної поведінки та на необхідність збереження цілісності неокортексу для отримання тваринами повноцінного позитивного емоційного відчуття [2, 8]. Разом з тим не до кінця вивченою

залишається роль нової кори в регуляції негативних емоцій. Дані літератури з цього питання нечисленні та суперечливі [2, 4, 8]. Такі розбіжності можуть бути зумовлені як вибором способу декортикації, тривалістю виключення нової кори, віком, видом та вихідним станом тварин, так і вибором методу вивчення їх емоційної поведінки. Зважаючи на те, що “функціональна декортикація” спостерігається при різних психопатологічних станах (емоційній напрузі та перенапрузі, невротичних розладах) [3, 14, 21], а також під час фізіологічного сну [7, 15], значний інтерес викликає дослідження деяких механізмів автономної регуляції емоцій та вегетативних функцій за умов виключення контролюючого впливу неокортексу на підкіркові структури мозку.

Мета цієї роботи – вивчити роль нової кори в регуляції емоційної поведінки та вегетативних реакцій у молодих щурів, а також дослідити особливості функціонування лімбічних утворень мозку та гіпоталамічних механізмів емоцій за умов різної тривалості виключення неокортексу методом депресії Leo, яка має здатність поширюватись.

МЕТОДИКА

Експерименти проведено на 20 щурах (самцях та самицях) лінії Вістар віком 3 міс. На стереотаксичному приладі під барбаміловим наркозом за атласом Фіфкової та Маршала [5] ніхромові електроди $d=0,1$ мм у скляній ізоляції вживляли в лобово-тім'яну кору, дорсальний гіпокамп, вентромедіальне та вентролатеральне ядра гіпоталамуса. Досліди починали на 4–5-ту добу після операції. Емоційну поведінку щурів досліджували за допомогою методу самостимулювання мозку за Олдсом [23] та безумовно-рефлекторної реакції уникнення (РУ). Реакцію самостимулювання (РСС) отримували подразненням вентролатеральних та амбівалентних зон вентромедіального гіпоталамуса. РУ викликали стимулюванням негативних емоціогенних зон вентромедіального гіпоталамуса. ЕЕГ записували біполярно на електроенцефалографі 4ЕЕГ-3 у смузі частот 2–30 Гц. Висота калібровочного сигналу – 100 мкВ, швидкість стрічкопротяжного механізму – 15 мм/с. Частоту серцевих скорочень (ЧСС) реєстрували на цьому самому приладі за допомогою електрода, який імплантували під шкіру задньої правої кінцівки тварин. Функціонально зворотне виключення нової кори викликали аплікацією на лобові ділянки обох півкуль мозку через трепанаційні отвори (площа кожного становили 6 мм²) шматочка фільтрувального паперу, який змочували 25%-м розчином КСІ. Під час операції ділянки лобової кістки з трепана-

ційними отворами за допомогою спеціального пристрою ізолювали від зовнішніх пошкоджень і щільно закривали. Спочатку записували вихідні дані ЕЕГ, ЧСС та порогів виникнення РУ. Після аплікації КСІ досліджувані показники реєстрували упродовж 0,5 год переважно на 5, 15 та 30-й хвилинах. Частоту РСС відмічали кожні 5 хв протягом 0,5 год за допомогою автоматичного лічильника до та після аплікації КСІ. У дослідах з реєстрацією порогів виникнення РУ та частоти РСС контрольні записи ЕЕГ проводили до початку і після закінчення кожного експерименту. Після закінчення дослідів щурів усипляли введенням великих доз барбамілу. Структури мозку коагулювали. Контроль локалізації кінчика електродів у мозку здійснювали фотоконтактним способом. В роботі використовували стандартні методи обробки ЕЕГ. Амплітудно-частотний аналіз кривих проводили візуально та за допомогою гістографічного методу. Кількісно оцінювали частоту α -ритму, амплітуду біопотенціалів та α -індекс. Статистичну обробку результатів здійснювали з використанням критерію *t* Стьюдента та Вілкоксона.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Аналіз фонових ЕЕГ дослідних тварин виявив домінування у новій корі високочастотної α -активності, яка епізодично могла перемежовуватися ділянками β -ритму. У деяких щурів реєструвалась α -активність з нетривалими періодами θ -ритму. Середні значення частоти домінуючої активності в неокортексі представлено на рис.1,а. В гіпокампі переважав або чітко виражений α -, θ -ритм, на фоні якого могли відмічатися компоненти судомної активності у вигляді гіперсинхронних та поодиноких гострих хвиль, або високочастотна α -активність, в гіпоталамусі – низькочастотна α -активність з фрагментами θ -ритму та поодинокими δ -хвилями або низькоамплітудна десинхро-

нізована активність. У щурів з високочастотним α -ритмом в гіпоталамусі частота домінуючої активності в гіпокампі була дещо нижчою, і, навпаки, низькочастотному ритму в гіпоталамусі відповідали більш високі його значення в гіпокампі (див.рис. 1,б,в). Проте така зворотна залежність між частотою домінуючого ритму в гіпокампі та гіпоталамусі прослідковувалася не завж-

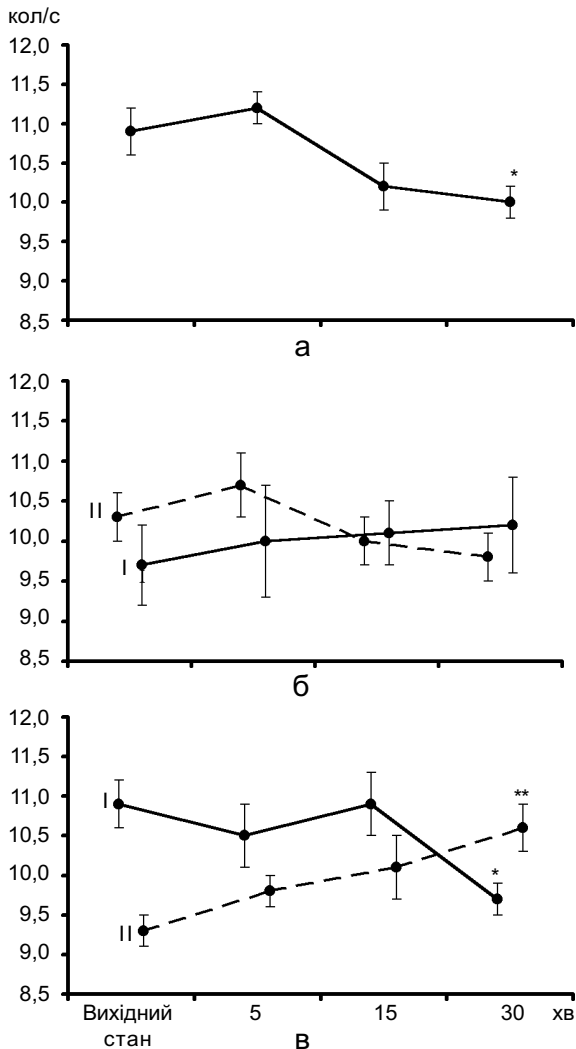


Рис. 1. Динаміка частоти α -активності у структурах мозку щурів за умов поширення кіркової депресії: а – неокортекс; б – гіпокамп (I – у щурів з високочастотним, II – низькочастотним α -ритмом у гіпоталамусі); в – гіпоталамус (I – у щурів з високочастотним, II – низькочастотним α -ритмом); * $P < 0,05$; ** $P < 0,02$.

ди, що вказувало, загалом, на диференційований характер електричної активності у досліджуваних структурах мозку. Разом з тим наявність фрагментів β -ритму в неокортексі та розповсюдженість θ -біопотенціалів у кірко-підкіркових утвореннях мозку, регулярність електричних коливань та присутність компонентів судомної активності в гіпокампі, а також все ще достатньо виражена симпатична направленість ЧСС у фоні (таблиця), очевидно, свідчать про підвищений рівень емоційної збудливості та неспецифічних активуючих впливів у цих тварин, що можуть бути зумовлені нейроендокринними зрушеннями, які притаманні цьому віку (ранній пубертатний період) [9, 12, 17, 20].

Досліди показали, що аплікація КСІ на лобові ділянки нової кори викликала зниження амплітуди біопотенціалів та перебудову ритмів неокортексу та підкіркових структур мозку. Зниження амплітуди електричних коливань та періодичний розвиток поодиноких повільних хвиль у новій корі, підвищення рухового збудження тварин спостерігалися вже на 1-3-й хвилини після аплікації КСІ. Різке зниження амплітуди біопотенціалів α , β -діапазону та деяке підвищення частоти домінуючого ритму в неокортексі до 5-ї хвилини супроводжувалися такою самою направленістю електричних реакцій у гіпокампі та неоднозначними змінами амплітуди і частоти потенціалів у гіпоталамусі (див. рис. 1, 2). У цьому самому проміжку часу на поведінковому рівні нерухомий стан тварин міг періодично змінюватися підвищенням їх загальної рухової активності. У деяких щурів спостерігалися судомні повороти голови та тіла, реакції вмивання або вертикальні стійки, гризіння клітки, прийомування. Серед інших видів активності на ЕЕГ до 10-ї хвилини могли реєструватися спалахи пароксизмів повільних коливань, які синхронно виникали в новій корі та гіпокампі або в усіх досліджуваних структурах.

Підвищення загального рухового збудження щурів на 1 – 5-й хвилині калієвої депресії може бути наслідком висхідного впливу неспецифічних систем активації в результаті блокування гальмівних впливів неокортексу, зокрема його фронтальних відділів, на ці системи [2, 4.]. Враховуючи те, що кіркова депресія не розповсюджується на гіпокамп [13], зміни, що спостерігалися в неокортексі та гіпокампі до 5-ї хвилини дослідів могли бути зумовлені, з одного боку, тісними двобічними функціональними зв'язками між новою корою та гіпокампом [10], а з іншого – складними взаємовідношеннями структур мозку, що виникають за умов поширення “кіркової депресії” [5, 18]. Неод-

нозначний характер електричних реакцій у гіпоталамусі на 5-й хвилині функціонально зворотного виключення неокортексту може вказувати як на гальмівний, так і на полегшуючий вплив нової кори на цю структуру.

Подальше зниження частоти α -активності в неокортексі супроводжувалося збільшенням потенціалів θ -, δ -діапазону та зниженням амплітуди вихідних коливань, що вказувало на поглиблення гальмівних процесів у новій корі до 30 хв (див.рис.1, 2). За умов тривалої кіркової ЕЕГ-депресії на 15-й хвилині частота α -ритму в гіпоталамусі наближалася до фоновій або дещо підвищувалася, однак перебудова ритміки підкіркових структур загалом визначалась її

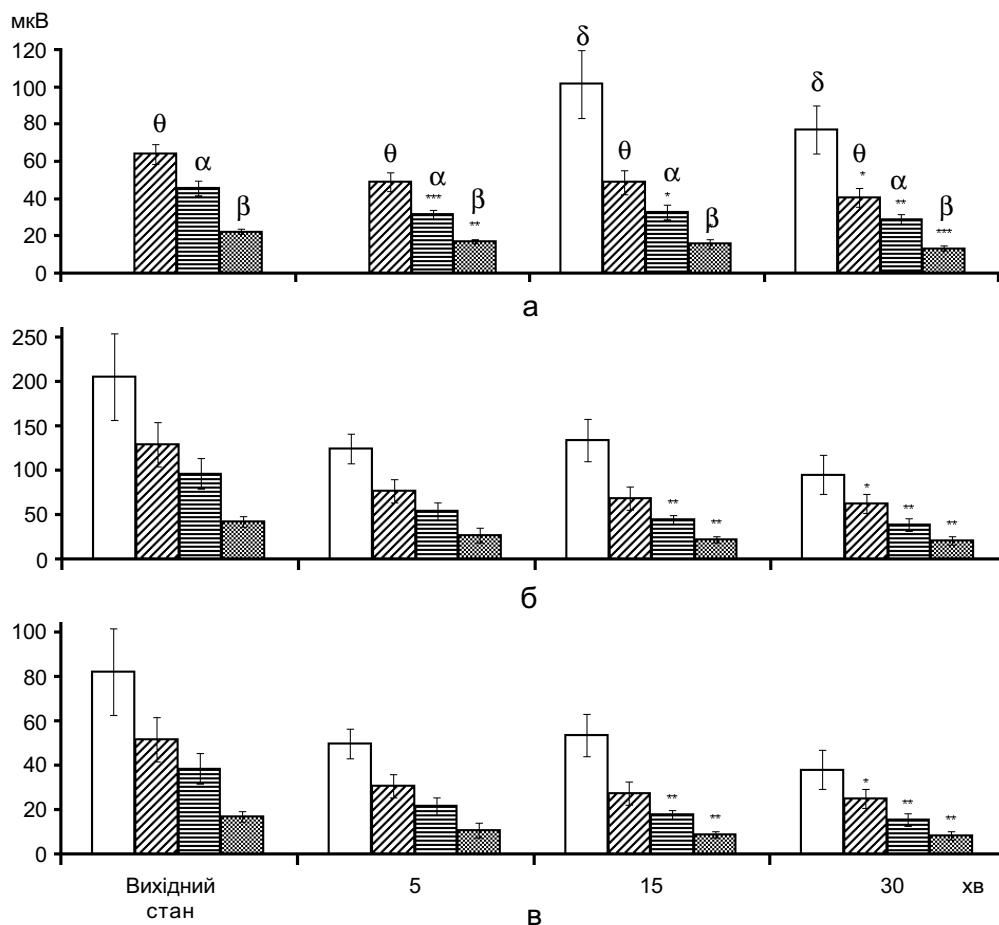


Рис. 2. Динаміка амплітуди біопотенціалів мозку щурів за умов поширення кіркової депресії: а – неокортекс; б – гіпокамп; в – гіпоталамус; * $P < 0,05$; ** $P < 0,02$; *** $P < 0,01$.

вихідними значеннями (див.рис. 1). За умов функціональної декортикації відносно поступове зниження амплітуди біопотенціалів у гіпокампі супроводжувалося такими самими, але все ще менш однозначними її змінами в гіпоталамусі. До 30-ї хвилини амплітуда електричних коливань у гіпоталамусі знижувалася (див.рис. 2). Очевидно, поглиблення гальмівних процесів у новій корі за умов тривалої кіркової депресії зумовлене також зменшенням висхідного впливу підкіркових структур на неокортекс [16], що з часом може призвести до порушень у діяльності мозку. Так, в гіпоталамусі на 30-й хвилині зміщення біопотенціалів у діапазон низьких (θ -, δ) або високих частот супроводжувалося чіткою тенденцією до зниження α -індексів ($n = 8$; $\delta T = 5$; $P < 0,05$). Враховуючи те, що стійкий α -ритм є показником церебрального гомеостазу [11], отримані факти можуть свідчити про дестабілізуючий вплив тривалої декортикації на електричну активність гіпоталамуса та його функції. У гіпоталамусі деяких щурів розвиток десинхронізації не супроводжувався суттєвими змінами амплітуди потенціалів β -діапазону, що може вказувати також на активаційний характер зрушень у цій структурі, або серед різних видів активності (повільнохвильової, низьковольтної) рееструвалися фрагменти ЕЕГ у межах норми.

Загалом до 30-ї хвилини на фоні сплюснення кривих ритміка досліджуваних структур мозку ставала все менш виразною, поступово ЕЕГ набувала слабкодиференційованого характеру. Зниження амплітуди біопотенціалів у всіх відведеннях могло послідовно змінюватися розвитком високоамплітудних мономорфних повільних коливань. Щури частіше залишались у нерухомому стані, однак реакція на дію сторонніх подразників могла зберігатися. Такі зміни на ЕЕГ і у поведінці тварин за умов тривалої кіркової депресії свідчили про зниження їх загального функціонального стану, що узгоджується з літературними даними про,

переважно, полегшуючий вплив нової кори на діяльність підкіркових утворень [2, 5, 8, 22].

Вивчення частоти серцевого ритму за умов поширення кіркової депресії виявило неоднозначні його зміни на 5-й хвилині дослідів, тенденцію до зниження – на 15-й хвилині та зниження ЧСС – на 30-й хвилині. Загалом ці факти свідчать про кіркову зумовленість симпатичної направленості ЧСС у фоні. Динаміка частоти серцевого ритму на 5-й хвилині калієвої депресії узгоджується з даними літератури, за якими, при різних способах декортикації було отримано як підсилення, так і послаблення кардіо-кардіальних рефлексів [15, 19]. Однак, незважаючи на те, що впливи нової кори мають можливість різнобічного модулювання рефлексів на серце, результати наших досліджень узгоджуються з думкою деяких авторів про те, що функціональна декортикація може призвести до глибоких змін у “серцевому центрі” довгастого мозку, тобто, нова кора може здійснювати достатньо ефективний контроль над цим “центром” [19]. Відомо, що блукаючий нерв та його бульбарні центри, як основні регулятори ЧСС, входять у сферу впливу ретикулярної формації, яка має тісні зв'язки з корою великих півкуль, лімбічними утвореннями та гіпоталамусом [3, 19]. Не маючи прямих зв'язків з еферентною частиною “серцевого центру”, поряд із взаємодією на рівні довгастого мозку, кіркова імпульсація може взаємодіяти і на рівні лімбічних утворень та гіпоталамуса, з якими, як відомо, аферентні структури серцево-судинної системи вступають у синаптичний зв'язок [3].

Очевидно, глибокі зрушення у частоті серцевих реакцій за умов тривалої функціональної декортикації можуть бути зумовлені змінами у сфері впливу гіпоталамуса та структур лімбіко-ретикулярного комплексу на центральні апарати рефлексорної регуляції серця.

Дослідження інструментальної умовно-рефлекторної позитивної емоційної поведінки (РСС) показало, що фонові частоти РСС, яка реєструвалася за 5-хвилинні інтервали протягом 0,5 год, залишалася відносно стабільною. Після аплікації КСІ підвищена рухова активність щурів та її хаотичність, нав'язаний характер судомних реакцій значно впливали на поведінку тварин під час самостимулювання. На 5-й хвилині калієвої депресії частота РСС різко знижувалася і до 30-ї хвилини гальмувалася (див.табл.). Примусове подразнення позитивних емоційних зон гіпоталамуса не відтворювало РСС. Очевидно, що за умов нетривалої функціональної декортикації різке зниження частоти РСС зумовлене, переважно, порушенням функцій неокортексу, тоді як її гальмування – більш глибокими змінами, які спостерігаються на рівні кірко-підкіркових утворень та у їх взаємовідношеннях. Не виключено, що такі самі механізми лежать і в основі розвитку депресії біопотенціалів та гальмування РСС при емоційному напруженні та перенапруженні, що виникають за умов нейрогенного стресу [21]. Якщо взяти до уваги отримані дані, не виключено також, що поступове відновлення РСС на фоні пригнічення електричної активності мозку, яке спостерігалось нами після припинення стресу, може свідчити як про функціональну пластичність системи позитивних емоцій та їх відносну автономність, так і про високі компенсаторні можливості нео-

кортексу. Крім того, результати цих експериментів, а також попередніх досліджень [21], можуть вказувати, з одного боку, на причетність порушень функцій нової кори до поглиблення негативних змін у діяльності мозку при розвитку емоційно-стресових станів, а з іншого – на необхідність використання функціональних можливостей неокортексу (субординаційних, стабілізуючих, відновлювальних тощо) для подолання зокрема несприятливих стресових впливів та їх наслідків. Наші результати узгоджуються з висновками деяких авторів про те, що новій корі належить важлива роль у здійсненні позитивної емоційної умовно-рефлекторної поведінки, реалізація якої потребує більш розгалуженої системи мозкових структур [6, 8].

Зважаючи на те, що безумовно-рефлекторна реакція уникнення (РУ) є менш складною формою емоційної поведінки, цікавим було вивчити вплив функціонально зворотного виключення неокортексу на гіпоталамічні механізми негативного емоційного підкріплення. Індивідуальний аналіз негативних емоційних реакцій щурів за умов тривалої кіркової депресії виявив кілька варіантів динаміки порогів виникнення РУ (рис. 3,а). При їхніх низьких значеннях у фоні на 5-й хвилині калієвої депресії порогові виникнення РУ підвищувалися, тоді як у щурів з високими вихідними їх показниками – знижувалися. З огляду на характер електричних реакцій мозку до 5-ї хвилини після

Динаміка емоційних реакцій та частоти серцевих скорочень за умов поширення кіркової депресії ($M \pm m$)

Показник	До початку аплікації	Після аплікації КСІ		
		5 хв	15 хв	30 хв
Частота реакції самостимулювання	219,1±51,7	85,7±19,5 *	15,6±20,8 *	—
Пороги виникнення реакції уникнення	82,3±12,4	86,6±9,5	94,7±12,7	97,5±13,3
Частота серцевих скорочень	453,3±10,2	449,1±11,4	438,9±15	412,0±12,7 *

* $P < 0,01$.

аплікації КСІ, ці дані можуть свідчити про модулюючий вплив неокортексу на гіпоталамічні механізми негативної емоційної поведінки тварин. Після деякої стабілізації або наближенні порогів виникнення РУ до вихідних значень на 15-й хвилині зміни порогів збудження РУ до 30-ї хвилини порівняно з фоном були дещо однотипними і мали незначну тенденцію до підвищення, однак ці розбіжності були несуттєвими (див. таблицю). Враховуючи думку деяких авторів про те, що у забезпеченні даної емоційної поведінки значна роль належить підкірковим механізмам [6], різноманітність варіантів динаміки порогів виникнення РУ та характер змін негативних емоційних реакцій за умов тривалої декортикації, очевидно, відображують включення компенсаторних механізмів та високий рівень адаптивних можливостей системи негативного емоційного підкріплення у молодих шурів в режимі її автономного функціонування. Дослідження динаміки порогів виникнення РУ правого і

лівого відділів гіпоталамуса показали, що відношення між ними розвивались по реципрокному типу, тобто, спостерігалась асиметрія порогів виникнення РУ на рівні гіпоталамуса (див.рис. 3,б). Така перебудова в апараті негативних емоцій у цих тварин може вказувати на тісні відношення між правим і лівим відділами гіпоталамуса та на високу функціональну пластичність їх емоціогенних механізмів у разі відсутності контролюючого впливу нової кори на підкіркові структури. Таким чином, функціонально зворотне виключення неокортексу супроводжувалося неоднозначними змінами негативних емоційних реакцій шурів, які визначалися не тільки фоновим рівнем негативного емоційного збудження тварин та тривалістю декортикації, але і функціональними (компенсаторними) можливостями підкіркових (гіпоталамічних) механізмів систем негативного емоційного реагування.

Таким чином, аплікація розчину КСІ на лобові ділянки обох півкуль мозку викликає

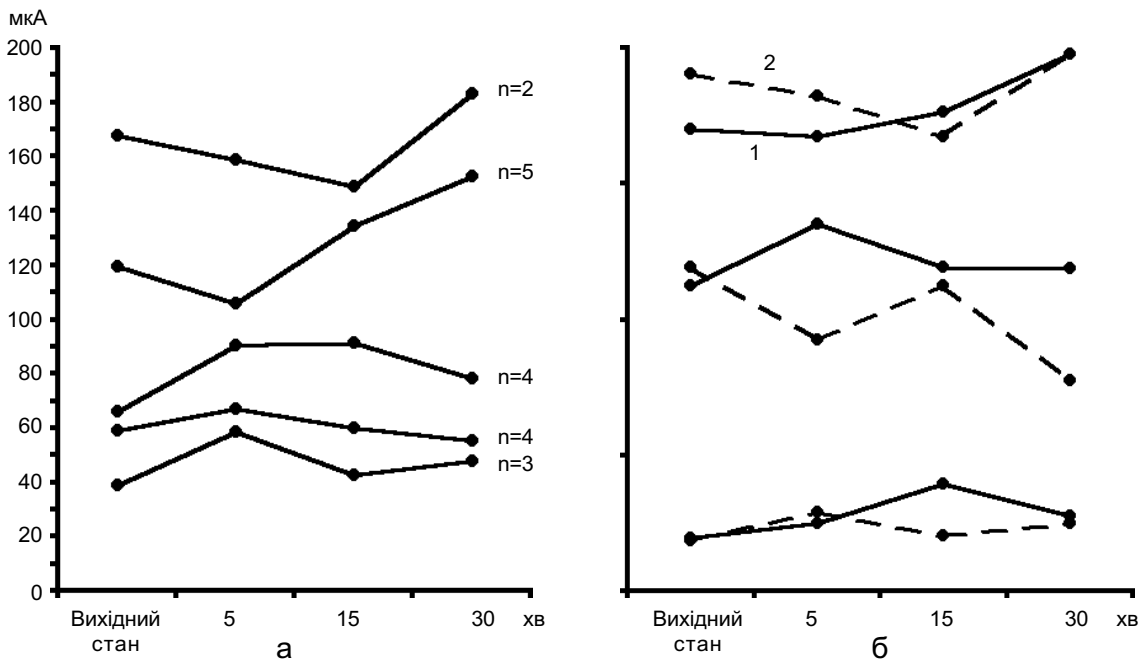


Рис. 3. Динаміка порогів виникнення реакції уникнення за умов поширення кіркової депресії: а – варіанти динаміки порогів виникнення реакції уникнення; б – динаміка порогів виникнення реакції уникнення правого вентромедіального (1) і лівого вентромедіального (2) гіпоталамуса; n – кількість зон вентромедіального гіпоталамуса з однотипними змінами порогів реакції уникнення (середні значення).

суттєві зміни в електричній активності нової кори та підкіркових утворень. Це має свій прояв у зниженні амплітуди біопотенціалів та перебудові ритму досліджуваних структур мозку. Ступінь вираженості, характер та направленість змін, що виникають в емоційній поведінці та вегетативних реакціях (частоті серцевого ритму) у молодих тварин за умов функціонально зворотного виключення нової кори, залежать як від тривалості виключення неокортексу, вихідного рівня емоційної активності щурів та типу організації їх емоційної поведінки, так і від функціональних (адаптивних) можливостей церебральних систем емоційного реагування, які визначаються на рівні кірко-підкіркових та міжсубкортикальних взаємовідносин. Досліди дають підставу зробити висновок про участь нової кори в системній організації емоційної поведінки та механізмах регуляції вегетативних функцій.

V.M. Shevereva

CORTICAL-SUBCORTICAL MECHANISMS OF EMOTIONAL BEHAVIOUR AND VEGETATIVE FUNCTIONS IN YOUNG WHITE RATS.

Experiments were carried out on 3 month – old Wistar rats. It was shown that applications of 25 % KCL solution on the frontal sections of the both cerebral hemispheres caused a decrease in the amplitude of the potentials and a reformation of the rhythms in the neocortex and subcortical structures. The degree of manifestation, the character and the direction of the changes in the emotional behaviour and vegetative functions (the heart rate) in the young animals with spreading depression in the cortex depended on the time of the reversible inhibition of the neocortex, the initial level of the emotional activity in rats, the type of their emotional behavior, and the functional (compensating) resources of the cerebral systems of the emotional reacting at the level of the cortex-subcortical and intersubcortical interactions. The results of the experiments evidence that the neocortex takes part in the systemic organization of the emotional behaviour and the mechanisms of the control of the vegetative functions.

Kharkov National University

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. – М.: Медицина, 1968. – 547 с.
2. Беленков Н.Ю. Принцип целостности в деятельности мозга. – М.: Медицина, 1980. – 311 с.
3. Беллер Н.Н., Блондинский В.К., Захаржевский В.Б. Кортикальная регуляция висцеральных функций. – Л.: Наука, 1980. – 271 с.
4. Буреш Я., Бурешова О. Применение распространяющейся депрессии в целях изучения функциональной организации центральной нервной системы. – В кн.: Кортикальная деятельность подкорковых образований головного мозга. – Тбилиси: Мецниреба, 1968. – С. 116–131.
5. Буреш Я., Петрань М., Захар И. Электрофизиологические методы исследования. – М.: Изд-во иностран. литературы, 1962. – 454 с.
6. Ведяев Ф.П. Воробьева Т.М. Модели и механизмы эмоциональных стрессов. – К.: Здоров'я, 1983. – 135 с.
7. Вейн А.М. Бодрствование и сон. – М.: Наука, 1970. – 127 с.
8. Воробьева Т.М. Неокортикальные механизмы реакции самораздражения. – В кн.: Центральные и периферические механизмы вегетативной нервной системы. – Ереван: Изд-во АН Арм.ССР, 1976. – С. 79–84.
9. Воробьева Т.М., Гармаш Т.И. Вегетативные и электрографические корреляты некоторых лимбических механизмов эмоциональной памяти в условиях хронической алкоголизации. – В кн.: Проблемы физиологии гипоталамуса. – К.: Вища шк., 1983. – Вып. 17. – С. 32–38.
10. Дубровинская Н.В. Нейрофизиологические механизмы внимания. – Л.: Наука, 1985. – 144 с.
11. Зимкина А.М. Общее функциональное состояние центральной нервной системы, принципы его регуляции и саморегуляции и характеристика нарушений. – В кн.: Нейрофизиологические исследования в эксперименте трудоспособности. – Л., 1978. – С. 27–50.
12. Коркушко О.В., Шатило В.Б., Шатило Т.В. и др. Анализ вегетативной регуляции сердечного ритма на различных этапах индивидуального развития организма // Физиология человека. – 1991. – 17, №2. – С. 31–39.
13. Королькова В.И., Горелова Н.А., Виноградова Л.В. Депрессия Лео в структурах головного мозга. – М.: Наука, 1993. – 144 с.
14. Курцин И.Т. Теоретические основы психосоматической медицины. – Л.: Наука, 1973. – 335 с.
15. Латаш Л.П. Значение некоторых показателей активности вегетативной нервной системы во время сна. – В кн.: Центральные и периферические механизмы вегетативной нервной системы. – Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1980. – С. 113–115.
16. Макаренко А.Ф., Златин Р.С., Ройтуб Б.А., Великая Р.Р. Гипоталамо-кортикальные влияния. – К.: Наук. думка, 1980. – 347 с.
17. Махинько В.И., Никитин В.Н. Константы роста и функциональные периоды развития в постнатальной жизни белых крыс. – В кн.: Молекулярные и физиологические механизмы возрастного развития. – К.: Наук. думка, 1975. – С. 308–326.

18. Семиохина А.Ф. Корко-подкорковые взаимоотношения при распространяющейся депрессии неокортекса // Журн. высш. нерв. деятельности. – 1969. – **19**, №.1. – С.143 – 148.
19. Удельнов М.Г. Физиология сердца. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. – 303 с.
20. Фарбер Д.А., Семенова Л.К., Алферова В.В. и др. Структурно-функциональная организация развивающегося мозга. – Л.: Наука, 1990. – 198 с.
21. Шеверьова В.М. Нейрофізіологічні ефекти β -блокатора обзидану за умов моделювання емоційного стресу // Фізіол. журн. – 1997. – **43**, № 1-2. – С. 31 – 39.
22. Monda M., Viggiano A., De Luca V. Functional decortication lowers ventromedial hypothalamic activation induced by hippocampal neostigmine injection // Cereb. Cortex. – 2000. – **10**, №12. P. 1242 – 1246.
23. Olds J., Milner P. Positive reinforcement produced electrical stimulation of septal area and other regions of rat brain // J.Comp.Physiol.Psychol. – 1954. – **47**, № 6. – P. 419 – 427.

*Харків.ун-т ім. В.Н.Каразіна
М-ва освіти та науки України*

*Матеріал надійшов
до редакції 23.10.2002*