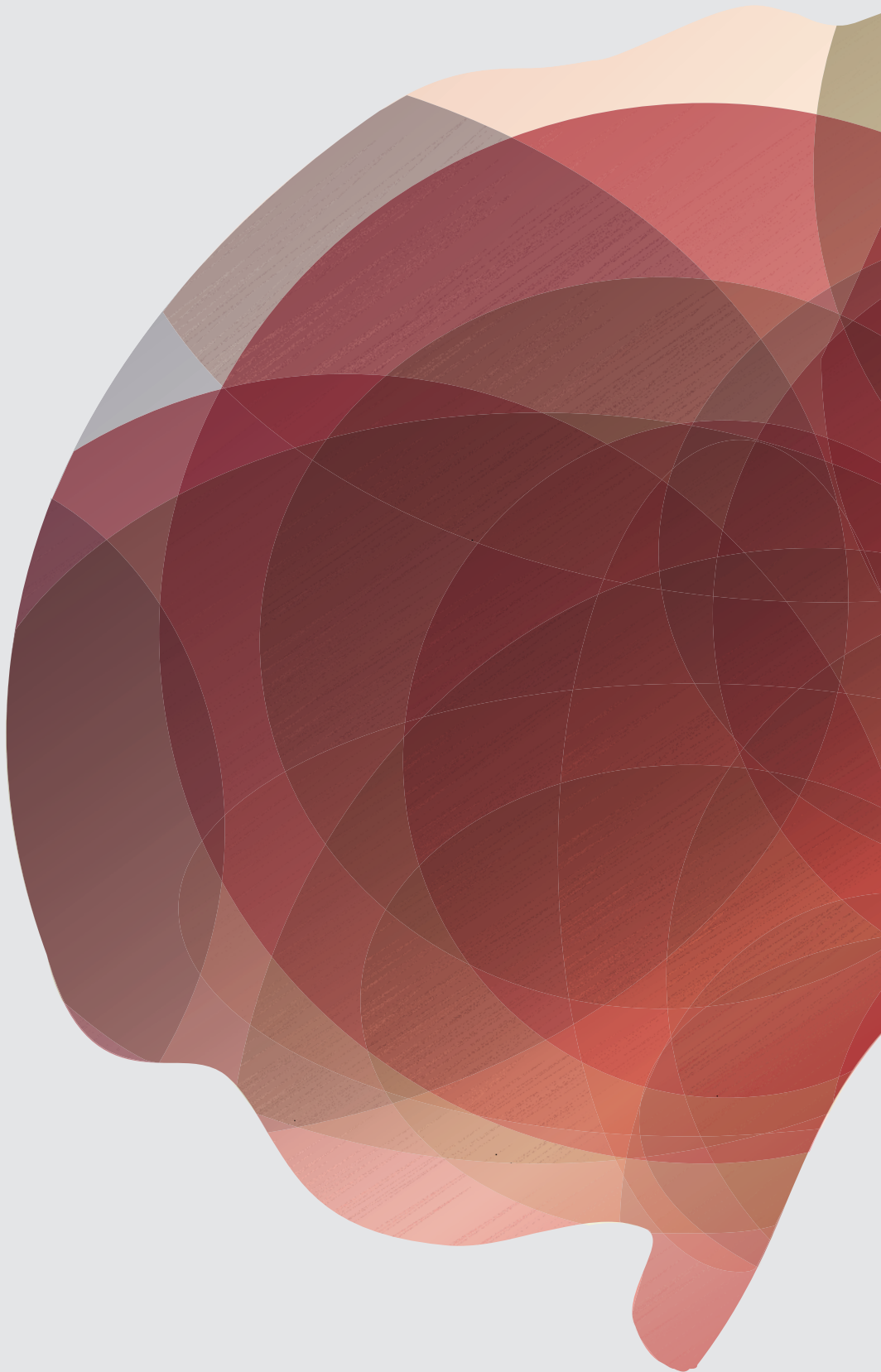


# Содержание

<b>КЛЕТКИ МОЗГА И ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ</b> .....	4
Нейрон .....	6
<b>Активность нейрона</b> .....	8
Синапс .....	10
Нейромедиаторы .....	12
Рецепторы на мембране нейрона .....	14
Диффузная передача нейромедиаторов .....	16
Гормоны .....	18
Глиальные клетки .....	20
Гены в нейронах .....	22
Синтез белков в нейронах .....	24
Наркотические вещества и нейроны .....	26
Нейрогенез .....	28
Гибель нейронов .....	30
Светочувствительные нейроны сетчатки .....	32
Механочувствительные нейроны .....	34
Хемочувствительные нейроны .....	36
<b>ОБЪЕДИНЕНИЯ КЛЕТОК МОЗГА</b> .....	38
Нейронная группа .....	40
Системность .....	42
Специализация нейронов относительно поведения .....	44
Специализация нейронов у человека .....	46
Пластичность .....	48
Функциональная связанность нейронов .....	50
Ритмы мозга .....	52
Анестезия .....	54
Структуры мозга .....	56
Развитие мозга .....	58
Эволюция мозга .....	60
Нейротехнологии .....	62
Метафоры работы мозга .....	64
<b>МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ МОЗГА</b> .....	66
Разрушения структур мозга .....	68
Регистрация активности нейронов с помощью микроэлектродов .....	70
Кальциевый имиджинг .....	72
Стимулирующие электроды .....	74
Подавление активности нейронов .....	76
Оптогенетика .....	78
ЭЭГ, или Электроэнцефалография .....	80
МЭГ, или Магнитоэнцефалография .....	82
ПЭТ, или Позитронно-эмиссионная томография .....	84

МРТ, или Магнитно-резонансная томография . . . . .	86
ТМС, или Транскраниальная магнитная стимуляция . . . . .	88
Трактография мозга . . . . .	90
<b>ПСИХИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ . . . . .</b>	<b>92</b>
Обучение и память . . . . .	94
Кратковременная память . . . . .	96
Долговременная память . . . . .	98
Эпизодическая память . . . . .	100
Реконсолидация памяти . . . . .	102
Ложная память . . . . .	104
Забывание . . . . .	106
Восприятие . . . . .	108
Сознание . . . . .	110
Речь . . . . .	112
Навигация в пространстве . . . . .	114
Воображение . . . . .	116
Зеркальные нейроны . . . . .	118
Мозг во сне . . . . .	120
Сновидения . . . . .	122
Инсайт . . . . .	124
Принятие решений . . . . .	126
<b>Психофизиологическая проблема . . . . .</b>	<b>128</b>
<b>ОТКЛОНЕНИЯ В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ . . . . .</b>	<b>130</b>
<b>Болезнь Альцгеймера . . . . .</b>	<b>132</b>
Болезнь Паркинсона . . . . .	134
Шизофрения . . . . .	136
Болезнь Хантингтона . . . . .	138
Рассеянный склероз . . . . .	140
Боковой амиотрофический склероз . . . . .	142
Депрессия . . . . .	144
Эпилепсия . . . . .	146
Сосудистые заболевания мозга . . . . .	148
Аутизм . . . . .	150
Прозопагнозия . . . . .	152
Топографическая дезориентация . . . . .	154
Дислексия . . . . .	156
Стресс . . . . .	158





# **КЛЕТКИ МОЗГА И ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ**

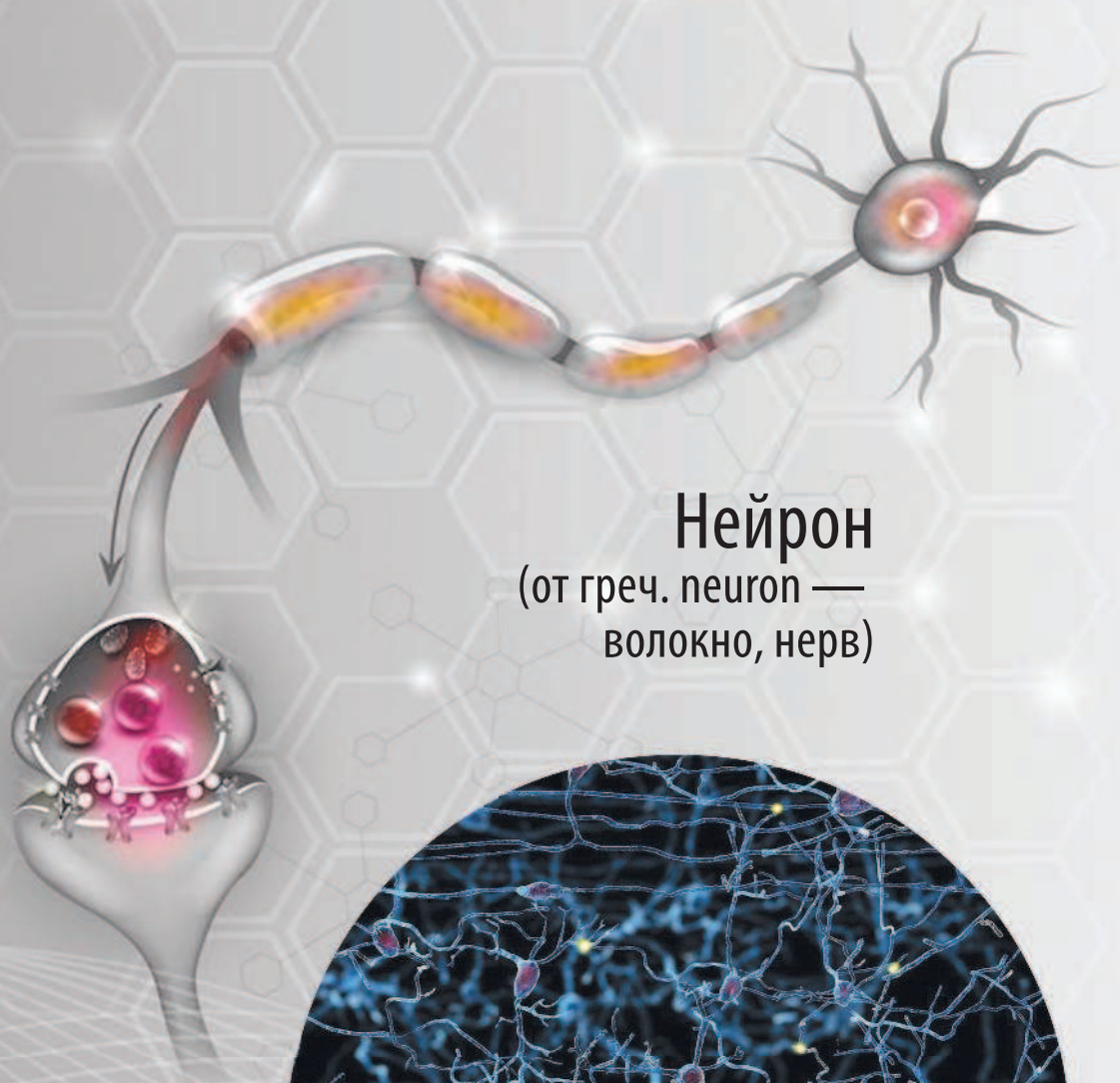
# Нейрон

*Мы все на самом раннем этапе нашего развития были одной-единственной клеткой, образованной в результате слияния яйцеклетки и сперматозоида. Эта клетка разделилась на две, каждая из которых — еще на две и так далее, что в итоге привело к образованию более чем триллиона клеток. То, что все мы состоим из клеток, ученые установили еще в XIX веке.*

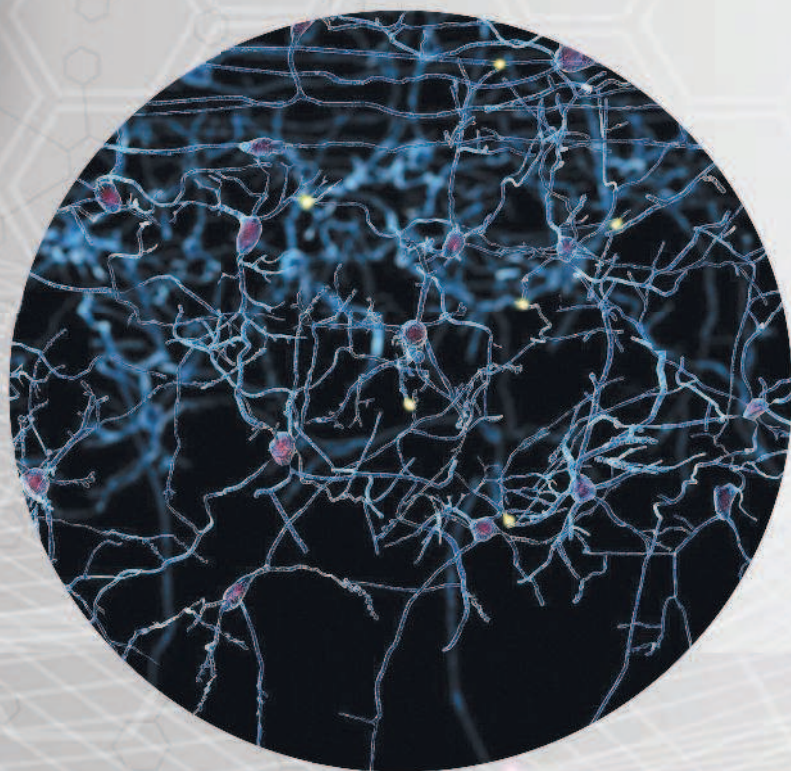
Свой метод окрашивания нервной ткани Камилло Гольджи (1843–1926) назвал черной реакцией — на ярком оранжевом фоне полностью прокрашенный одиночный нейрон выглядит почти черным.

Как и любой орган нашего тела, головной мозг человека состоит из клеток. Основные структурные единицы ткани мозга — это нейроны и глиальные клетки. Под микроскопом нейроны выглядят, как сетчатое образование, в котором волокна переходят друг в друга, поэтому того, что нейроны укладываются в клеточную теорию, некоторое время никто не предполагал. Гипотеза о том, что нейроны являются отдельными клеточными сущностями, а не сетью, была выдвинута испанским анатомом Сантьяго Рамон-и-Кахалем (1852–1934), который, используя окрашивание по методу Гольджи, увидел на срезах мозга «абсолютно автономные единицы». Его рисунки и идеи оказали сильное влияние на немецкого анатома Вильгельма фон Вальдейера, который и расширил клеточную теорию, включив в нее клетки мозга; он назвал их нейронами. Таким образом, нейроны — это обыкновенные клетки, обладающие, однако, некоторыми особенностями.

Как и большинство клеток организма, нейроны имеют ядро с набором генов, органеллы в цитоплазме и клеточную мембрану, через которую осуществляется коммуникация с окружающей средой. Клеточная мембрана имеет большую поверхность из-за множества ветвящихся отростков, отходящих от тела нейрона. С помощью этих отростков нейроны контактируют между собой и с другими клетками организма, что и обуславливает их уникальное свойство: нейроны координируют функционирование всех клеток многоклеточного организма. Принято подразделять отростки нейрона на дендриты и аксоны, однако в настоящее время известно большое число нейронов, имеющих только аксоны или, наоборот, только дендриты. Каждый нейрон имеет свою характерную структуру отростков. Кроме того, нейроны мозга различаются в зависимости от химических веществ, которые они используют для коммуникации друг с другом.



**Нейрон**  
(от греч. neuron —  
волокно, нерв)



# АКТИВНОСТЬ нейрона

*Нейроны, как и любые другие клетки (даже растительные), обладают электрическими свойствами, а именно зарядом на клеточной мембране, который образуется из разности распределения заряженных ионов внутри и снаружи клетки. Все клетки, пока они живы, непрерывно демонстрируют колебания величины этого заряда. Если пренебречь этими небольшими колебаниями, то можно считать, что мембрана находится в покое. Такое состояние мембраны называется потенциалом покоя.*

В отличие от других клеток, нейроны способны резко изменить заряд на своей мембране. Такое состояние называется генерацией потенциала действия, или импульсной активностью нейрона, или возбуждением нейрона. Генерация потенциала действия, в отличие от всех других колебаний заряда, происходит только в одном месте мембраны нейрона — в начальном сегменте аксона, или аксонном холмике. Это связано с наличием на данном участке мембраны большого числа каналов, пропускающих ионы натрия внутрь клетки. Массированный вход положительно заряженных ионов натрия приводит к резкому изменению заряда на мембране, и приблизительно на одну-две миллисекунды нейрон становится положительно заряженным относительно экстраклеточной жидкости.

Как неоднократно было замечено у нейронов разных типов, генерация потенциала действия происходит и тогда, когда нейрон изолирован от своих соседей или даже извлечен из мозга и помещен в питательную среду, то есть при отсутствии возможных синаптических входов от других нейронов. Впервые такие нейроны были обнаружены у беспозвоночных еще в первой половине XX века. Эти наблюдения легли в основу представления о так называемых генераторах центрального паттерна — нейронах, активность которых лежит в основе моторных движений разного типа: ходьба, полет, плавание и т. п.

Генерация потенциала действия приводит к распространению возбуждения по клетке. В середине прошлого века двумя британскими нейрофизиологами и биофизиками, Аланом Ходжкиным и Эндрю Хаксли, было продемонстрировано распространение возбуждения вдоль аксона кальмара. Им удалось зарегистрировать внутриклеточный потенциал действия и продемонстрировать его форму. Они показали, что развитие потенциала действия начинается с проникновения ионов натрия внутрь клетки, после чего ионы калия начинают покидать нейрон. Позднее было установлено, что распространение потенциала действия может осуществляться во всех направлениях, в том числе к дендритам. Такое явление было названо обратным распространением потенциала действия. Установлено, что это явление свойственно многим корковым нейронам, нейронам гиппокампа и мозжечка.

Когда появилась техническая возможность изучать активность нейронов у живых организмов, а не только на срезах мозга или препаратах, то оказалось, что она специфически связана с поведением, которое в момент исследования демонстрирует организм. В настоящее время известно, что в мозге можно обнаружить нейроны, проявляющие специфическую активность, например, при предъявлении человеку изображения определенного персонажа, известного здания и прочего.

*Алан Ходжкин и Эндрю Хаксли получили Нобелевскую премию в 1963 году за открытия в области ионных механизмов возбуждения и торможения в периферической и центральной частях мембран нервных клеток.*

# Синапс

*Дендритными шипиками называют выросты мембраны дендритов. Они могут иметь различную форму и вырастать (а потом, возможно, и исчезать) всего за несколько минут.*

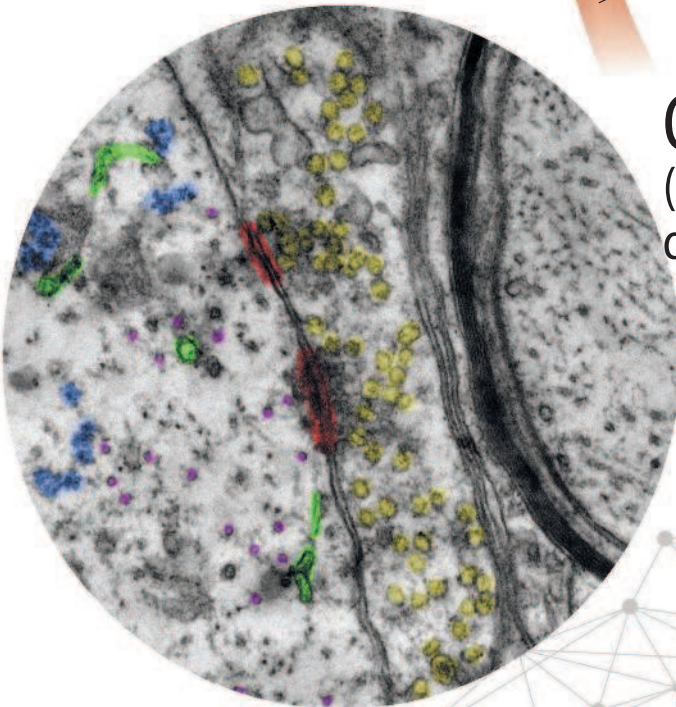
Наиболее часто встречающиеся контакты между нейронами — это аксо-аксональные, аксо-соматические и аксо-дендритные. Однако все четыре зоны нейрона — аксон, терминаль аксона, клеточное тело и дендрит — могут быть как пресинаптической зоной, так и постсинаптической.

Импульсная активность нейрона (генерация потенциала действия в начальном сегменте аксона) приводит к выбросу химических веществ в местах, где заканчивается мембрана клетки. Места взаимодействия нейронов друг с другом или с другими клетками называются «синапс» (от греч. «соединять»). Таким образом, синапс — это место контакта двух нейронов или нейрона и другой клетки, например мышечной.

Классический химический синапс состоит из пресинаптической мембраны, постсинаптической мембраны и синаптической щели, через которую выделяются химические вещества, обеспечивающие взаимодействие клеток. Размер синаптической щели — около 20–40 нанометров. Бывают и электрические синапсы: в этом случае химические вещества имеют возможность, выходя из одного нейрона, сразу попадать во второй нейрон через каналы, проходящие через две эти мембраны, то есть мембраны располагаются почти вплотную друг к другу. При этом расстояние между мембранами не превышает четырех нанометров.

Контакты между нейронами не обязательно осуществляются по правилу «один синапс соединяет два нейрона», возможны и более сложные варианты взаимодействий. Так, например, известно, что один бутон аксона нейронов гиппокампа (участок мозга, участвующий в механизмах формирования эмоций и памяти) может контактировать с более чем тремя дендритными шипиками, а один дендритный шипик может формировать контакт с двумя и более аксональными расширениями.

Анализ филогенеза молекулярных превращений, связанных с синаптической передачей, показывает, что основные синаптические компоненты (потенциал-чувствительные каналы, разнообразные рецепторы и др.) присутствовали еще у прокариот, то есть до появления в процессе эволюции первых заметных синапсов.



**Синапс**  
 (от греч. *synapsis* —  
 соединение, связь)

# Нейро-медиаторы

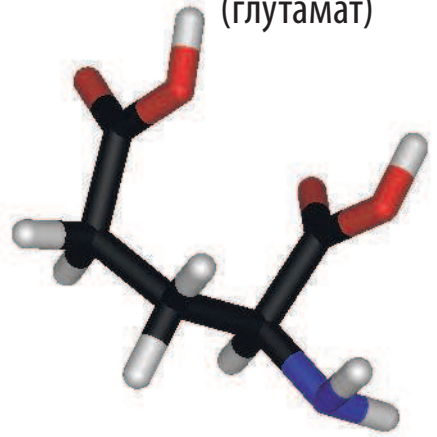
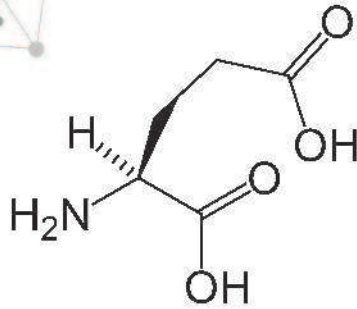
*В 1936 году за открытия в области химической передачи нервных импульсов Отто Леви и Генри Дейл были удостоены Нобелевской премии.*

Принцип Дейла был так сформулирован сэром Джоном Экклсом (лауреат Нобелевской премии по медицине 1963 года): «Один и тот же медиатор выбрасывается во всех синаптических терминалях нейрона». Однако из-за того, что слово «медиатор» использовалось в единственном числе, многие ошибочно восприняли это как принцип «один нейрон — один медиатор».

Долгое время считали, что нейроны передают друг другу электрические сигналы. Австрийско-немецкий и американский фармаколог Отто Леви первым предположил, что взаимодействие между нейроном и мышечной клеткой имеет химическую природу. Он доказал экспериментально, что химическое вещество, а не сам нерв, оказывает воздействие на мышечные клетки сердца. Так он открыл ацетилхолин — один из многих известных сегодня нейромедиаторов. Дальнейшие исследования нейромедиаторов, проведенные английским нейробиологом Генри Дейлом, показали, что в отростках одних нейронов могут обнаруживаться одни нейромедиаторы, а в других нейронах — другие. Такие наблюдения позволили ему сделать предположение о химическом единстве нейрона.

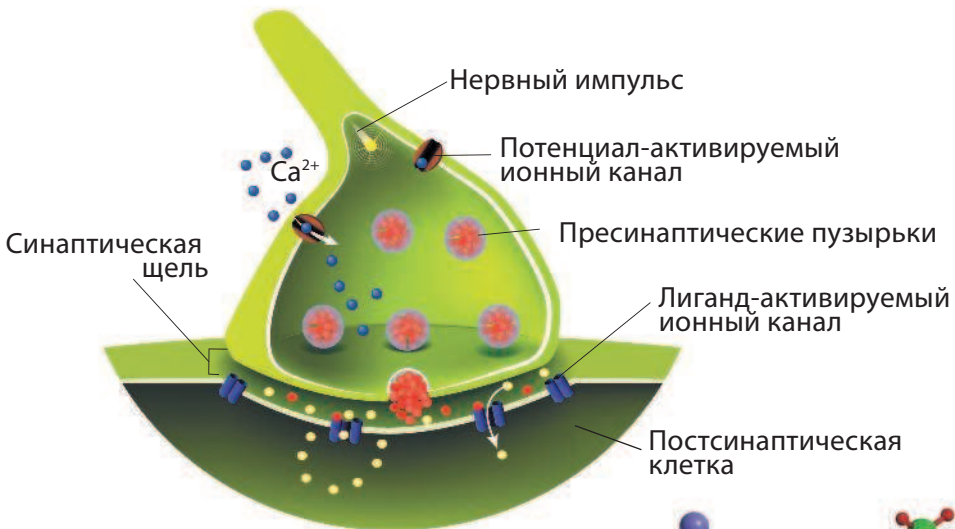
Нейромедиаторы хранятся в специальных сферических «мешочках» — синаптических пузырьках, расположенных в конце аксонов. Приход потенциала действия в конец аксона вызывает массивный вход ионов кальция внутрь нейрона. Кальций опосредует трансформации белков на мембранах пузырьков, которые приводят к тому, что пузырьки сливаются с пресинаптической мембраной и нейромедиаторы выбрасываются в синаптическую щель. Химическими веществами, посредством которых осуществляется коммуникация между нейронами, могут быть амины («классические» нейромедиаторы — органические соединения, производные аммиака: ацетилхолин, дофамин, серотонин и др.), аминокислоты (гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), глутамат и др.), пептидные гормоны (окситоцин, вазопрессин и др.), растворимые газы (монооксид углерода, монооксид азота) и нейропептиды (эндорфины, энкефалины и др.). В настоящее время известны сотни разнообразных нейропептидов, осуществляющих нейромедиаторную функцию. Они располагаются в аксональных терминалях вместе с «классическими» нейромедиаторами.

# Глутаминовая кислота (глутамат)



## Передача сигнала в химическом синапсе

Пресинаптическая  
клетка



# Рецепторы на мембране нейрона

*Часто открытие каналов, опосредованное метаботропными рецепторами, осуществляется с помощью G-белка, расположенного на внутренней части мембраны нейрона и специальных молекул, так называемых вторичных посредников, фосфорилирующих белок канала. В других случаях G-белки могут вызывать открытие или закрытие каналов самостоятельно.*

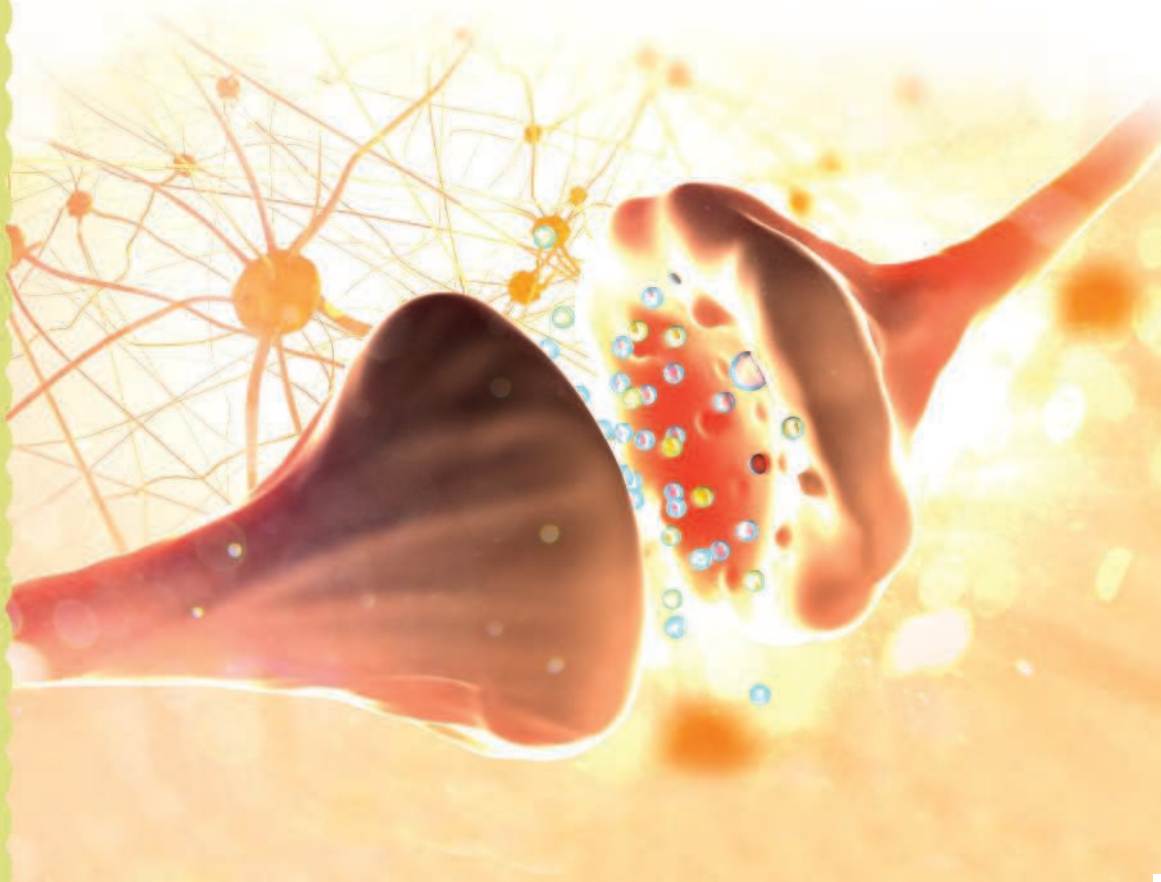
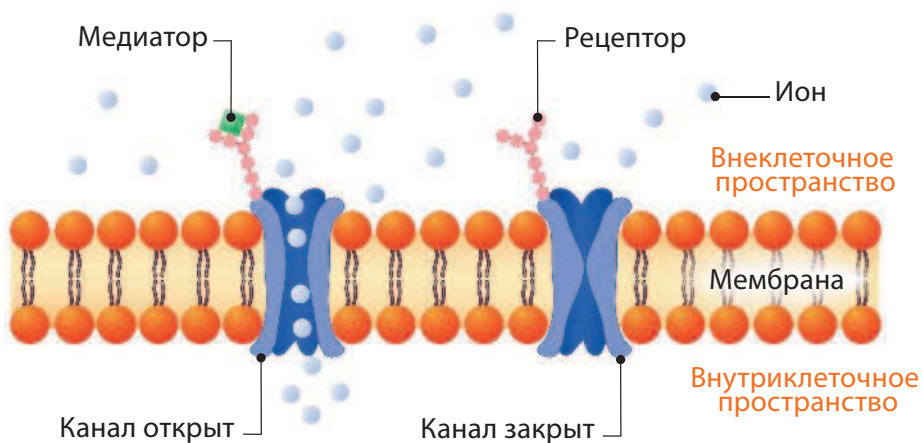
У синаптических рецепторов есть две главные функции: узнавание специфических молекул и активация нужных каналов.

Для осуществления коммуникаций между нейронами необходимы не только нейромедиаторы, но и их «детекторы». Такими детекторами являются специальные белковые комплексы, расположенные в мембране нейронов. Взаимодействие нейромедиатора с рецептором осуществляется по принципу «ключ — замок».

В результате взаимодействия нейромедиатора с рецептором на мембране происходит открытие ионных каналов, и заряженные (положительные или отрицательные) ионы попадают внутрь клетки. В итоге смещается заряд на мембране: вход большого количества положительно заряженных ионов приводит к возбуждающему постсинаптическому потенциалу, отрицательных — к тормозному постсинаптическому потенциалу. Учитывая число синаптических контактов нейрона, необходимо представлять, что на мембране постоянно происходят смещения как в одну, так и в другую сторону из-за попадания внутрь клетки разных ионов в разных местах, а также из-за движения ионов в обратную сторону, то есть из нейрона в экстраклеточную среду.

Рецепторы делятся на ионотропные и метаботропные. Ионотропные рецепторы — это часть макромолекулы канала. Изменение этой макромолекулы, вызванное связыванием с нейромедиатором, приводит к открытию канала. Это рецепторы быстрого действия (порядка миллисекунд), так как для открытия канала необходима конформация всего одной макромолекулы. Метаботропные рецепторы не являются частью канала, однако связывание этих рецепторов с нейромедиатором запускает последовательность химических событий внутри нейрона, что в конечном итоге тоже приводит к открытию тех или иных каналов. Это более медленный процесс, который может растягиваться на секунды, поскольку в него вовлечено много молекул.

# Лиганд-активируемый ионный канал



# Диффузная передача

## нейромедиаторов

*Существует несколько вариантов клеточных коммуникаций: аутокринная (выброшенные из клетки вещества связываются с ней же), паракринная (выброшенные вещества связываются с рецепторами соседних клеток), нейрокринная (классическое синаптическое взаимодействие) и эндокринная (вещества распространяются через кровь и влияют на далеко расположенные клетки).*

На мембране нейрона, выбрасывающего тот или иной нейромедиатор, часто обнаруживаются авторецепторы к этому нейромедиатору. Таким образом, нейрон посредством химической активности воздействует на свое же функционирование.

Хотя большинство рецепторов действительно сконцентрировано в синапсах, известно, что они обнаруживаются и на внесинаптических частях мембраны, что предполагает осуществление межнейронных коммуникаций посредством так называемой диффузной, или объемной, передачи нейромедиаторов. Впервые такое внесинаптическое взаимодействие было обнаружено в 90-х годах XX века: как оказалось, глутамат (глутаминовая кислота — один из нейромедиаторов) может покидать синаптическую щель и связываться с рецепторами соседних синапсов. Позднее было выявлено так называемое свойство кооперативности — «суммирование» медленно распространяющихся диффузных сигналов от нескольких источников. В отличие от быстрой и «частной» синаптической передачи, диффузная передача — это сигнал более медленный, сигнал «для всех». При этом диффузные сигналы распространяются по тканям мозга не без ограничений, а относительно локально.

В настоящее время известно несколько типов диффузной передачи нейромедиаторов. Во-первых, сигнальные молекулы могут «уплывать» из синаптической щели (такой процесс был назван «спиловер», от англ. «проливать»). Во-вторых, выброс синаптических пузырьков может осуществляться не через синаптическую щель, а рядом. Наконец, выброс может осуществляться не в терминалы отростка, а в любом его месте. Таким образом, можно говорить по крайней мере о двух видах коммуникации между нейронами: быстрой (при выбросе в синаптическую щель) и медленной (посредством изменяющихся внесинаптических концентраций нейромедиаторов). Диффузная, или объемная, передача является одним из вариантов коммуникаций между клетками.