



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ им. А. А. БОГОМОЛЬЦА

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Ф. Н. Серков
Г. М. Бутенко
Ф. П. Ведяев
Н. Н. Горев
З. С. Донцова
В. Н. Казаков
А. В. Квасницкий
К. В. Кованов
В. П. Комиссаренко
А. О. Навакатикиан
В. Н. Никитин
Е. Н. Панасюк
В. С. Райцес
П. И. Сябро
Г. И. Федорович
Г. А. Хасабов
А. И. Хомазюк

Серков
и Г. С. Сокирко

24, ул. Богомольца, 4

Немеровская
Дивуля
С. Божок

594. Формат 70×108/16. Вис. печ.
39. Тираж 1000 экз. Заказ 6-418.
252004, Киев 4, ул. Репина, 4.

Научно-теоретический журнал ● Основан в 1955 г. ● Выходит 1 раз в 2 месяца

Том 32, № 4, июль—август, 1986

Киев Наукова думка

УДК 591.88:591.481.1

Н. С. Косицын, В. М. Сердюченко, С. В. Гетманцев

ВЛИЯНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ПОВРЕЖДЕНИЯ АПИКАЛЬНЫХ ДЕНДРИТОВ ПИРАМИДНЫХ НЕЙРОНОВ СЕНСОМОТОРНОЙ КОРЫ НА УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ РАЗНОЙ СТЕПЕНИ СЛОЖНОСТИ

Для изучения сложных функций мозга, в частности высшей нервной деятельности животных, раньше широко применяли метод, основанный на экспериментальном повреждении различных областей коры больших полушарий. Так, ценные результаты получены с помощью этого метода в лабораториях И. П. Павлова, Э. А. Асратяна, Ю. М. Корнорского и др. [1, 5, 10]. Однако метод экстирпации имел существенный недостаток, так как неизбежно приводил к деструкции корковых и (или) подкорковых образований мозга. Поэтому впоследствии нейрофизиологи стали применять методы обратимого выключения различных отделов коры: локальное охлаждение [3], распространяющуюся депрессию [4], фармакологическое воздействие и т. д., что положительно сказалось на результатах изучения работы мозга. Однако, с нашей точки зрения, и при таких методах выключалась довольно значительная область коры со всеми многочисленными составляющими ее элементами. В настоящее время уже можно ставить вопрос, какой функциональный вклад вносят определенные клеточные элементы (и даже отдельные фрагменты нервных клеток) в условно-рефлекторную деятельность животных, так как разработана модель функционального выключения апикальных дендритов корковых нейронов [8].

Авторы данной статьи поставили перед собой задачу выяснить, как функциональное выключение апикальных дендритов пирамидных нейронов сенсомоторной коры отразится на инструментальных условных рефлексах разной степени сложности.

Методика

Работу проводили в условиях хронического эксперимента на 15 кошках: три группы животных по пять в каждой. Предварительно всем животным вживляли раздражающие нихромовые электроды в специфическое заднее вентро-латеральное (VPL) ядро таламуса и регистрирующие серебряные электроды в сенсомоторную кору в 60°



ласти представительства передней конечности [8]. Концы всех электродов припаявали к разъему, который прочно крепили на черепе с помощью цемент-фосфата и протакрила, края раны зашивали. Все это позволяло длительно использовать животное в хроническом эксперименте. Через 3—5 сут после операции по поводу вживления электродов у кошек вырабатывали инструментальные условные рефлексы (УР) разной степени сложности. Схематически эти УР изображены на рис. 1.

У первой группы животных вырабатывали наиболее простой инструментальный УР на натуральный раздражитель, в частности на вид и запах мяса. При подаче кормушки с кусочком мяса, прикрытым ограничителем, кошек обучали доставать мясо

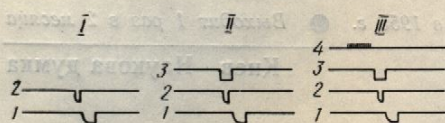


Рис. 1. Схематическое изображение инструментальных условных рефлексов (УР) на натуральный раздражитель (I), обстановку (II), искусственный раздражитель разной степени сложности (III):
1 — отметка лапы в кормушке; 2 — отметка кормушки; 3 — отметка нажатия на педаль; 4 — отметка раздражителя.

правой передней лапой. Этот рефлекс близок к естественным двигательным рефлексам животного, поэтому он вырабатывался довольно быстро: в течение одного или нескольких опытов.

У второй группы животных вырабатывали более сложный инструментальный УР на обстановку, где условный стимул — экспериментальная ситуация. Помещенную в камеру кошку обучали нажимать правой передней лапой на педаль. После этого ей подавали кормушку с мясом, которое она должна была доставать той же лапой.

У третьей группы животных вырабатывали наиболее сложный инструментальный УР на искусственный раздражитель. Условным сигналом служило низкочастотное (4 Гц) электрическое раздражение ядра VPL в течение 3 с. Параметры этого раздражения подбирали таким образом, чтобы в ответ на него в сенсомоторной коре были оптимально выражены вызванные потенциалы (ВП). Обычно сила раздражающего тока составляла 0,1—0,2 мА при длительности отдельного прямоугольного импульса 0,2 мс. Кошку обучали в ответ на действие условного стимула нажимать правой передней лапой на педаль. После этого подавали кормушку с мясом, которое она брала той же лапой. В процессе проявления УР регистрировали ВП сенсомоторной коры в пункте представительства «работающей» конечности. Эти ВП усредняли методом алгебраического суммирования на ЭВМ «АТАС 501-10» японской фирмы Nihon Cohden.

Все УР регистрировали на чернильнопишущем энцефалографе. Регистрация рефлекса второй группы приведена на рис. 2, третьей — на рис. 3. После упреждения всех УР животных (через предварительно вживленные в VPL раздражающие электроды под нембуталовым наркозом) подвергали длительной (в течение 2 ч) высокочастотной (100 Гц) электростимуляции по ранее описанной методике [8]. Когда животные выходили из наркоза, у них проверяли сохранность выработанных условных рефлексов. У части животных сразу после высокочастотной электростимуляции VPL, проводимой в условиях острого опыта, мозг подвергали транскардиальной перфузии фиксатором, содержащим 1,25 %-ный раствор глутарового альдегида и 0,4 %-ный раствор параформальдегида, приготовленный на фосфатном буфере (0,1 моль/л) при pH 7,4. Под регистрирующими электродами и в симметричной области коры противоположного полушария, служащей контролем, вырезали кусочки сенсомоторной коры, которые обрабатывали стандартным способом для электронно-микроскопического анализа. Ультратонкие срезы толщиной 40 нм готовили на ультратоме LKB-IV, дополнительно контрастировали на сетках растворами уранилацетата и цитрата свинца и просматривали в электронном микроскопе JEM-100B. Часть ткани коры для светооптического анализа обрабатывали модифицированным методом Гольджи.

Результаты и их обсуждение

Как мы уже сообщали [8], электронно-микроскопический анализ сенсомоторной коры, проведенный сразу после стимуляции, выявлял существенные нарушения ультраструктуры нервных элементов коры ипсилатерального по отношению к стимулируемому ядру полушария. Они касались, в первую очередь, апикальных дендритов пирамидных нейронов и проявлялись в полной дезагрегации специфического микротубулярного ап-

парата дендритов и появлении в полостных) вакуолей. У большинства в то время как остальные их компоненты (цитоплазмы) и компоненты окру-жающие окончания, глиальные отростки изменялись.

Нарушения в цитоплазме а
коры, куда приходит значительна
[2, 14], и в области представите

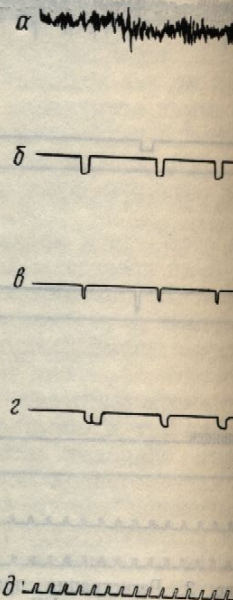


Рис. 2. Регистрация и
а — ЭЭГ сенсомоторной области коры; б
мушки; г — отметка лапы в кормушке; д
лены фотографии кошки, ил.

Анализ ВП экспериментальной
двухчасовой высокочастотной электр

Зная о существенных морфологических изменениях коры, вызванных дозой, как такие изменения, к которым относятся пирамидных клеток дендритов пирамидных клеток УР-поведении животных.

Концы всех электродов припаивали мощностью цемент-фосфата и протакри-но использовать животное в хронии по поводу вживления электродовые рефлексы (УР) разной степени с. 1.

анболее простой инструментальный вид и запах мяса. При подаче кор-ем, кошек обучали доставать мясо

1. Схематическое изображение ин-ментальных условных рефлексов) на натуральный раздражитель (I), ановку (II), искусственный раздра-ель разной степени сложности (III):
1 — отметка лапы в кормушке; 2 — отметка ушки; 3 — отметка нажатия на педаль; 4 — отметка раздражения.

тественным двигательным рефлексам быстро: в течение одного или не-

более сложный инструментальный УР ентальная ситуация. Помещенную в й лапой на педаль. После этого ей была доставать той же лапой.

анболее сложный инструментальный сигналом служило низкочастотное чение 3 с. Параметры этого раздра-на него в сенсомоторной коре были I). Обычно сила раздражающего то-дельного прямоугольного импульса ого стимула нажимать правой перед-шку с мясом, которое она брала той ли ВП сенсомоторной коры в пункте

ВП усредняли методом алгебраиче-ой фирмы Nihon Cohden.

ем энцефалографе. Регистрация реф-ей — на рис. 3. После упрочения нные в VPL раздражающие электро-льной (в течение 2 ч) высокочастот-ной методики [8]. Когда животные выработанных условных рефлек-ной электростимуляции VPL, прово-транскраниальной перфузии фикса-ного альдегида и 0,4 %-ный раствор м буфере (0,1 моль/л) при pH 7,4. ной области коры противоположного ки сенсомоторной коры, которые об-микроскопического анализа. Ультра-ультратоме LKB-IV, дополнительно гата и цитрата свинца и просматри-ть ткани коры для светооптического Гольджи.

уждение

оскопический анализ сенсомоторной ял существенные нарушения ультра-го по отношению к стимулируемому апиальных дендритов пирамидных ецифического микротубулярного ап-

парата дендритов и появлении в их цитоплазме разнообразных (в том числе и много-полостных) вакуолей. У большинства дендритов микротрубочки полностью исчезали, в то время как остальные их компоненты (митохондрии, наружные мембраны, матрикс цитоплазмы) и компоненты окружающего их нейропила (мякотные аксоны, синаптиче-ские окончания, глимальные отростки, тела нейронов и глиоцитов) сохранялись и не изменялись.

Нарушения в цитоплазме апиальных дендритов наблюдались во II—IV слоях коры, куда приходит значительная часть афферентов из специфических ядер таламуса [2, 14], и в области представительства передней конечности в сенсомоторной коре на

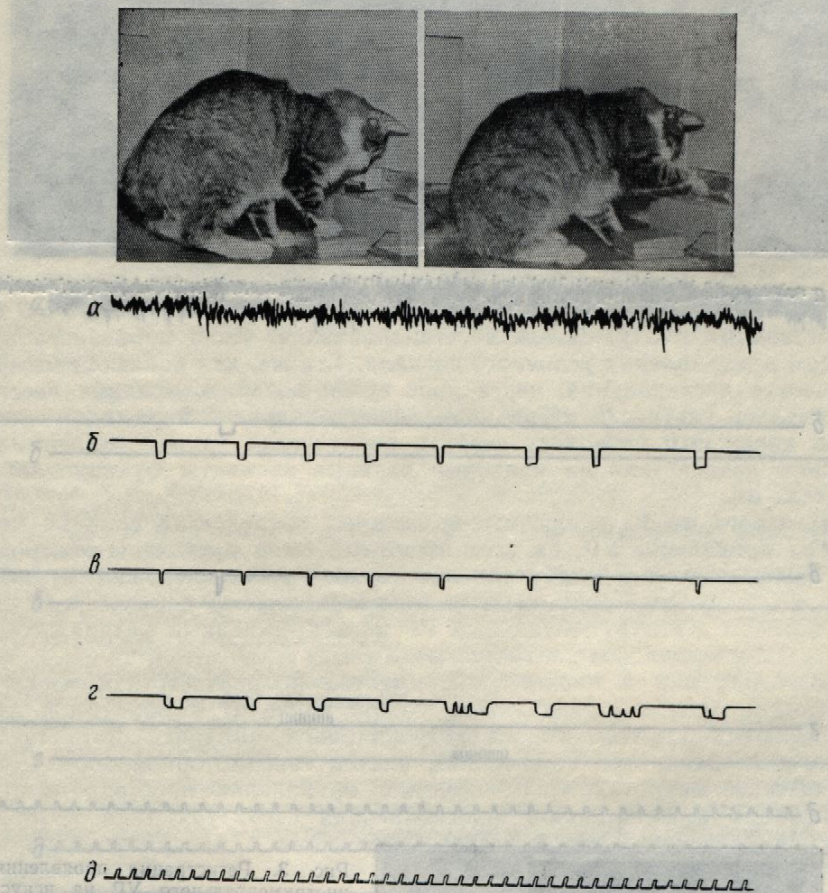


Рис. 2. Регистрация инструментального УР на обстановку:
а — ЭЭГ сенсомоторной области коры; б — отметка нажатия на педаль; в — отметка подачи кор-мушки; 2 — отметка лапы в кормушке; д — отметка времени (1 с). Здесь и далее сверху представ-лены фотографии кошки, иллюстрирующие поведенческое проявление УР.

стороне стимуляции. В аналогичной области коры противоположного полушария, слу-жащей контролем, у тех же животных никаких изменений микроструктуры дендритов не обнаружены: в их цитоплазме сохранялась правильная пространственная организа-ция микротрубочек, которая встречается в норме у интактных животных.

Анализ ВП экспериментального (левого) полушария показал, что ВП сенсомотор-ной коры существенно не меняются ни по амплитуде, ни по длительности в ходе всей двухчасовой высокочастотной электрической стимуляции VPL [8].

Зная о существенных морфологических и электрофизиологических изменениях коры, вызванных ее стимуляцией, интересно было исследовать, как такие изменения, как нарушение ультраструктуры апиаль-ных дендритов пирамидных клеток сенсомоторной коры, отразятся на УР-поведении животных.

Через 1 сут после окончания электростимуляции все кошки полностью выходили из наркоза и у них проверяли сохранность ранее выработанных инструментальных УР.

Первая группа животных. Инструментальный УР на натуральный раздражитель оставался практически неизменным: при подаче кормушки с кусочком мяса кошки свободно доставали его правой передней лапой, причем это движение сохранялось четким и координированным, как и до воздействия.

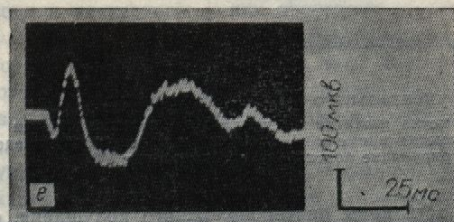
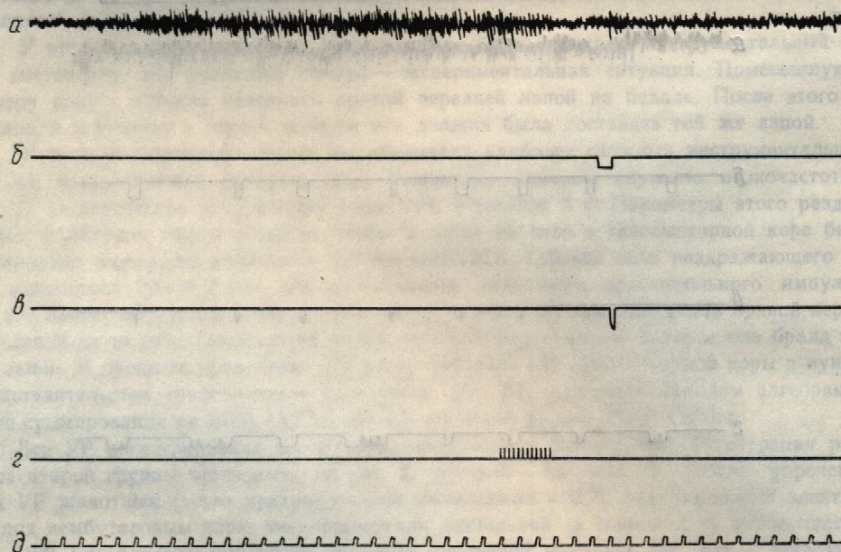
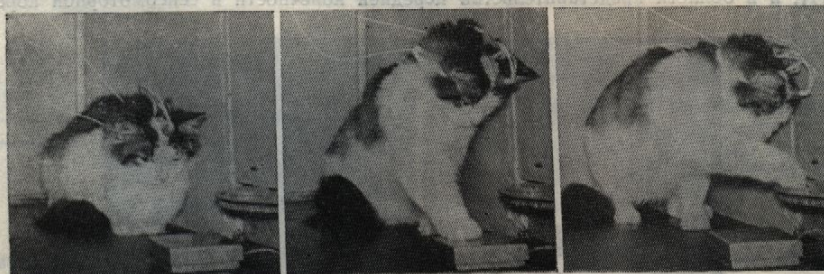


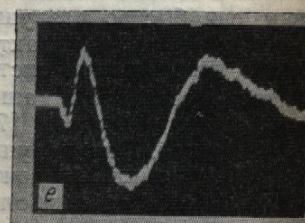
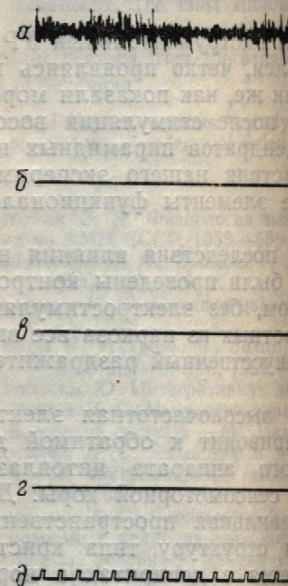
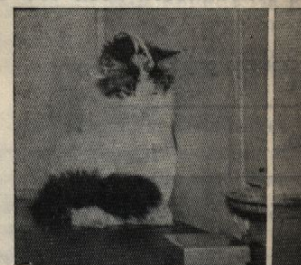
Рис. 3. Регистрация проявления инструментального УР на искусственный раздражитель:

а — ЭЭГ сенсомоторной области коры; б — отметка нажатия на педаль; в — отметка подачи кормушки; г — отметка раздражения; д — отметка времени (1 с); е — усредненный ВПГ сенсомоторной коры на предъявление условного раздражения (усреднение из 12 реализаций).

Вторая группа животных. Инструментальный УР на обстановку претерпевал некоторые изменения. Так, существенно увеличивался латентный период (ЛП) УР, т. е. время от момента помещения животного в экспериментальную камеру до первого нажатия лапой на педаль. Типичные значения ЛП УР на обстановку до стимуляции и через 1 сут после нее (по трем кошкам) приведены в таблице. Кроме того, значительно (в 6—8 раз) увеличивались интервалы между отдельными нажатиями на педаль в начальный период опыта. Но в ходе эксперимента они прогрессивно сокращались и в среднем через 3—6 мин после начала тестирования интервалы между соседними инструментальными

движениями достигали ис стимуляции. Таким образом 1 сут после стимуляции пол же опыта.

Третья группа животных. Раздражитель — наиболее с чания высокочастотной эле ружалась целостная услов



время опыта при многократ кошки даже не пытались на поведение животных при это ным: при помещении в экс сажались возле педали с к Также сохранялись поведен ствии условного раздражит лись к кормушке, заглядыв лапой. Причем особенно ин

стимуляции все кошки пол-
 еряли сохранность ранее вы-
 альный УР на натуральный
 менным: при подаче кормуш-
 тавали его правой передней
 четким и координированным,

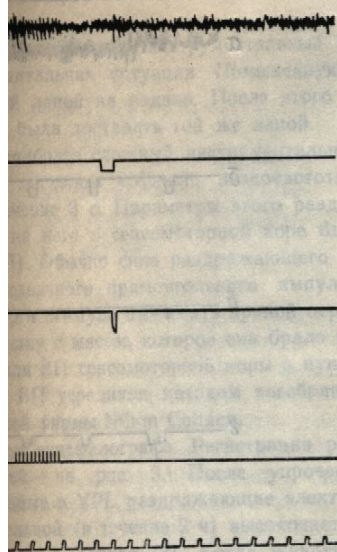
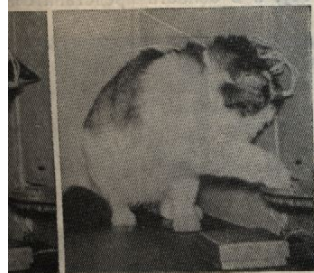


Рис. 3. Регистрация проявления
 инструментального УР на искус-
 ственный раздражитель:

а — ЭЭГ сенсомоторной области коры;
 б — отметка нажатия на педаль; в —
 отметка подачи кормушки; г — отметка
 раздражения; д — отметка времени
 (1 с); е — усредненный ВП сенсомо-
 торной коры на предъявление услов-
 ного раздражения (усреднение из
 12 реализаций).

ентальный УР на обстановку
 существенно увеличивался ла-
 момента помещения животного
 го нажатия лапой на педаль.
 у до стимуляции и через 1 сут
 в таблице. Кроме того, значи-
 ервалы между отдельными на-
 од опыта. Но в ходе экспери-
 в среднем через 3—6 мин после
 соседними инструментальными

движениями достигали исходных значений, которые они имели до
 стимуляции. Таким образом, инструментальный УР на обстановку через
 1 сут после стимуляции полностью восстанавливался в течение первого
 же опыта.

Третья группа животных. Инструментальный УР на искусственный
 раздражитель — наиболее сложный вид УР — через 1 сут после окон-
 чания высокочастотной электростимуляции существенно изменялся: на-
 рушалась целостная условно-рефлекторная реакция. Ни разу за все

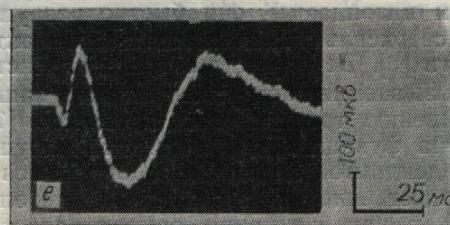
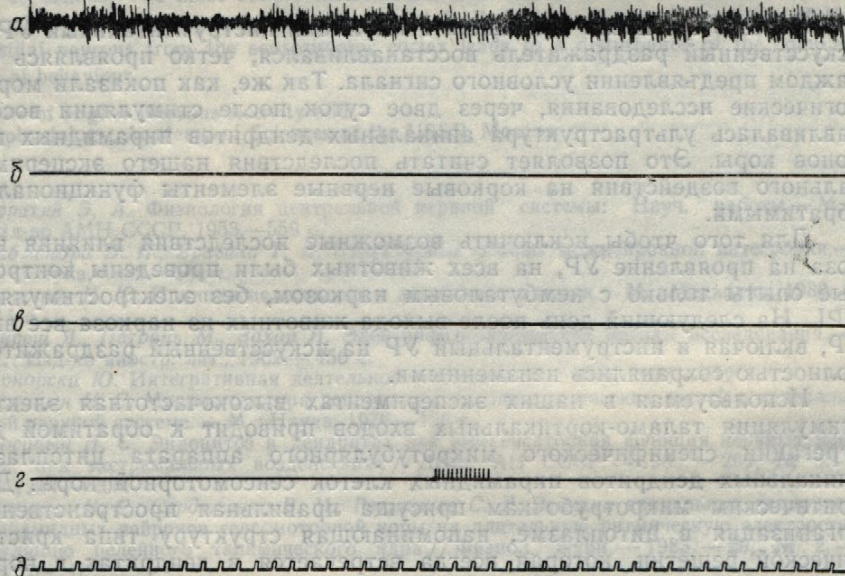


Рис. 4. Регистрация УР на искус-
 ственный раздражитель через 1
 сут после стимуляции. Инструмен-
 тальное движение конечности от-
 сутствует, хотя ПНК ВП сохраня-
 ется (е). Обозначения те же, что
 на рис. 3.

время опыта при многократном предъявлении условного раздражителя
 кошки даже не пытались нажать лапой на педаль (рис. 4), хотя общее
 поведение животных при этом внешне выглядело совершенно нормаль-
 ным: при помещении в экспериментальную камеру они, как обычно,
 сидели возле педали с кормушкой и ожидали условного сигнала.
 Также сохранялись поведенческие компоненты УР-реакции: при дей-
 ствии условного раздражителя кошки настораживались, поворачива-
 лись к кормушке, заглядывали в нее, пытались лезть в кормушку
 лапой. Причем особенно интересно, что во время действия условного

сигнала (низкочастотного раздражения ядра VPL) в сенсомоторной коре вслед за первичным компонентом ВП регистрировали поздний позитивно-негативный компонент (ПНК) (рис. 4, е), который всегда появляется и стабилизируется по мере выработки УР подобного типа [11]. При произвольной подаче экспериментатором кормушки с мясом кошки свободно доставали его правой передней лапой, при этом никаких нарушений в действии конечности не отмечалось. Следовательно, через 1 сут после стимуляции наблюдалась полная дезинтеграция наиболее сложного УР-поведения животного при сохранности всех его отдельных компонентов.

Латентный период инструментального условного рефлекса на обстановку у кошек, с

Условие эксперимента	V ₁₄	Ю ₁₂	V ₁₈
До стимуляции	1,5	2,5	2,0
Через 1 сут после стимуляции	20	42	170

Через 2 сут после окончания стимуляции инструментальный УР на искусственный раздражитель восстанавливался, четко проявляясь при каждом предъявлении условного сигнала. Так же, как показали морфологические исследования, через двое суток после стимуляции восстанавливалась ультраструктура апикальных дендритов пирамидных нейронов коры. Это позволяет считать последствия нашего экспериментального воздействия на корковые нервные элементы функционально обратимыми.

Для того чтобы исключить возможные последствия влияния наркоза на проявление УР, на всех животных были проведены контрольные опыты только с нембуталовым наркозом, без электростимуляции VPL. На следующий день после выхода животных из наркоза все виды УР, включая и инструментальный УР на искусственный раздражитель, полностью сохранялись неизменными.

Используемая в наших экспериментах высокочастотная электростимуляция таламо-кортикальных входов приводит к обратимой дезагрегации специфического микротубулярного аппарата цитоплазмы апикальных дендритов пирамидных клеток сенсомоторной коры. Дендритическим микротрубочкам присуща правильная пространственная организация в цитоплазме, напоминающая структуру типа кристаллической решетки, которая всегда встречается в дендритах в норме, у интактных животных. Микротрубочки относятся к высоколабильным, легко уязвимым ультраструктурам цитоплазмы, они быстро разрушаются при действии на организм сверхсильных, экстремальных факторов, независимо от их модальности [6]. Вероятно, дезагрегация системы микротрубочек в дендритах, вызываемая экспериментально в нашей работе, может приводить к нарушению транспортных процессов [7], что в свою очередь сказывается на функции дендритов. Эти нарушения ультраструктуры апикальных дендритов пирамидных клеток почти не влияют на ВП коры [8], но существенно отражаются на наиболее сложной форме поведения животных, какой в наших опытах является инструментальный УР на искусственный раздражитель. Значительно меньше при этом страдает и быстрее восстанавливается инструментальный УР на обстановку. И совсем не изменяется наиболее простой инструментальный УР на натуральный пищевой раздражитель.

Вероятно, описанные нами экспериментальные факты могут иметь связь с теми проявлениями нарушений высшей нервной деятельности, которые наблюдаются в неврологической клинике при некоторых заболеваниях мозга человека [9]. Не исключено, что в основе этих заболеваний также могут лежать ультраструктурные нарушения дендритов корковых клеток. Так, например, из сведений, имеющих в лите-

ратуре, известно, что при болезни Альцгеймера, сенилостарости и др., морфологическим образом в дендритах нервных нейрофиламентов и микротру-

N. S. Kositsyn, V. M.

THE EFFECT OF ELECTRIC STIMULATION OF THE DENDRITES OF THE PYRAMIDAL NEURONS OF THE SENSORIMOTOR CORTEX ON THE FORMS OF DIFFERENT INSTRUMENTAL CONDITIONED REFLEXES OF DIFFERENT COMPLEXITY IN CATS

Ultrastructural disturbances in the dendrites of the pyramidal neurons of the sensorimotor cortex during high-frequency electrostimulation of the most complex form of the animal's instrumental conditioned reflex to the experimental situation suffers in these conditions. The most simple form of the reflex does not change. Consequently, the ultrastructure of the pyramidal neurons from the sensorimotor cortex is restored to the original forms of behaviour.

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Academy of Sciences of the USSR

1. Асратян Э. А. Физиология поведения животных. Изд-во АН СССР, 1953.—559 с.
2. Бабминдра В. П., Брагина Т. А. Ж. : Наука, 1982.—164 с.
3. Беленков Н. Ю. Принцип целостности поведения. — М. : Наука, 1982.—311 с.
4. Буреш Я., Петрань М., Захар М. : Изд-во иностр. лит., 1962.—100 с.
5. Коноуски Ю. Интегративная деятельность мозга. — М. : Наука, 1982.—100 с.
6. Косицын Н. С. Микроструктура нервной системы. — М. : Наука, 1982.—100 с.
7. Косицын Н. С. Эндонитоз в дендритах при экстремальных воздействиях. — М. : Наука, 1982.—С. 1203—1205.
8. Косицын Н. С., Сердюченко В. М. Пирамидные нейроны сенсомоторной коры: ультраструктурные изменения при релейной таламической стимуляции. — М. : Наука, 1982.—С. 148—151.
9. Лурия А. Р. Высшие корковые функции мозга. — М. : Изд-во АН СССР, 1962.—300 с.
10. Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. — М. : Изд-во АН СССР, 1929.—300 с.
11. Сердюченко В. М. Поздние негативные изменения в поведении и деятельности кошек: Автореф. дис. канд. биол. наук. — М. : Изд-во АН СССР, 1982.—100 с.
12. Bodick N., Stevens J. K., Sasaki K. Dendrites and neurobehavioral functions. — Develop. Brain Res. — 1982.—1: 1—10.
13. Iqbal K., Grundke-Iqbal I., Merz H. L. Neurochemical and morphological changes in the aging brain. — J. Neurosci. — 1982.—2: 1—10.
14. Jones E. G., Powell T. P. S. The thalamus in the cat. — Brain. — 1967.—90: 1—42.
15. Mehraein P., Yamada M., Tarnowski A. Dendritic spines in Alzheimer's disease. — New York: Raven press, 1982.—100 p.
16. Purpura D. R., Bodick N., Suzuki K. Dendritic and neurobehavioral failure. I: Generalization. — J. Neurosci. — 1982.—2: 1—10.

Ин-т высш. нерв. деятельности и нейрофизиологии АН СССР, Москва

дра VPL) в сенсомоторной ВП регистрировали поздний (рис. 4, е), который всегда проработки УР подобного типа птатором кормушки с мясом ередней лапой, при этом ние отмечалось. Следовательно, ь полная дезинтеграция наи- при сохранности всех его от-

условного рефлекса
ек, с

γ_{12}	β_{12}
2,5	2,0
42	170

ции инструментальный УР на вался, четко проявляясь при Так же, как показали морфо- ок после стимуляции восста- дендритов пирамидных ней- едствия нашего эксперимен- ые элементы функционально

е последствия влияния нар- их были проведены контроль- озом, без электростимуляции ивотных из наркоза все виды искусственный раздражитель,

ах высокочастотная электро- приводит к обратимой дез- ного аппарата цитоплазмы к сенсомоторной коры. Ден- правильная пространственная ая структуру типа кристал- ается в дендритах в норме, гносятся к высоколабильным, лазмы, они быстро разруша- ьных, экстремальных факто- ьроятно, дезагрегация систе- ая экспериментально в нашей транспортных процессов [7], ции дендритов. Эти наруше- ов пирамидных клеток почти но отражаются на наиболее ой в наших опытах является раздражитель. Значительно останавливается инструмен- изменяется наиболее простой ищевой раздражитель. нтальные факты могут иметь ышей нервной деятельности, клинике при некоторых за- очено, что в основе этих за- уктурные нарушения дендри- сведений, имеющихся в лите-

ратуре, известно, что при некоторых болезнях мозга, в частности болезни Альцгеймера, сенильной деменции, врожденной умственной отсталости и др., морфологические изменения наблюдаются главным образом в дендритах нервных клеток, причем они касаются в основном нейрофиламентов и микротрубочек [12, 13, 15, 16].

N. S. Kositsyn, V. M. Serdyuchenko, S. V. Getmantsev

THE EFFECT OF EXPERIMENTAL DAMAGE OF APICAL DENDRITES OF THE PYRAMIDAL NEURONS IN THE SENSORIMOTOR CORTEX ON THE CONDITIONED REFLEXES OF DIFFERENT DEGREE OF COMPLEXITY

Ultrastructural disturbances in the system of microtubules in cytoplasm of apical dendrites of the pyramidal neurons from the sensorimotor cortex evoked by the prolonged high-frequency electrostimulation of thalamic nucleus VPL have an essential effect on the most complex form of the animals' behaviour, which in this study was represented by instrumental conditioned reflex to an artificial stimulus. Instrumental conditioned reflex to experimental situation suffers less considerably and is restored more rapidly under these conditions. The most simple instrumental conditioned reflex to natural stimulus does not change. Consequently, the experimental elimination of apical dendrites of the pyramidal neurons from the sensorimotor cortex leads to a disturbance of the complex forms of behaviour.

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Academy of Sciences of the USSR, Moscow

1. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы: Науч. работы. — М.: Изд-во АМН СССР, 1953. — 559 с.
2. Бабминдра В. П., Брагина Т. А. Структурные основы межнейронной интеграции. — Л.: Наука, 1982. — 164 с.
3. Беленков Н. Ю. Принципы целостности в деятельности мозга. — М.: Медицина, 1980. — 311 с.
4. Буреш Я., Петрань М., Захар И. Электрофизиологические методы исследования. — М.: Изд-во иностр. лит., 1962. — 456 с.
5. Конорски Ю. Интегративная деятельность мозга. — М.: Мир, 1970. — 412 с.
6. Косицын Н. С. Микроструктура дендритов и аксодендритических связей в центральной нервной системе. — М.: Наука, 1976. — 198 с.
7. Косицын Н. С. Эндцитоз в дендритах как компенсаторная функция нервных клеток при экстремальных воздействиях // Докл. АН СССР. — 1983. — 269, № 5. — С. 1203—1205.
8. Косицын Н. С., Сердюченко В. М., Гетманцев С. В. Реакция апикальных дендритов пирамидных нейронов сенсомоторной коры на длительную ритмическую электростимуляцию релейного таламического ядра // Физиол. журн. — 1983. — 29, № 2. — С. 148—151.
9. Лурия А. Р. Высшие корковые функции человека и их нарушения при локальных поражениях мозга. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. — 462 с.
10. Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. — 10-е изд. — М.: Наука, 1973. — 659 с.
11. Сердюченко В. М. Поздние негативные компоненты потенциалов нарастания, характеризующие положительные и тормозные пищедобывательные условные рефлексы у кошек: Автореф. дис. канд. биол. наук. — М., 1974. — 19 с.
12. Bodick N., Stevens J. K., Sasaki S., Purpura D. P. Microtubular disarray in cortical dendrites and neurobehavioral failure. II: Computer reconstruction of perturbed microtubular arrays // Develop. Brain Res. — 1982. — 5, N 3. — P. 299—309.
13. Iqbal K., Grundke-Iqbal I., Merz P. A., Wisniewski H. M. Age-associated neurofibrillary changes // The aging brain: cellular and molecular mechanisms of aging in the nervous system / Ed. by E. Giacobini et al. — New York: Raven press, 1982. — P. 247—257.
14. Jones E. G., Powell T. P. S. The cortical projection of the ventroposterior nucleus of the thalamus in the cat // Brain Res. — 1969. — 13, N 2. — P. 298—318.
15. Mehraein P., Yamada M., Tarnowska-Dziduszko E. Quantitative study on dendrites and dendritic spines in Alzheimer's disease and senile dementia // Advances in neurology. — New York: Raven press, 1975. — P. 453—458.
16. Purpura D. R., Bodick N., Suzuki K. et al. Microtubule disarray in cortical dendrites and neurobehavioral failure. I: Gold and electron microscopic studies // Develop. Brain Res. — 1982. — 5, N 3. — P. 287—297.

Ин-т высш. нерв. деятельности
и нейрофизиологии АН СССР, Москва

Поступила 30.11.84