

А. А. Кребс, К. С. Пугачёв, И. В. Филиппов, П. М. Маслюков, Е. В. Зюзин

### Модулирующие влияния миндалины на динамику сверхмедленных колебаний потенциалов в первичных корковых сенсорных представителях головного мозга крыс

Данная поисковая научно-исследовательская работа выполнена в рамках реализации ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы». Выявлены модулирующие влияния базомедиального ядра миндалины на сверхмедленные колебания секундного и многосекундного диапазонов в первичных корковых отделах зрительной, слуховой и вкусовой сенсорных систем головного мозга крыс. Установлен важный вклад миндалины в регуляцию сверхмедленной активности, что может лежать в основе эмоционально-мотивационных компонентов переработки информации.

**Ключевые слова:** сверхмедленные колебания потенциалов, базомедиальное ядро миндалины, первичная зрительная кора, первичная слуховая кора, вкусовая кора.

A. A. Krebs, K. S. Pugachev, I. V. Filippov, P. M. Masliukov, E. V. Zuzin

### Modulatory Influences of Amygdala on Dynamics of Infralow Brain Potentials in Primary Cortical Sensory Areas of the Rat Brain

There were found modulatory influences of basomedial nucleus of amygdala on infralow brain potentials in the domains of seconds and dozens of seconds in the primary cortical sites of visual, auditory and gustatory systems of the rat brain. It was demonstrated the key role of amygdala in the control of the infralow brain activity that forms the basis for emotional-motivation components of afferent information neuroprocessing.

**Keywords:** infralow brain potentials, basomedial nucleus of amygdala, primary visual cortex, primary auditory cortex, gustatory cortex.

#### Введение

В настоящее время все большую актуальность в сенсорной нейрофизиологии приобретают исследования, направленные на изучение роли различных диапазонов сверхмедленных колебаний потенциалов (СМКП). В соответствии с общепринятыми представлениями СМКП – это совокупность сложноорганизованной квазипериодической динамики биопотенциалов головного мозга с частотами менее 0,5 Гц [1]. Исходя из традиционной классификации, СМКП подразделяются на следующие частотные диапазоны: секундные (период от 2 до 10 с), многосекундные (период от 10 до 60 с) и минутные (период более 1 мин) волны [3]. Ранее нами было установлено присутствие СМКП в различных сенсорных представителях головного мозга: в первичной зрительной коре (ПЗК), в первичной слуховой коре (ПСК), во вкусовой коре (ВК), в латеральном и медиальном коленчатых телах, нижнем заднесрединном ядре таламуса [4, 5, 6], а также в важнейших нейромедиаторных центрах (голубом пятне, дорсальном ядре шва, базальном крупноклеточном яд-

ре). Более того, было установлено участие различных диапазонов СМКП в таламо-кортико-таламических взаимодействиях при переработке сенсорной информации. Однако как в отечественной, так и зарубежной литературе вплоть до настоящего времени отсутствуют какие-либо данные об участии СМКП в амигдаларно-кортикальных взаимодействиях, которые играют ключевую роль в возникновении эмоционально-мотивационных компонентов при переработке сенсорной информации в ЦНС, что и послужило объективной предпосылкой для проведения настоящего исследования.

С учетом актуальности данной проблематики была сформулирована цель данной работы: выявить и проанализировать модулирующие влияния миндалины на динамику сверхмедленных колебаний потенциалов в первичной зрительной, слуховой и вкусовой коре головного мозга крыс до и после контактной электростимуляции базомедиального ядра миндалины (БМЯМ), так же известного, как *nucleus basalis medialis amygdala*.

В соответствии с поставленной целью основными задачами исследования были следующие:

1. Выявить и проанализировать перестройки СМКП в первичной зрительной коре головного мозга крыс до и после контактной электростимуляции БМЯМ.

2. Зарегистрировать и описать изменения динамики СМКП в первичной слуховой коре головного мозга крыс до и после контактной электростимуляции БМЯМ.

3. Установить характерные изменения СМКП во вкусовой коре головного мозга крыс в ответ на контактную электростимуляцию БМЯМ по сравнению с их свойствами до электрического воздействия.

### Материалы и методы

Работа проведена на 20 самцах взрослых нелинейных крыс-альбиносов с массой тела 230–280 гр. ( $n=60$  повторных экспериментальных наблюдений). Все эксперименты проведены согласно основным положениям Европейской конвенции о гуманном обращении с животными при проведении биомедицинских исследований (2010/63/EU). Первоначально, руководствуясь атласом головного мозга крыс [7], производилась стереотаксическая имплантация золотых долговременных интрацеребральных электродов (площадь активной поверхности  $0,2 \text{ мм}^2$ ) в ПЗК, ПСК, ВК и БМЯМ. Указанный тип электродов наиболее адекватен для проведения исследований в условиях хронического эксперимента, они не оказывают токсического влияния на ткань головного мозга, а также практически не искажают нативную динамику СМКП при регистрации сверхмедленной активности при помощи высокоимпедансных усилителей постоянного тока [8]. Перед началом экспериментов каждая электродная пара тестировалась в физиологическом растворе. Для исключения артефактов при регистрации СМКП использовались лишь те электроды, которые имели стабильный межэлектродный потенциал. После имплантации электродов в указанные структуры крысы помещались в стандартные условия вивария на 2 недели с целью завершения репаративных процессов в периелектродных областях головного мозга.

Затем по истечении этого времени производилась многократная монополярная регистрация СМКП в высших корковых представительствах сенсорных систем (ПЗК, ПСК и ВК) до и после контактной электростимуляции БМЯМ. Для контактной электростимуляции использовали электростимулятор (модель ЭСЛ-1) и следующие параметры прямоугольных монополярных электрических сти-

мулов: амплитуда 80 мкА, частота 100 Гц, длительность одиночного импульса 0,4 мс, продолжительность одного сеанса электростимуляции 10 с. Животные во время проведения исследований находились под легким уретановым наркозом (0,2–0,3 г/кг, внутривенно). Использование уретана объясняется тем, что, с одной стороны, у легконаркозированных животных в записях СМКП отсутствуют двигательные артефакты вследствие электростимуляции, а с другой – уретан практически не влияет на нативную динамику СМКП головного мозга [9]. Экспериментальные животные во время записи помещались в индивидуальный контейнер, препятствующий воздействиям каких-либо сенсорных стимулов. Для усиления и записи СМКП использовался компьютерный электрофизиологический комплекс, включавший многоканальный усилитель биопотенциалов постоянного тока (модель УУ-93, ЭПМ НИИЭМ РАМН), аналого-цифровой преобразователь (модель Е-154, Л-Кард) и персональный компьютер с набором необходимого программного обеспечения.

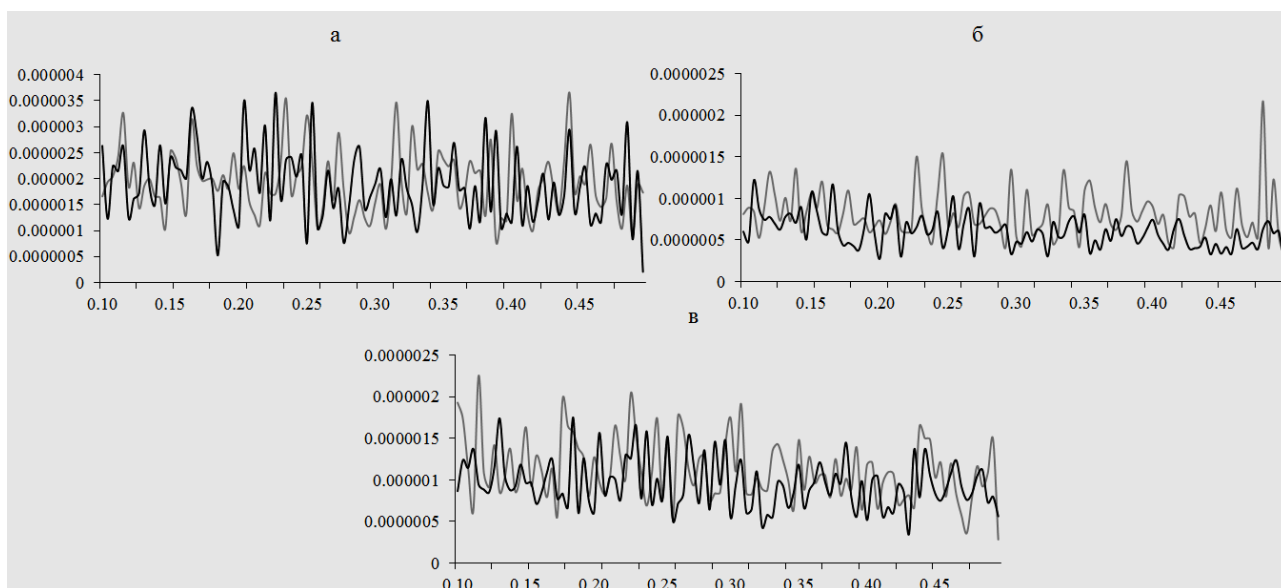
Оценка динамических перестроек СМКП проведена с помощью амплитудно-временного анализа их различных диапазонов, основанного на применении алгоритма быстрого преобразования Фурье. Статистическая значимость отличий оценивалась при помощи однофакторного дисперсионного анализа, а отличия с  $p < 0,05$  рассматривались как статистически значимые.

После завершения экспериментов осуществлялся забой животных (уретан 2 г/кг, внутривенно) с целью морфологической верификации точного попадания активной части электродов в исследуемые отделы ЦНС.

### Результаты и обсуждение

В результате проведенных экспериментов были установлены следующие ключевые закономерности модулирующих влияний БМЯМ на динамику различных диапазонов СМКП в ПЗК, ПСК и ВК.

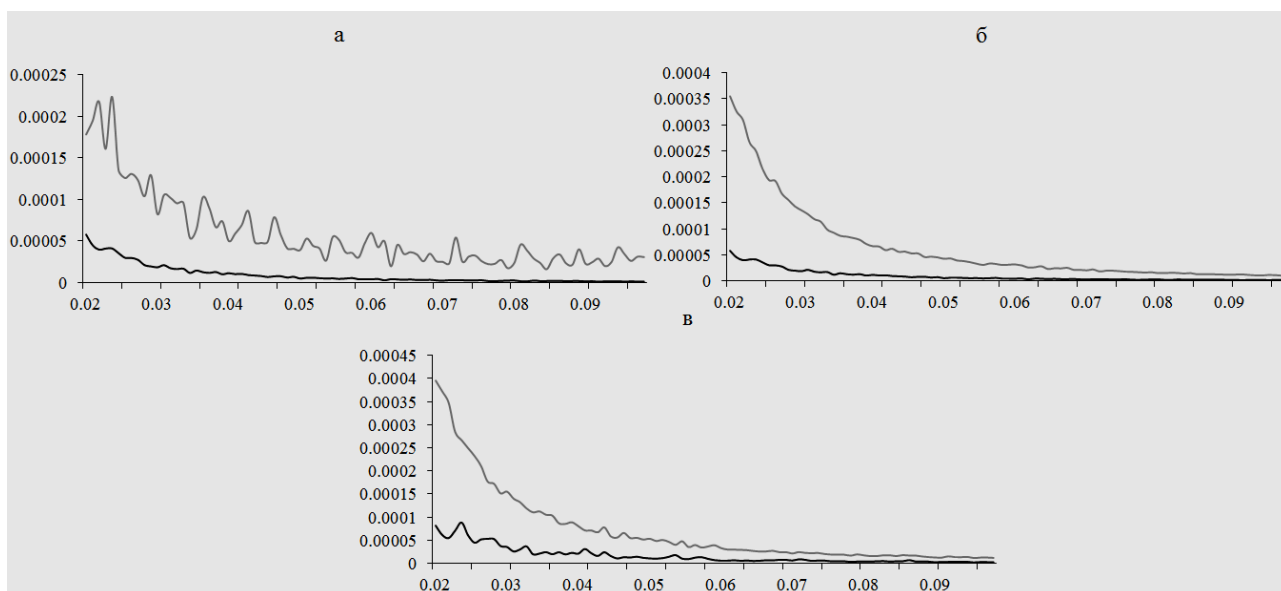
Контактная электростимуляция БМЯМ вызывала статистически значимые изменения динамики секундных волн в ПСК и в ВК (в обеих структурах это проявлялось в виде уменьшения спектральной мощности секундных волн в диапазоне частот 0,1–0,5 Гц), что отражено на рис. 1 и в табл. 1. Подобные ответы правомерно рассматривать как доказательство сложных, зачастую разнонаправленных, модулирующих влияний БМЯМ на динамику секундных волн сверхмедленной активности на уровне первичных корковых представительств слуховой и вкусовой сенсорных систем головного мозга.



**Рис. 1.** Суммарные алгебраически усредненные спектрограммы сверхмедленной активности секундного диапазона в первичной зрительной коре (а), первичной слуховой коре (б) и вкусовой коре (в) до (серая линия) и после (черная линия) контактной электростимуляции базомедиального ядра миндалины. На всех графиках по оси абсцисс – частота, Гц; по оси ординат – абсолютная спектральная мощность (амплитуда), мВ/Гц

Также контактная электростимуляция БМЯМ вызывала статистически значимые изменения многосекундных СМКП (рис. 2, табл. 1) в ПЗК, ПСК и ВК, что проявлялось резким снижением мощности многосекундных волн в первичных корковых представительствах зрительной, слуховой и вкусовой сенсорных систем головного мозга в доминирующем диапазоне частот от

0,0167–0,04 Гц (то есть с периодом от 25 до 60 с), что правомерно расценивать как физиологические эквиваленты односторонних угнетающих влияний БМЯМ на многосекундные СМКП первичных корковых сенсорных представительства зрительной, слуховой и вкусовой систем головного мозга.



**Рис. 2.** Суммарные алгебраически усредненные спектрограммы сверхмедленной активности многосекундного диапазона в первичной зрительной коре (а), первичной слуховой коре (б) и вкусовой коре (в) до (серая линия) и после (черная линия) контактной электростимуляции базомедиального ядра миндалины. Обозначения осей те же, что и на рис. 1

Таблица 1

*Суммы площади под кривой абсолютной спектральной плотности и статистическая значимость отличий суммарных арифметически усредненных спектрограмм (до и после контактной электрической стимуляции базомедиального ядра миндалины) различных диапазонов сверхмедленной активности в первичных корковых сенсорных представительствах головного мозга крыс*

Отдел неокортекса	Диапазон сверхмедленных колебаний потенциалов	Сумма площади под кривой абсолютной спектральной плотности арифметически усредненных спектрограмм ДО электростимуляции базомедиального ядра миндалины, мВ <sup>2</sup>	Сумма площади под кривой абсолютной спектральной плотности арифметически усредненных спектрограмм ПОСЛЕ электростимуляции базомедиального ядра миндалины, мВ <sup>2</sup>	Статистическая значимость отличий площадей под кривой абсолютной спектральной плотности арифметически усредненных спектрограмм до и после контактной электрической стимуляции базомедиального ядра миндалины
Первичная зрительная кора	Секундный	42×10 <sup>-11</sup>	42×10 <sup>-11</sup>	p=0,697
	Многосекундный	47,3×10 <sup>-8</sup>	1,9×10 <sup>-8</sup>	<b>p&lt;0,00001</b>
	Минутный	86,53×10 <sup>-4</sup>	7,64×10 <sup>-4</sup>	p=0,3085
Первичная слуховая кора	Секундный	8×10 <sup>-11</sup>	4×10 <sup>-11</sup>	<b>p&lt;0,00001</b>
	Многосекундный	83,07×10 <sup>-8</sup>	1,902×10 <sup>-8</sup>	<b>p&lt;0,00001</b>
	Минутный	113,08×10 <sup>-4</sup>	2,79×10 <sup>-4</sup>	p=0,2027
Вкусовая кора	Секундный	15×10 <sup>-11</sup>	11×10 <sup>-11</sup>	<b>p=0,0006</b>
	Многосекундный	104,21×10 <sup>-8</sup>	5,55×10 <sup>-8</sup>	<b>p&lt;0,00001</b>
	Минутный	120,22×10 <sup>-4</sup>	9,06×10 <sup>-4</sup>	p=0,2434

*Примечание:* жирным шрифтом выделены значения, которые являются статистически значимыми.

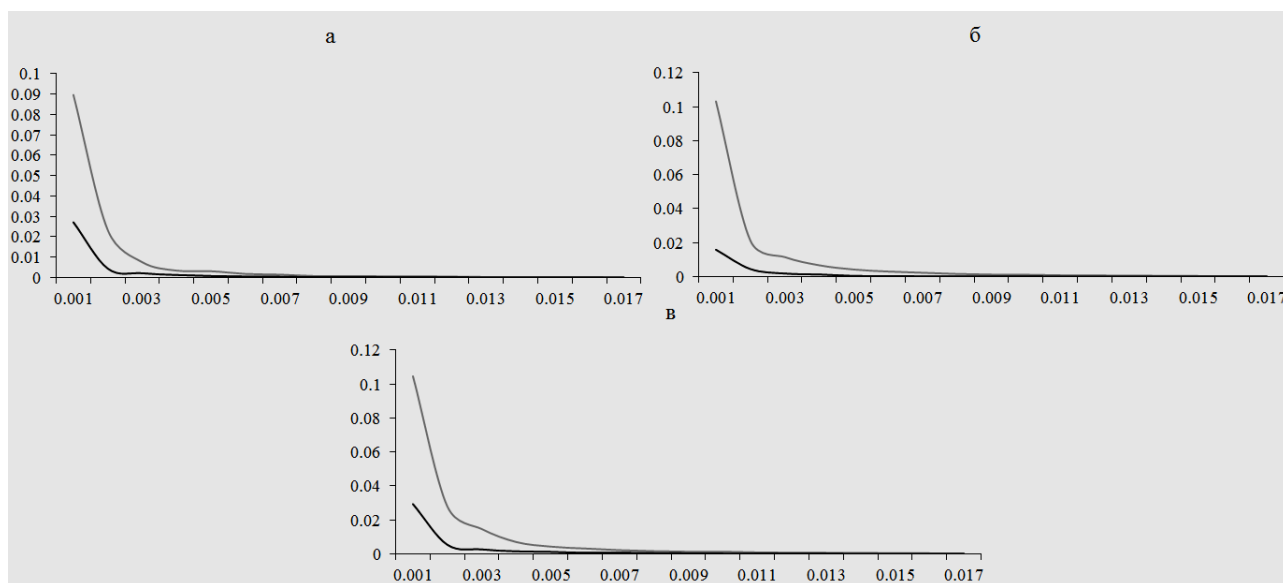
При этом было установлено, что электростимуляция БМЯМ также угнетала спектральную мощность минутных волн в ПЗК, ПСК и ВК, но подобные изменения не были статистически значимыми (рис. 3, табл. 1).

Полученные в данной работе результаты сопоставимы с существующими литературными данными о том, что ядро миндалины (включая БМЯМ) проецируется к первичным корковым представительствам зрительной, слуховой и вкусовой сенсорных систем головного мозга [10, 11, 12, 13, 14, 15]. Важно подчеркнуть присутствие не только прямых кортикопетальных амигдаларно-кортикальных проекций, но и обратных кортикофугальных волокон к миндалине, однако их посылают не первичные, а вторичные и третичные корковые представительства сенсорных сис-

тем (которые, как известно, связаны с первичными корковыми представительствами за счет внутрикорковых или кортико-кортикальных волокон). Эти данные позволяют говорить об амигдаларно-кортико-кортико-амигдаларной системе [16, 17, 18, 19]. В связи с этим предполагается, что миндалина получает сенсорную импульсацию от подкорковых сенсорных центров, а также переработанную в первичных сенсорных корковых представительствах информацию, добавляет в нее эмоциональные и мотивационные компоненты, а затем возвращает ее назад в первичные зрительные, слуховые и вкусовые области коры для повторной дополнительной переработки [20]. Кроме того, в миндалине описано присутствие крайне медленных осцилляций нейронной активности с частотами менее 1 Гц,

предполагается, что подобная осцилляторная активность миндалины запускается ансамблями корковых нейронов, которые, в свою очередь,

чувствительны к ответам миндалины в данном диапазоне частот [21, 22].



**Рис. 3.** Суммарные алгебраически усредненные спектрограммы сверхмедленной активности минутного диапазона в первичной зрительной коре (а), первичной слуховой коре (б) и вкусовой коре (в) до (серая линия) и после (черная линия) контактной электростимуляции базомедиального ядра миндалины. Обозначения осей те же, что и на рис. 1

При этом следует подчеркнуть различную функциональную значимость секундных, много-секундных и минутных волн в высших первичных корковых представительствах зрительной, слуховой и вкусовой сенсорных системах головного мозга, что позволяет сделать заключение о соответствующей различной роли данных диапазонов СМКП и в процессах амигдаларно-кортикальных взаимодействий. В соответствии с этой концепцией [4, 5, 6] было установлено участие секундных ритмов СМКП в специфических нейрофизиологических механизмах переработки сенсорной информации, а также вовлеченность многосекундных СМКП в механизмы модуляции уровня возбудимости нейронов неокортекса и механизмы специфического и/или неспецифического внимания. Основываясь на приведенных фактах и полученных в данной работе результатах, можно сделать заключение о том, что БМЯМ через направленные сложноорганизованные перестройки различных диапазонов СМКП участвует в регуляции как специфических процессов нейрофизиологической переработки слуховой и вкусовой сенсорной информации, так и модулирует общий уровень возбудимости и реактивности нейронов ПЗК, ПСК и ВК, что, по всей видимости, может иметь существенное зна-

чение в понимании участия миндалины в эмоционально-когнитивной модуляции переработки зрительной, слуховой и вкусовой информации в ЦНС с участием перестроек динамики сверхмедленных колебаний потенциалов. Наконец, отсутствие изменений минутных волн СМКП в высших корковых представительствах сенсорных систем после электростимуляции БМЯМ можно проанализировать в соответствии с текущей точкой зрения на связь минутных волн СМКП с процессами энергетического метаболизма. В частности, было показано тесное взаимодействие амплитудно-временных свойств минутных колебаний потенциалов с уровнем энергетического обмена в ткани головного мозга [2]. В этом контексте правомерно предположить, что динамика минутных волн в изученных структурах отражает преимущественно общие процессы энергетического метаболизма и не связана с механизмами амигдаларно-кортикальных взаимодействий в ходе эмоционально-мотивационных или сенсорных процессов при переработке поступающей афферентной информации.

Можно предположить, что дальнейшее изучение амигдаларно-кортикальных и кортико-амигдаларных взаимодействий с участием сверхмедленной управляющей системы головного мозга

позволит расширить понимание вклада миндалины в нейрофизиологические процессы переработки сенсорной афферентной информации, поступающей в ЦНС.

**Список использованных сокращений:**

БК – вкусовая кора;

ПЗК – первичная зрительная кора;  
ПСК – первичная слуховая кора;  
СМКП – сверхмедленные колебания потенциалов;

БМЯМ – базомедиальное ядро миндалины (nucleus basalis medialis amygdala).

**Библиографический список**

1. Аладжалова, Н. А. Медленные электрические процессы в головном мозге [Текст] / Н. А. Аладжалова. – М., 1962. – 240 с.
2. Бородкин, Ю. С. Зависимость минутных сверхмедленных колебаний от уровня энергетического обмена в ткани головного мозга [Текст] / Ю. С. Бородкин [и др.] // Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова. – 1979. – Т. 65, № 3. – С. 336–343.
3. Илюхина, В. А. Мозг человека в механизмах информационно-управляющих взаимодействий организма и среды обитания [Текст] / В. А. Илюхина. – СПб.: Институт мозга человека РАН, 2004. – 321 с.
4. Филиппов, И. В. Сверхмедленная биоэлектрическая активность структур слуховой системы головного мозга [Текст] / И. В. Филиппов, А. А. Кребс, К. С. Пугачев // Сенсорные системы. – 2006. – Т. 20, № 3. – С. 238–244.
5. Филиппов, И. В. Сверхмедленные колебания потенциалов латерального коленчатого тела и первичной зрительной коры как корреляты процессов переработки зрительной информации [Текст] / И. В. Филиппов // Сенсорные системы. – 2007. – Т. 21, № 3. – С. 165–173.
6. Филиппов, И. В. Сверхмедленные колебания потенциалов центральных представительств вкусовой системы головного мозга крыс при действии различных вкусовых стимулов [Текст] / И. В. Филиппов, А. А. Кребс, К. С. Пугачев // Сенсорные системы. – 2008. – Т. 22, № 2. – С. 162–174.
7. Swanson L. W. Brain Maps: Structure of the Rat Brain / L. W. Swanson. – Amsterdam.: Second revised edition. Elsevier, 1998. – 267 p.
8. Ikeda A. Reappraisal of the effect of electrode property on recording slow potentials / A. Ikeda, T. Nagamine, M. Yarita // Electroencephalogr Clin Neurophysiol. – 1998. – V. 107. – P. 59–63.
9. Ebenezer I. S. The generation of cortical slow potentials in the rat anaesthetized with urethane and their modification by nicotine / I. S. Ebenezer // Neuropharmacol. – 1986. – V. 25. – N. 6. – P. 639–643.
10. Chen Y. Anatomical evidence for the projections from the basal nucleus of the amygdala to the primary visual cortex in the cat / Y. Chen, B. Zhu, T. Shou // Neurosci Lett. – 2009. – V. 453. – N. 2. – P. 126–30.
11. Tokita K. Jr. Afferent connections of the parabrachial nucleus in C57BL/6J mice / K. Tokita, T. Inoue, J. D. Boughter // Neuroscience. – 2009. – V. 161. – N. 2. – P. 475–88.
12. Budinger E. Functional organization of auditory cortex in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). IV. Connections with anatomically characterized subcortical structures / E. Budinger, P. Heil, H. Scheich // Eur J Neurosci. – 2000. – V. 12. – №7. – P. 2452–74.
13. Budinger E. Non-sensory cortical and subcortical connections of the primary auditory cortex in Mongolian gerbils: bottom-up and top-down processing of neuronal information via field AI / E. Budinger, A. Laszcz, H. Lison, H. Scheich, F. W. Ohl // Brain Res. – 2008. – V. 1220. – P. 2–32.
14. Santiago A. C. Afferent connections of the amygdalopiriform transition area in the rat / A. C. Santiago, S. J. Shammah-Lagnado // J Comp Neurol. – 2005. – V. 489. – №3. – P. 349–71.
15. Amaral D. G. Topographic organization of projections from the amygdala to the visual cortex in the macaque monkey / D. G. Amaral, H. Behniea, J. L. Kelly // Neuroscience. – 2003. – V. 118. – № 4. – P. 1099–120.
16. Updyke B. V. Organization of visual corticostriatal projections in the cat, with observations on visual projections to claustrum and amygdala / B. V. Updyke // J Comp Neurol. – 1993. – V. 327. – № 2. – P. 159–93.
17. McDonald A. J. Cortico-cortical and cortico-amygdaloid projections of the rat occipital cortex: a Phaseolus vulgaris leucoagglutinin study / A. J. McDonald, F. Mascagni // Neuroscience. – 1996. – V. 71. – № 1. – P. 37–54.
18. McDonald A. J. Cortical pathways to the mammalian amygdala / A. J. McDonald // Prog Neurobiol. – 1998. – V. 55. – № 3. – P. 257–332.
19. Shi C. J. Cortical, thalamic, and amygdaloid connections of the anterior and posterior insular cortices / C. J. Shi, M. D. Cassell // J Comp Neurol. – 1998. – V. 399. – № 4. – P. 440–68.
20. Iwai E. A role of amygdala in visual perception and cognition in macaque monkeys (*Macaca fuscata* and *Macaca mulatta*) / E. Iwai, M. Yukie, J. Watanabe, K. Hikosaka, H. Suyama, S. Ishikawa // Tohoku J Exp Med. – 1990. – V. 161 Suppl. – P. 95–120.
21. Collins D. R. Slow and fast (gamma) neuronal oscillations in the perirhinal cortex and lateral amygdala / D. R. Collins, J. G. Pelletier, D. Pare // J Neurophysiol. – 2001. – V. 85. – № 4. – P. 1661–72.
22. Crane J. W. Oscillations in the basolateral amygdala: aversive stimulation is state dependent and resets the oscillatory phase / J. W. Crane, F. Windels, P. Sah // J. Neurophysiol. – 2009. – V. 102. – № 3. – P. 1379–87.

**Bibliograficheskiy spisok**

1. Aladzhalova, N. A. Medlennyye elektricheskiye protsessy v golovnom mozge [Tekst] / N. A. Aladzhalova. – M., 1962. – 240 s.
2. Borodkin, Yu. S. Zavisimost' minutnykh sverkhmedlennykh kolebaniy ot urovnya energeticheskogo obmena v tkani golovnoy mozga [Tekst] / Yu. S. Borodkin [i dr.] // Fiziologicheskiy zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova. – 1979. – T. 65, № 3. – S. 336–343.
3. Ilyukhina, V. A. Mozg cheloveka v mekhanizмах informatsionno-upravlyayushchikh vzaimodeystviy organizma i sredi obitaniya [Tekst] / V. A. Ilyukhina. – SPb. : Institut mozga cheloveka RAN, 2004. – 321 s.
4. Filippov, I. V. Sverkhmedlennaya bioelektricheskaya aktivnost' struktur slukhovooy sistemy golovno-go mozga [Tekst] / I. V. Filippov, A. A. Krebs, K. S. Pugachev // Sensornyye sistemy. – 2006. – T. 20, № 3. – S. 238–244.
5. Filippov, I. V. Sverkhmedlennyye kolebaniya potentsialov lateral'nogo kolenchatogo tela i per-vichnoy zritel'noy kory kak korrelyaty protsessov pererabotki zritel'noy informatsii [Tekst] / I. V. Filippov // Sensornyye sistemy. – 2007. – T. 21, № 3. – S. 165–173.
6. Filippov, I. V. Sverkhmedlennyye kolebaniya potentsialov tsentral'nykh predstavitel'stv vkusovoy sistemy golovnoy mozga kry's pri deystvii razlichnykh vkusovykh stimulov [Tekst] / I. V. Filippov, A. A. Krebs, K. S. Pugachev // Sensornyye sistemy. – 2008. – T. 22, № 2. – S. 162–174.
7. Swanson L. W. Brain Maps: Structure of the Rat Brain / L. W. Swanson. – Amsterdam.: Second revised edition. Elsevier, 1998. – 267 p.
8. Ikeda A. Reappraisal of the effect of electrode property on recording slow potentials / A. Ikeda, T. Nagamine, M. Yarita // Electroencephalogr Clin Neurophysiol. – 1998. – V. 107. – P. 59–63.
9. Ebenezer I. S. The generation of cortical slow potentials in the rat anaesthetized with urethane and their modification by nicotine / I. S. Ebenezer // Neuropharmacol. – 1986. – V. 25. – N. 6. – P. 639–643.
10. Chen Y. Anatomical evidence for the projections from the basal nucleus of the amygdala to the primary visual cortex in the cat / Y. Chen, B. Zhu, T. Shou // Neurosci Lett. – 2009. – V. 453. – N. 2. – P. 126–30.
11. Tokita K. Jr. Afferent connections of the para-brachial nucleus in C57BL/6J mice / K. Tokita, T. Inoue, J. D. Boughner // Neuroscience. – 2009. – V. 161. – N. 2. – P. 475–88.
12. Budinger E. Functional organization of auditory cortex in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). IV. Connections with anatomically characterized subcortical structures / E. Budinger, P. Heil, H. Scheich // Eur J Neurosci. – 2000. – V. 12. – №7. – P. 2452–74.
13. Budinger E. Non-sensory cortical and subcortical connections of the primary auditory cortex in Mongolian gerbils: bottom-up and top-down processing of neuronal information via field AI / E. Budinger, A. Laszcz, H. Lison, H. Scheich, F. W. Ohl // Brain Res. – 2008. – V. 1220. – P. 2–32.
14. Santiago A. C. Afferent connections of the amygdalopiriform transition area in the rat / A. C. Santiago, S. J. Shammah-Lagnado // J Comp Neurol. – 2005. – V. 489. – №3. – P. 349–71.
15. Amaral D. G. Topographic organization of projections from the amygdala to the visual cortex in the macaque monkey / D. G. Amaral, H. Behnia, J. L. Kelly // Neuroscience. – 2003. – V. 118. – № 4. – P. 1099–120.
16. Updyke B. V. Organization of visual corticostriatal projections in the cat, with observations on visual projections to claustrum and amygdala / B. V. Updyke // J Comp Neurol. – 1993. – V. 327. – № 2. – P. 159–93.
17. McDonald A. J. Cortico-cortical and cortico-amygdaloid projections of the rat occipital cortex: a Phaseolus vulgaris leucoagglutinin study / A. J. McDonald, F. Mascagni // Neuroscience. – 1996. – V. 71. – № 1. – P. 37–54.
18. McDonald A. J. Cortical pathways to the mammalian amygdala / A. J. McDonald // Prog Neurobiol. – 1998. – V. 55. – № 3. – P. 257–332.
19. Shi C. J. Cortical, thalamic, and amygdaloid connections of the anterior and posterior insular cortices / C. J. Shi, M. D. Cassell // J Comp Neurol. – 1998. – V. 399. – № 4. – P. 440–68.
20. Iwai E. A role of amygdala in visual perception and cognition in macaque monkeys (*Macaca fuscata* and *Macaca mulatta*) / E. Iwai, M. Yukie, J. Watanabe, K. Hikosaka, H. Suyama, S. Ishikawa // Tohoku J Exp Med. – 1990. – V. 161 Suppl. – P. 95–120.
21. Collins D. R. Slow and fast (gamma) neuronal oscillations in the perirhinal cortex and lateral amygdala / D. R. Collins, J. G. Pelletier, D. Pare // J Neurophysiol. – 2001. – V. 85. – № 4. – P. 1661–72.
22. Crane J. W. Oscillations in the basolateral amygdala: aversive stimulation is state dependent and resets the oscillatory phase / J. W. Crane, F. Windels, P. Sah // J Neurophysiol. – 2009. – V. 102. – № 3. – P. 1379–87.