

# План курса «Общая нейрофизиология»

## Вместо введения:

- Клеточный состав нервной системы
- «Нейронная доктрина»
- Особенности строения и функций нейронов
- Электрические процессы в ЦНС
- Фрагментарная история нейрофизиологии

# Основные разделы

## Процессы в мембранах:

- Биологические мембраны
- Потенциал покоя
- Потенциал действия
- Транспортные системы в клеточных мембранах
- Потенциал-зависимые ионные каналы
- Ионные токи
- Проведение потенциалов в мембранах нервных клеток

## Состав, свойства и функции нейроглии

# Основные разделы

## Типы межклеточной сигнализации

### Физиология синапсов:

- Основы синаптической передачи
- Постсинаптические потенциалы
- Нейромедиаторы и нейромодуляторы
- Рецепторы постсинаптических мембран
- Молекулярные каскады, инициируемые метаботропными рецепторами
- Синаптическая пластичность

# Основные разделы

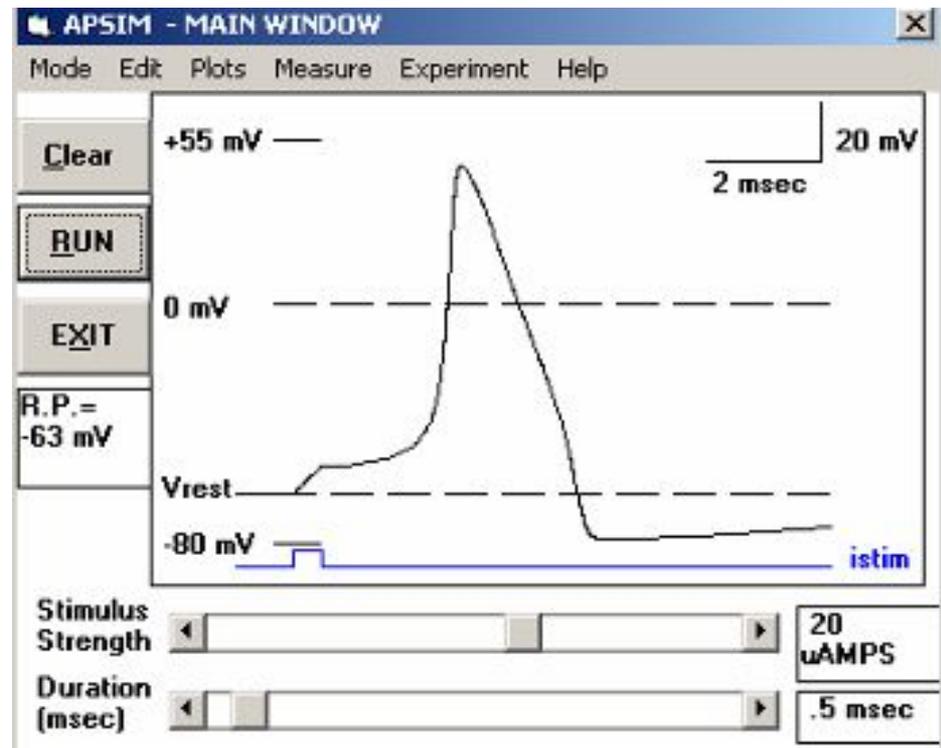
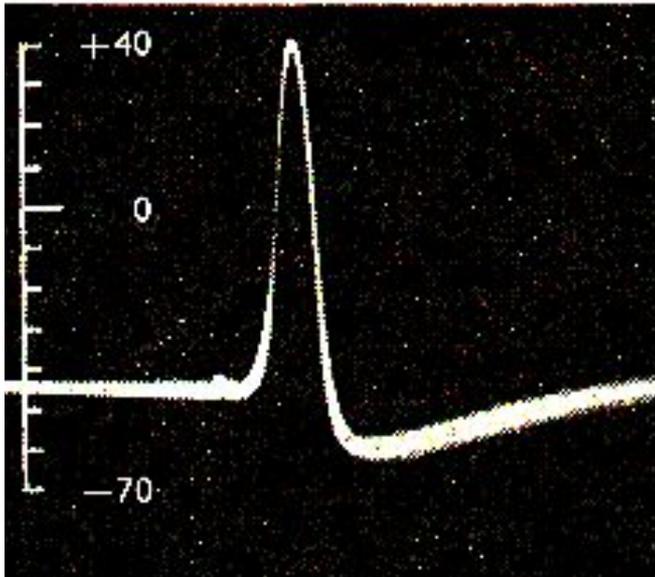
## Физиология нейронов:

- Электрические характеристики нейронов
- Элементы теории объемного проводника
- Генез внеклеточных потенциалов (суммарной электрической активности мозга)

# Практическая часть

## Лабораторные работы:

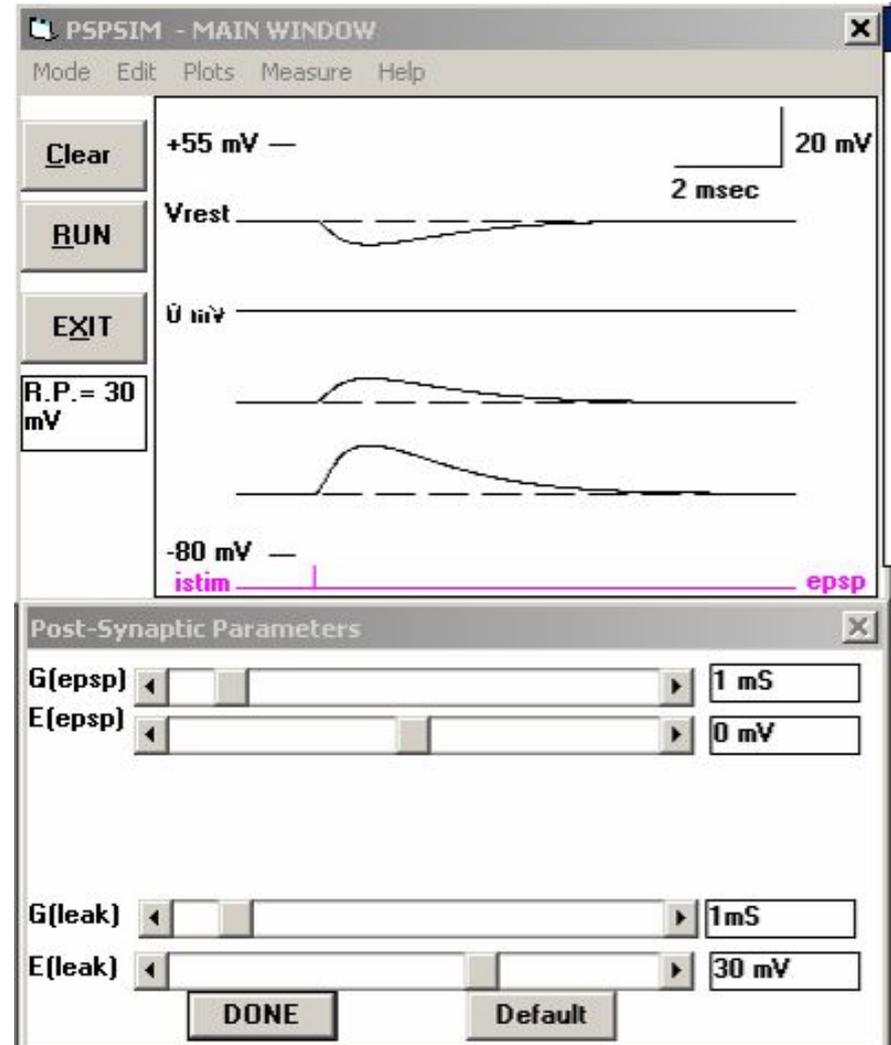
### 1. Потенциал действия (компьютерная симуляция)



# Практическая часть

## Лабораторные работы:

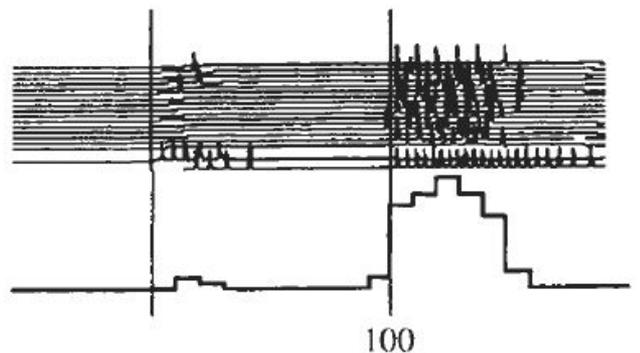
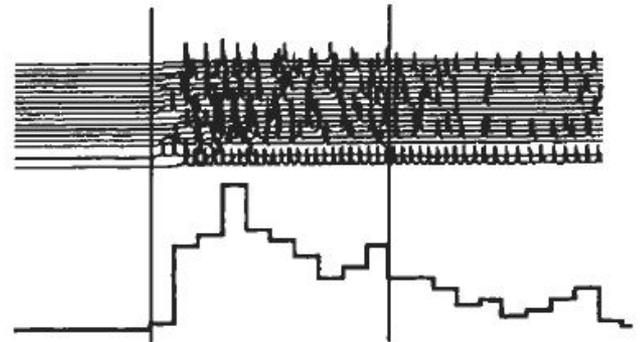
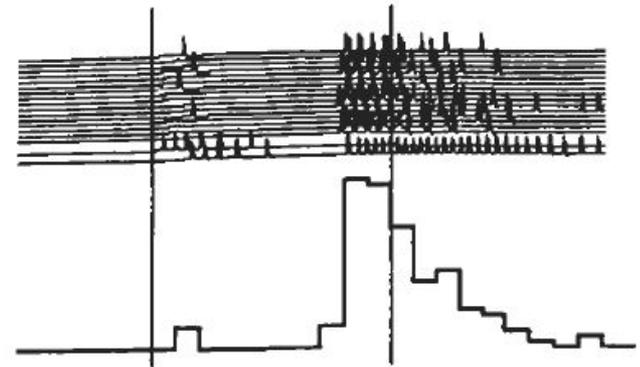
### 2. Постсинаптические потенциалы (компьютерная симуляция)



# Практическая часть

## Лабораторные работы:

3. Влияние разных синаптических входов на характер активности нейрона (компьютерная симуляция)



100

*Neuroscience and Behavioral Physiology, Vol. 35, No. 5, 2005*

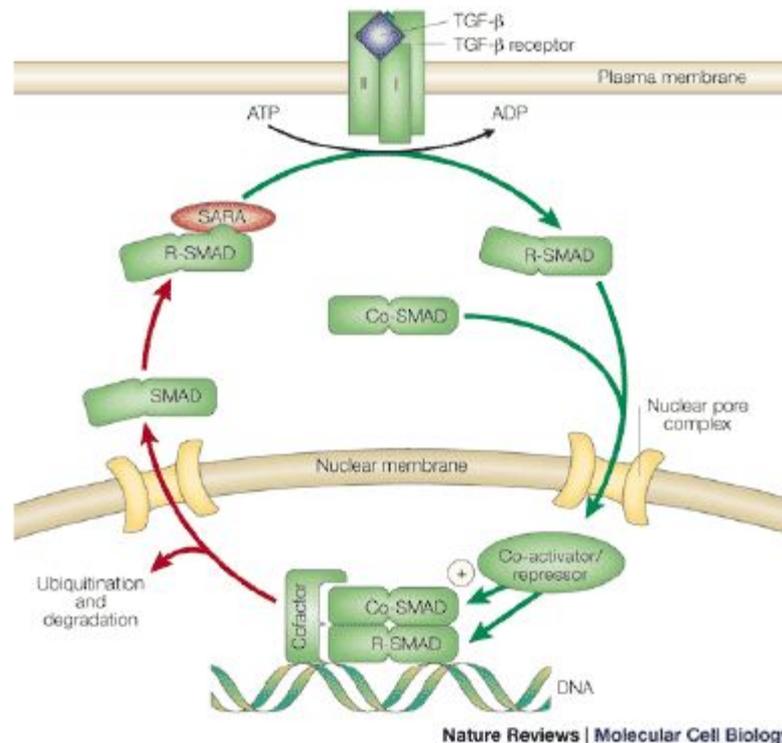
**The Appearance of Long-Latency Responses to a Conditioned Signal in the Cortex Is Explained by Strengthening of Collateral Connections Between Pyramidal Neurons**

V. I. Maiorov

UDC 612.821.3+612.822.3+612.76

# Особенности строения и функций нейронов

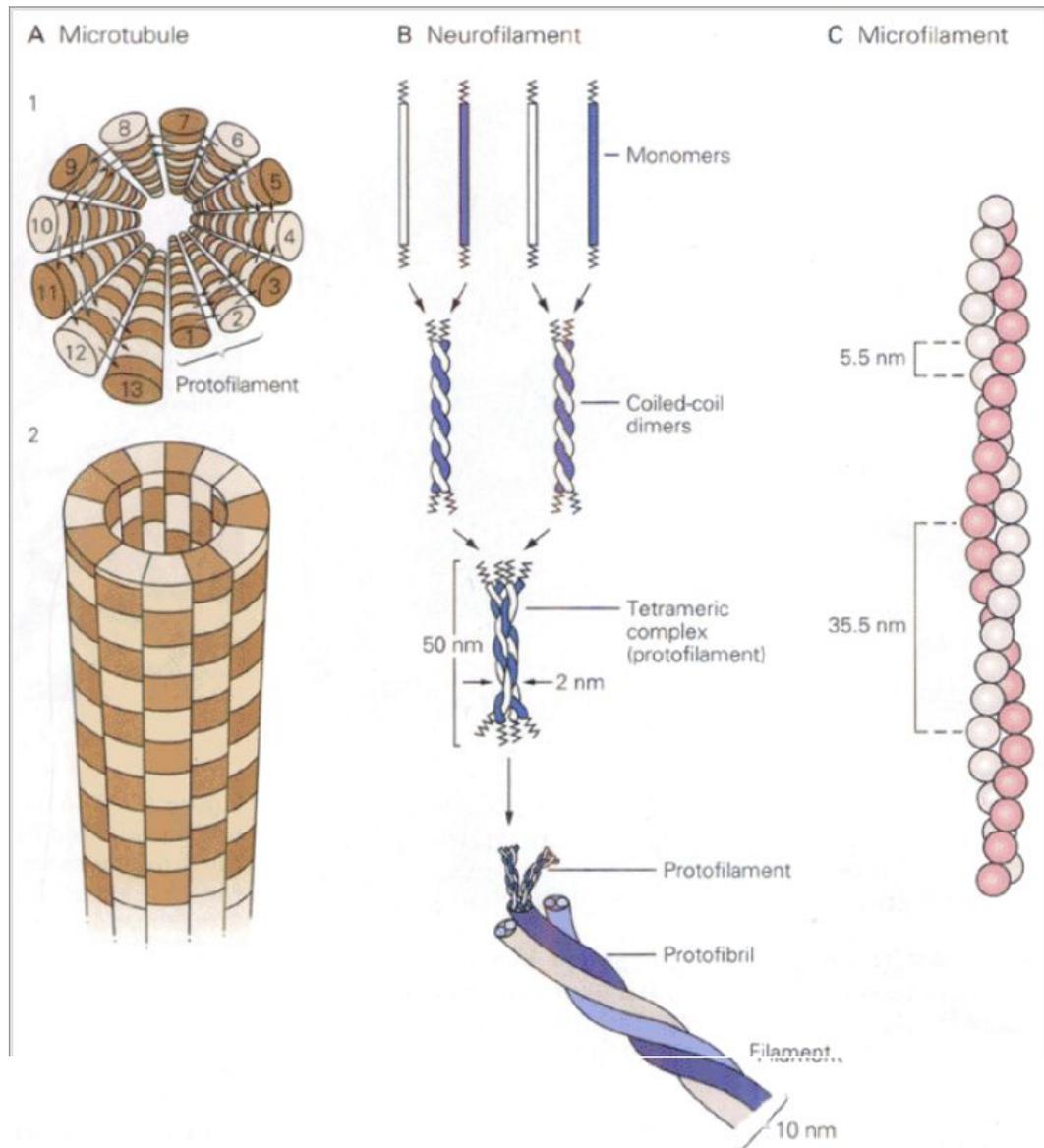
Из-за **высокого уровня метаболизма** в различных клеточных доменах нейронов (дендритах, аксоне, внутриклеточных органеллах, многообразных транспортных системах) поддерживается интенсивный белковый синтез, что обеспечивается постоянной **транскрипцией многих генов**.



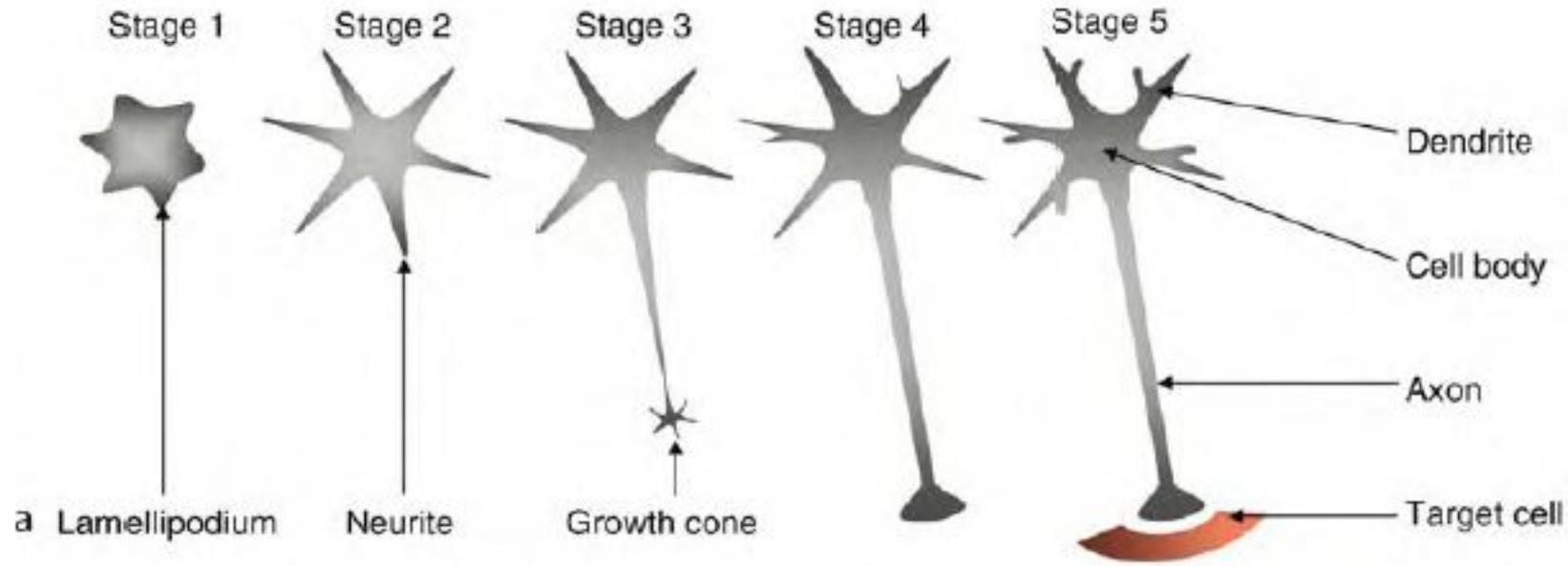
# Особенности строения и функций нейронов

- Нейроны, а также другие клетки в нервной системе (например, олигодендроциты) отличаются спецификой компонентов **цитоскелета**.
- Цитоскелет включает
  - **микротрубочки** (20-30 нм в диаметре),
  - **микрофиламенты** (4-6 нм) и
  - **нейрофиламенты**, или промежуточные филаменты (8-12 нм).
- Эти компоненты составляют основу клеточной **морфологии** и **пластичности** в нервной ткани. Каждый тип элементов цитоскелета выполняет уникальную функцию, специфическую только для клеток нервной системы.

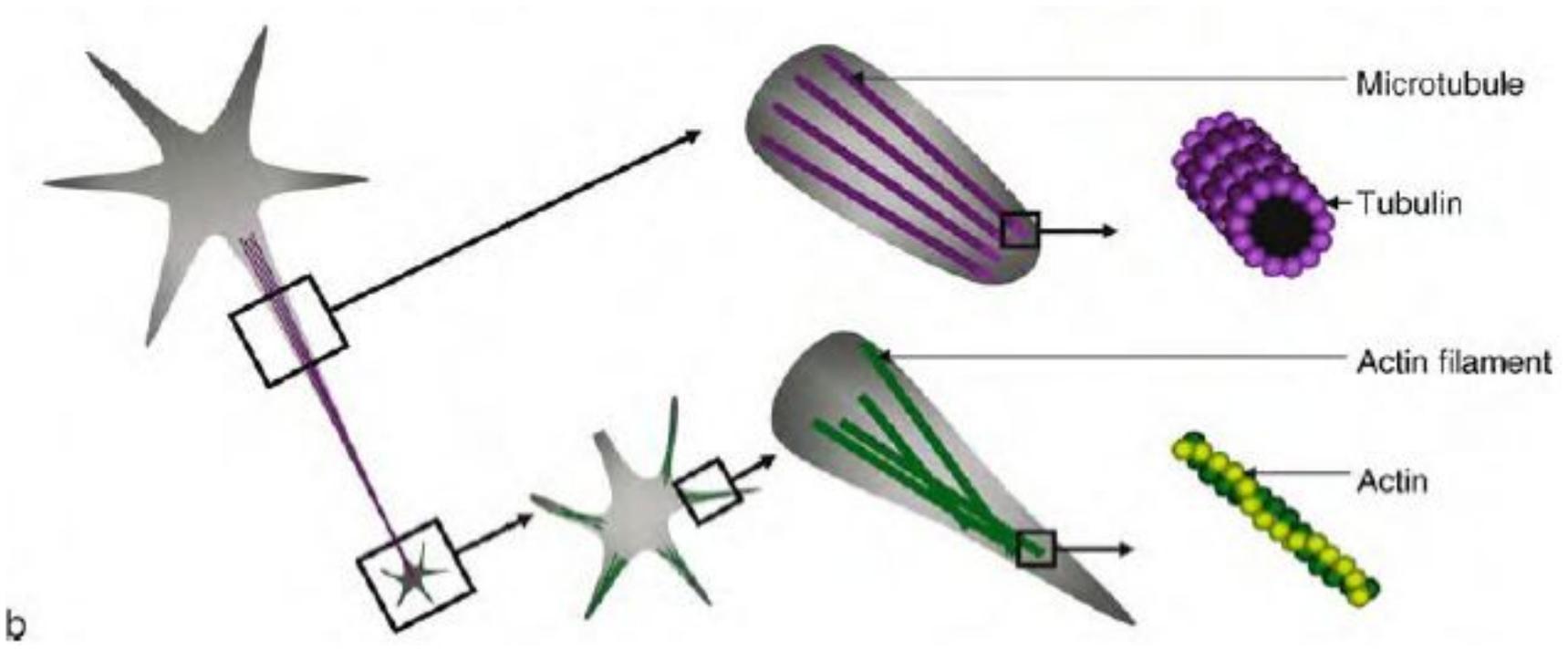
# Элементы цитоскелета клеток нервной ткани



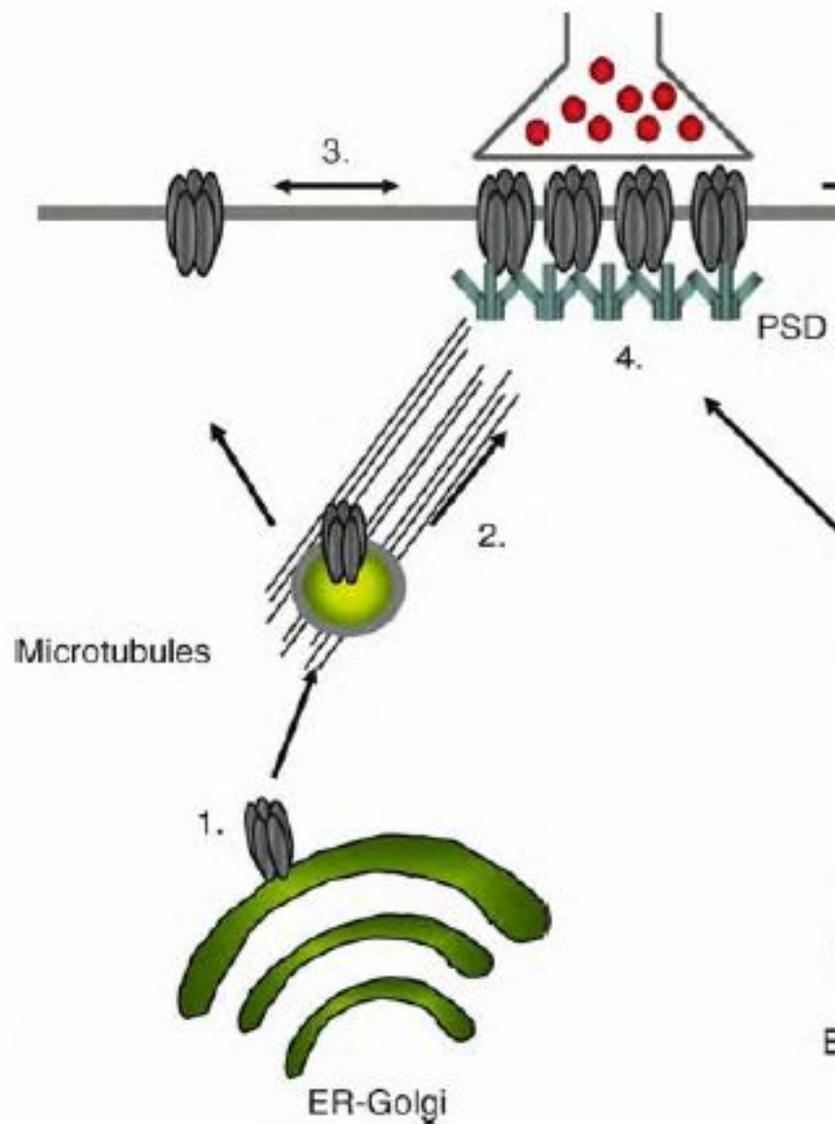
# Роль цитоскелета в нейронной поляризации



# Роль цитоскелета в нейронной поляризации



# Микротрубочки в транспорте мембранных рецепторов

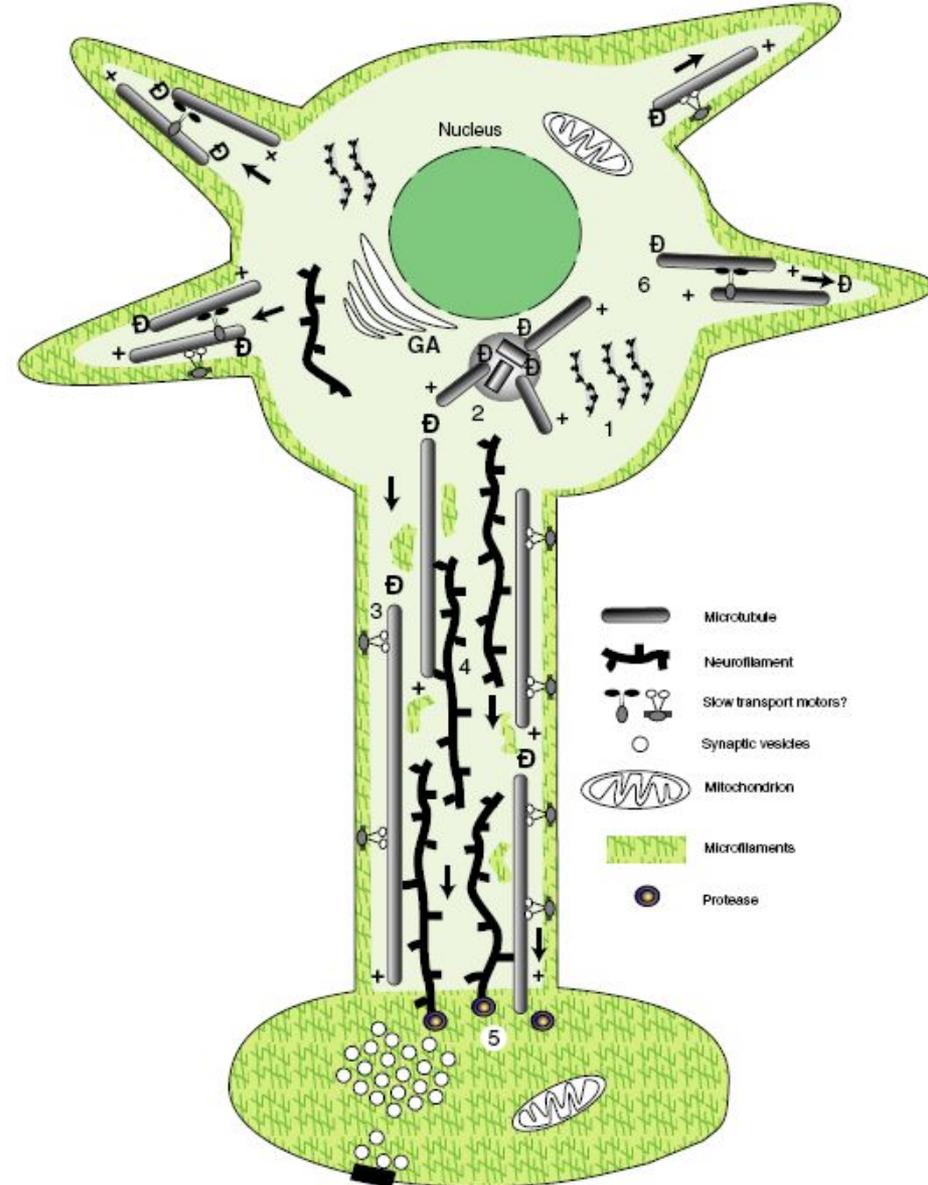


## Особенности строения и функций нейронов

- Отличительным свойством нейронов, имеющих такие длинные отростки, как аксоны и дендриты, являются механизмы внутриклеточного транспорта.
- Цитоплазматические белки синтезируются в теле нейронов и транспортируются как элементы цитоскелета или макромолекулярные комплексы в результате работы **медленного аксонального транспорта**, направленного к периферии нейронов – в направлении отростков. Медленный аксональный транспорт включает только **однаправленный антероградный транспортный компонент**.

# Медленный аксональный транспорт

Цитоплазматические белки синтезируются в теле нейронов и транспортируются как элементы цитоскелета или макромолекулярные комплексы



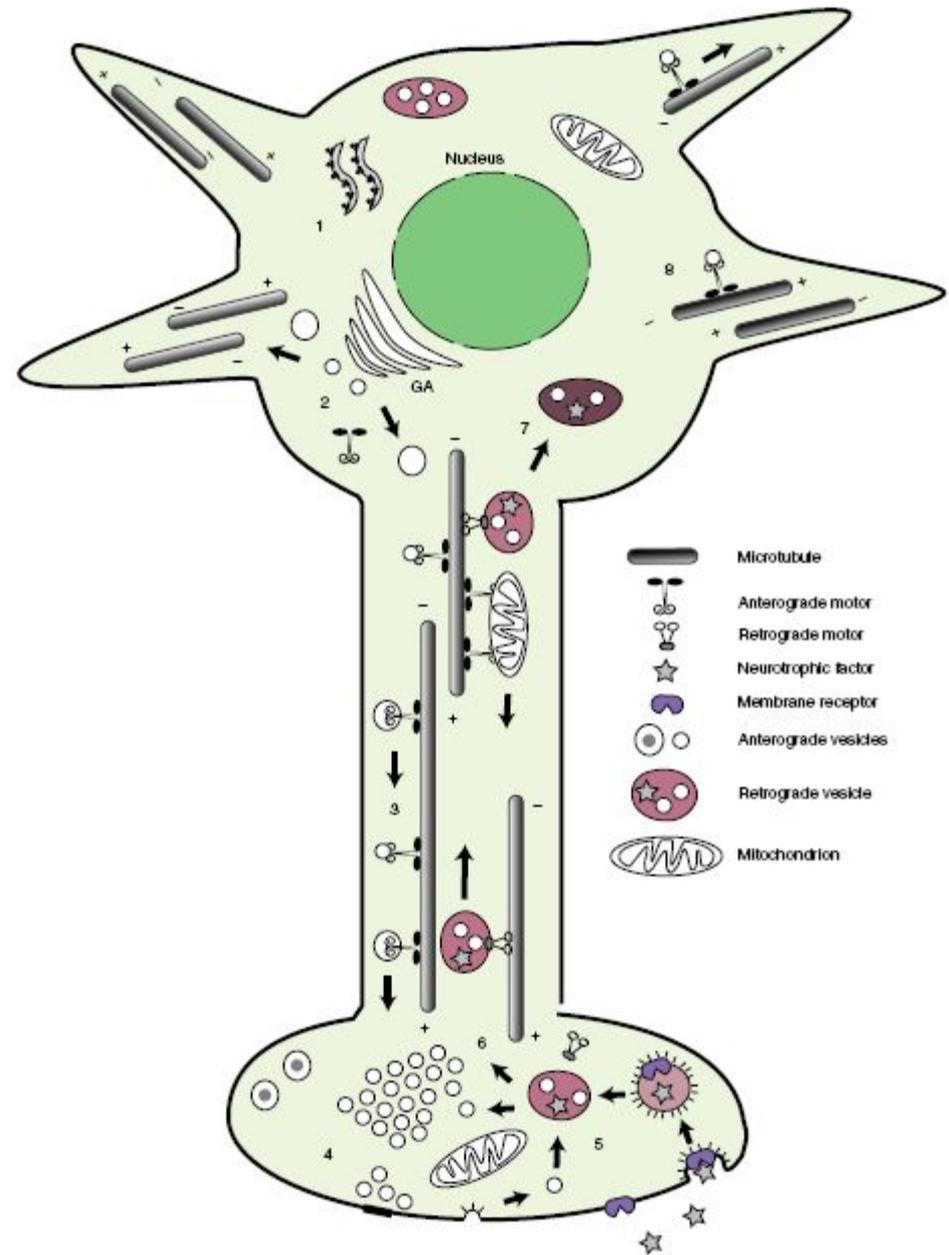
## Особенности строения и функций нейронов

- **Быстрый аксональный транспорт** работает в двух направлениях. Посредством быстрого аксонного транспорта (**антероградный транспорт**) из перикариона в аксоны и дендриты доставляются митохондрии, ассоциированные с мембранами белки, белки синаптических везикул, нейромедиаторы и нейроактивные пептиды.
- Некоторые мембранные органеллы транспортируются обратно из аксонных терминалей в перикарион **механизмом ретроградного транспорта**.
- Кроме того, посредством **ретроградного транспорта** в тело нейронов доставляется внеклеточный материал, например, нейротрофины и вирусные частицы, проникающие в нервную систему.

## Быстрый аксональный транспорт

Из перикариона в аксоны и дендриты доставляются митохондрии, ассоциированные с мембранами белки, белки синаптических везикул, нейромедиаторы и нейроактивные пептиды.

Некоторые мембранные органеллы транспортируются обратно из аксонных терминалей в перикарион.



## Молекулярные моторы (кинезины, динеины)

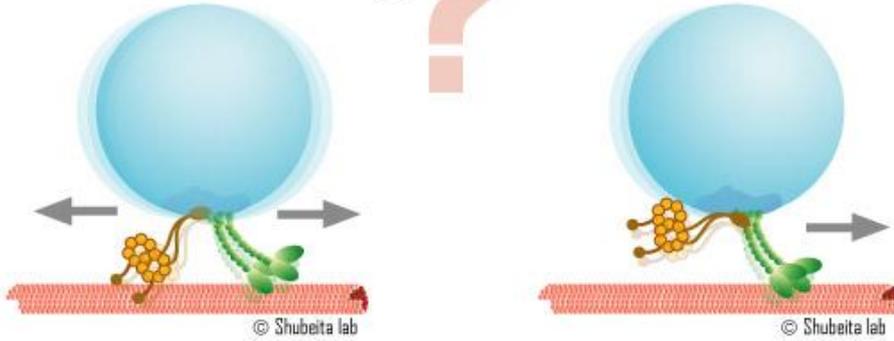
<http://chaos.utexas.edu/people/faculty/george-t-shubeita/motor-regulation>



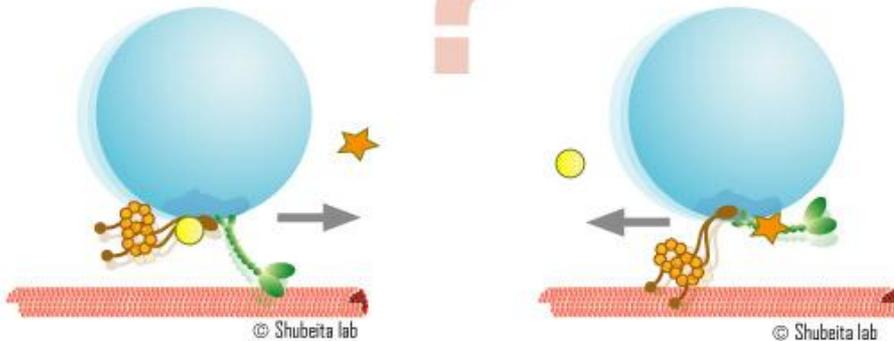
High resolution DIC microscopy time-lapse sequence showing lipid droplets in a *Drosophila* embryo transported by molecular motors in a bidirectional fashion. (the moving lipid droplets are ~ 500 nm in diameter)

# Models for opposite-polarity motor coordination

tug-of-war



coordination by regulatory proteins

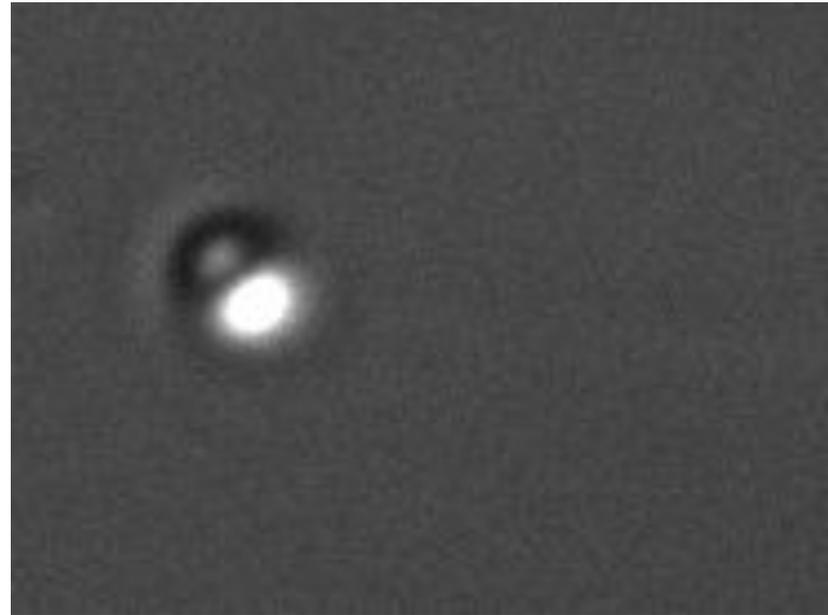


  
dynein

  
kinesin

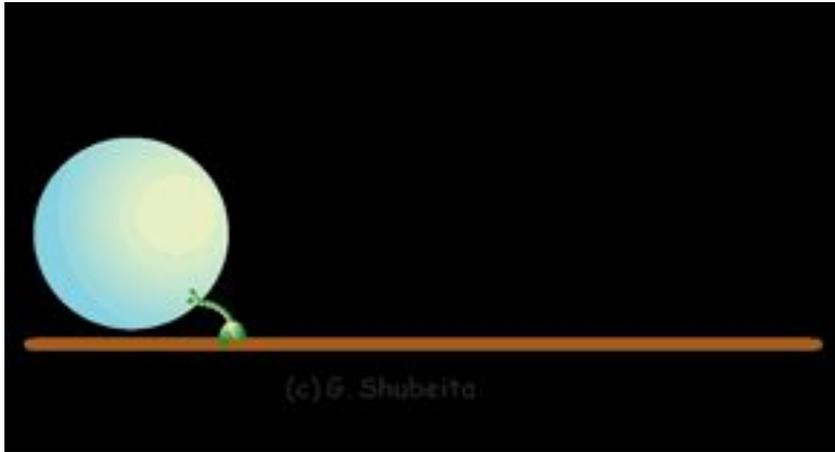
  
regulators

Молекулярные моторы  
(кинезины, динеины)

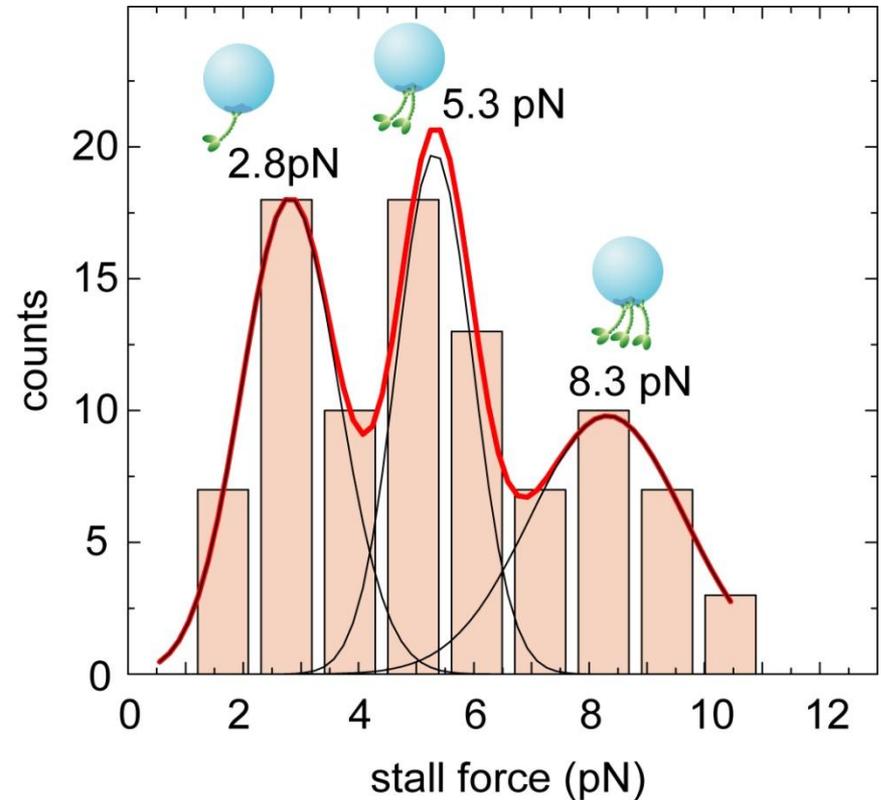


# Молекулярные моторы (кинезины, динеины)

<http://chaos.utexas.edu/people/faculty/george-t-shubeita/motor-regulation>



An optical trap (tweezers) is a focused laser beam that captures the lipid droplets. Motors pulling a droplet out of the trap center experience an ever-increasing backwards force that eventually stalls the motors. The maximum distance the motors were able to pull the droplet is proportional to the motors' stall force.

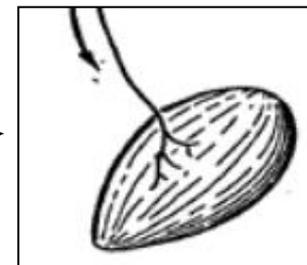
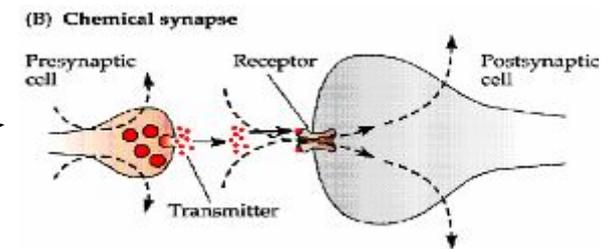
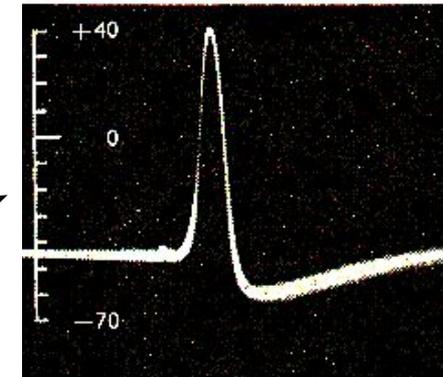
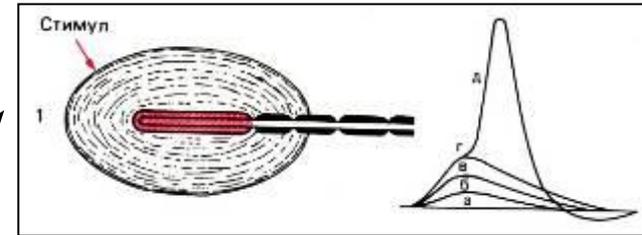


A histogram of stall forces for plus-end directed lipid droplets shows peaks at commensurate values of force. The three peaks are due to lipid droplets hauled by 1, 2 and 3 motors respectively. Measuring the force enables us to count the number of motors pulling a cargo as it moves along the microtubule.

**Электрические процессы** лежат в основе передачи информации в центральной нервной системе (ЦНС).

**Электрические процессы обеспечивают:**

- генерацию **первичной информации** на уровне рецепторов (экстеро-, интеро-, проприорецепторов);
- **передачу информации на расстояние** – нервные волокна выступают в роли проводящих «кабелей»;
- **передачу информации между нейронами** через синапсы;
- **выходные (эффекторные) реакции** – сокращение различных мышц и работу желез.

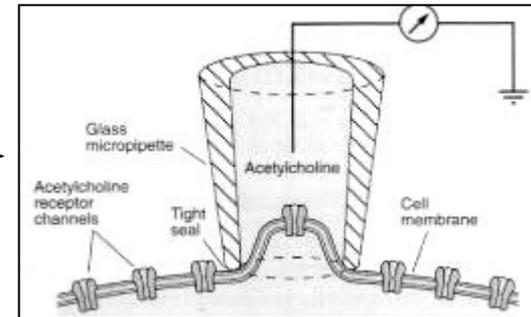


Информация может передаваться также и другими способами:

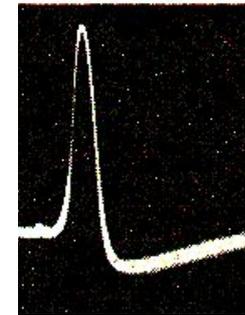
- в результате активации **внутриклеточных каскадов** с участием **G-белков, вторичных посредников etc.**;
- **сигнализация в ядро** и последующая **активация генома**;
- **гормоны, некоторые нейромедиаторы** (например, адреналин) и **нейропептиды** действуют через кровь.

# Электрические процессы в НС изучаются на нескольких уровнях:

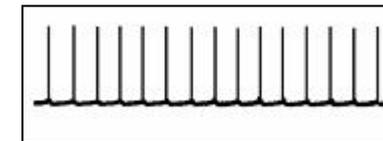
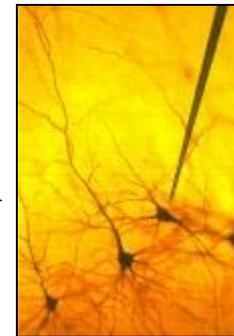
- активность отдельных **ионных каналов**;



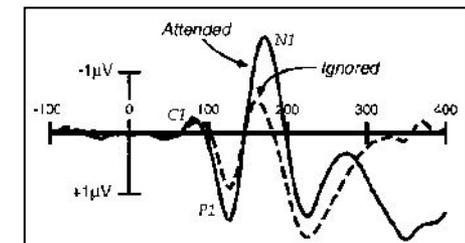
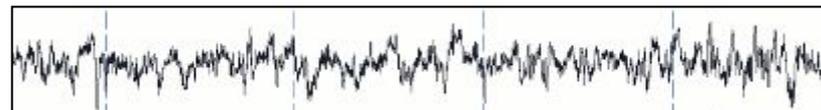
- активность **мембран нейронов** (внутриклеточная регистрация в НС моллюсков и млекопитающих);



- **внеклеточные потенциалы** (регистрирующий электрод находится вблизи нейрона);

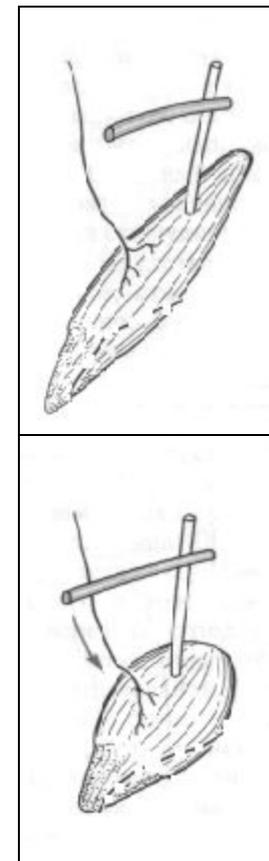
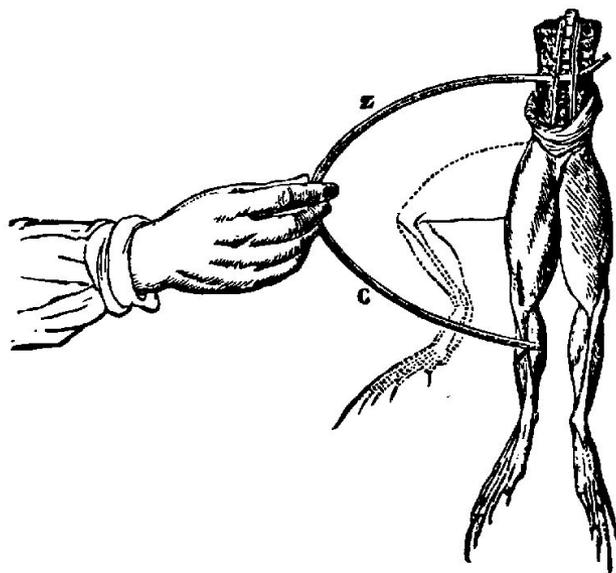


- **суммарные электрические процессы** – ЭЭГ, ЭОГ, ЭМГ, ствольные потенциалы.



# История открытия «животного электричества»

В конце 1791 г. **Л. Гальвани** обнаружил, что если к **нервно-мышечному препарату лягушки** приложить две соединенные между собой пластинки из разнородных металлов, то мышца сокращается. Л. Гальвани объяснял это явление протеканием **«животного электричества»**, которое, по его мнению, зарождалось в нервах и запасалось в мышцах.

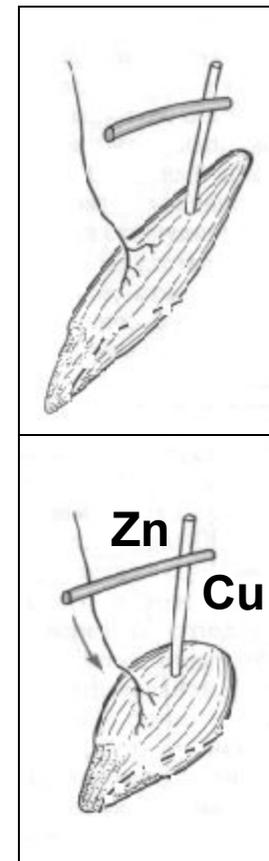
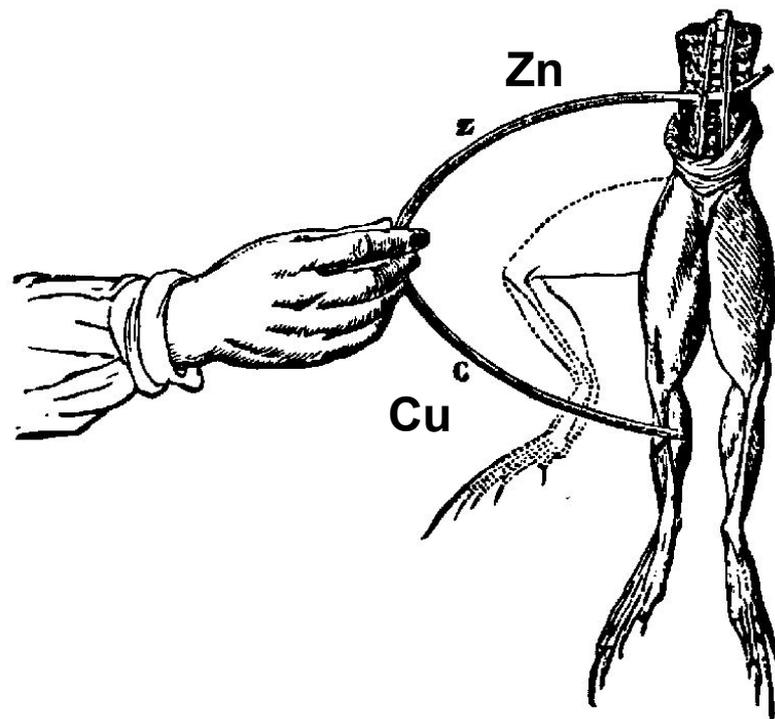


# История открытия «животного электричества»

В 1792 г. **А. Вольта**

**Л. Гальвани**

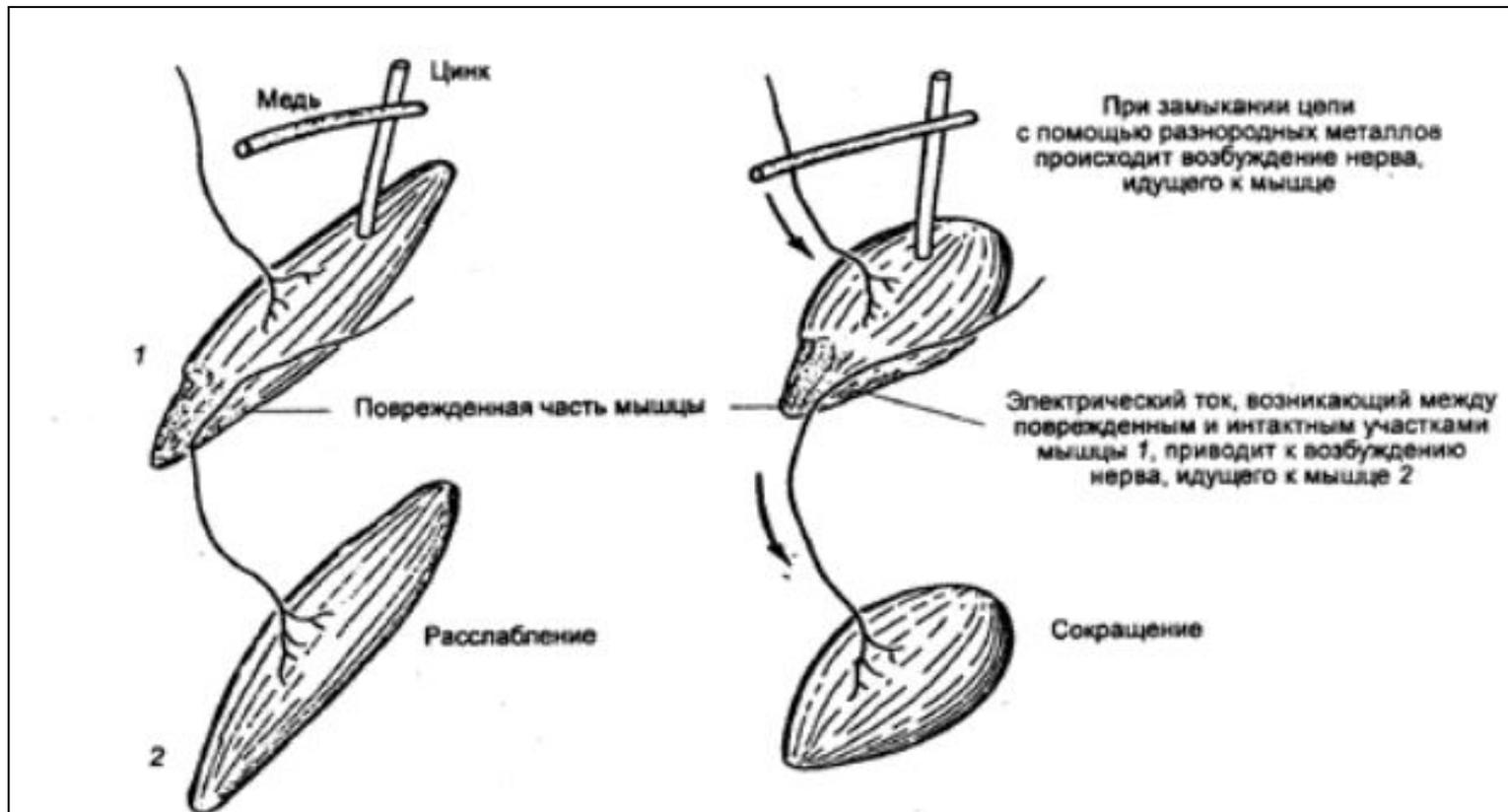
предположение, что **ток** и высказал  
возникал не в живых тканях, а в месте контакта **разно-**  
**род-**  
**ных металлов**  
с **такими** жидкостями, представляющими  
собой **солевые растворы**.



# История открытия «животного электричества» (продолжение)

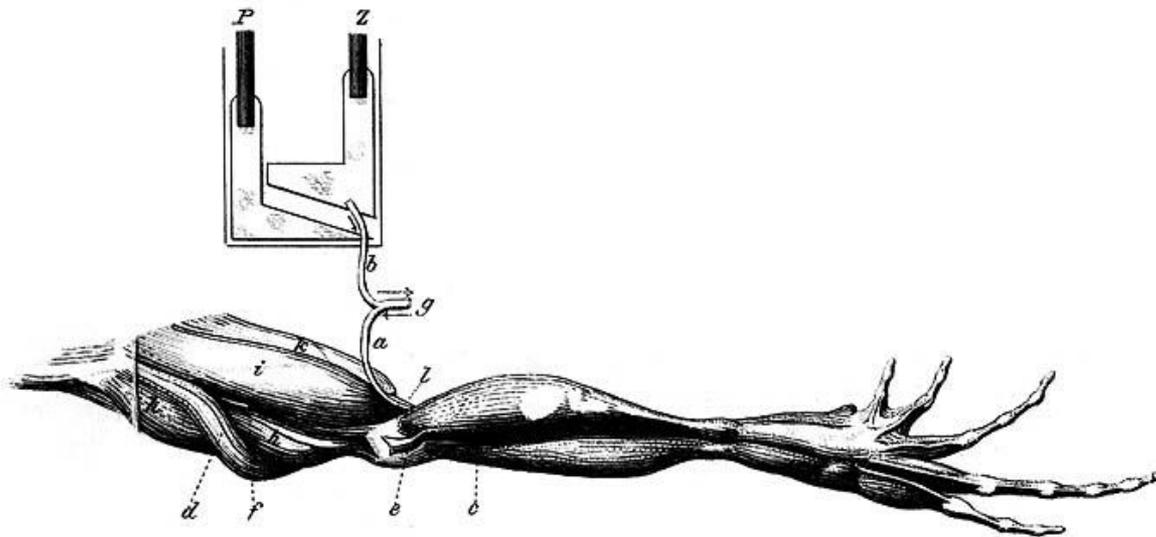
Впоследствии **Л. Гальвани** поставил опыт, в котором **сокращение мышцы** возникало при набрасывании на нее перерезанного конца иннервирующего ее **нерва**.

В 1840 г. **К. Маттеуччи** повторил эти опыты таким образом, что один **нервно-мышечный препарат** возбуждался током, возникающим при сокращении мышцы другого препарата.



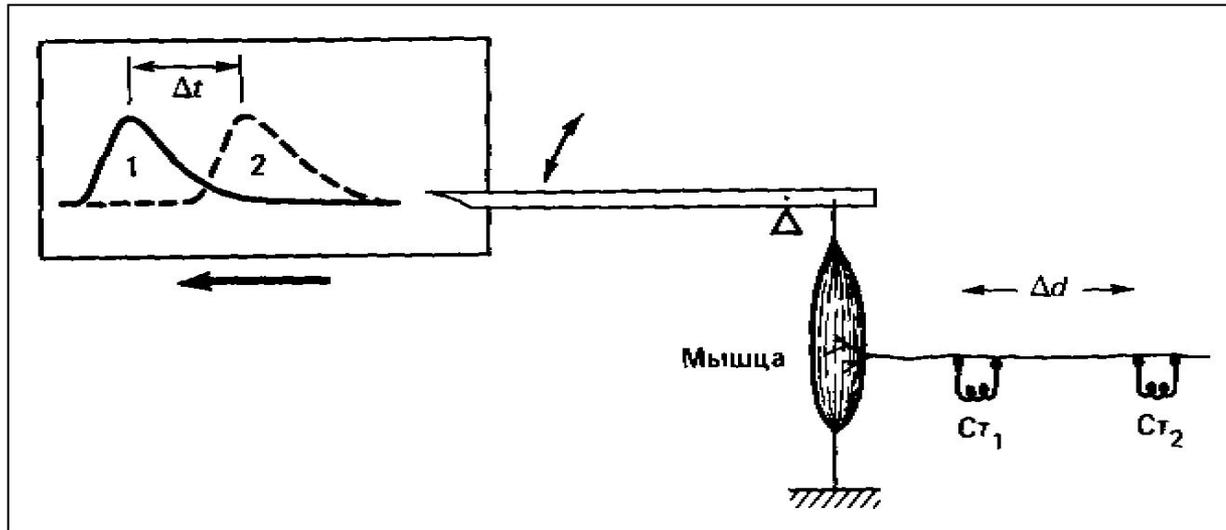
# История открытия «животного электричества» (продолжение)

В середине XIX века **Е. дю Буа-Реймонд** (*Emil du Bois-Reymond*) с помощью гальванометра впервые измерил токи повреждения на нервно-мышечном препарате.



# История открытия «животного электричества» (продолжение)

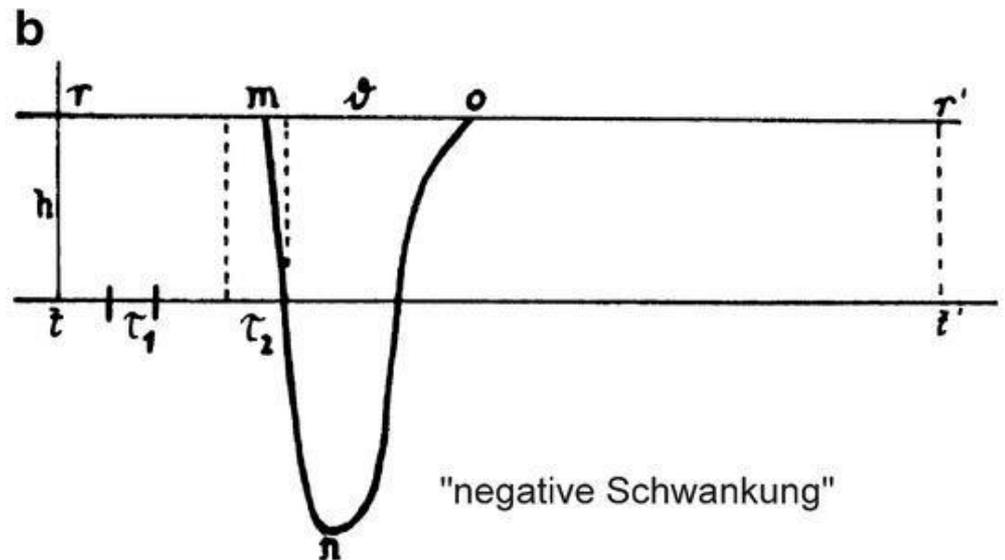
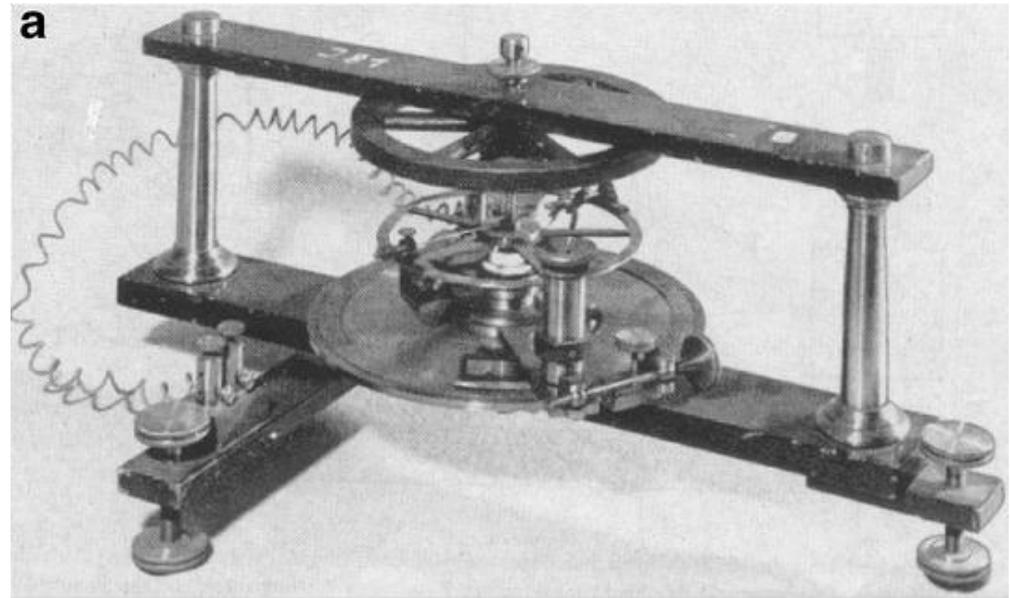
**Г. фон Гельмгольц** (*Hermann Ludwig Ferdinand von Helmholtz*)  
впервые измерил скорость проведения нервного импульса по нерву,  
которая составляла 30 м/с.



# Измерение «животного электричества»



1839-1917



Bernstein J (1868)  
Ueber den zeitlichen Verlauf der negativen  
Schwankung des Nervenstroms.  
Pflügers Arch 1:173–207

## ИСТОРИЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ \*

- 1791— Л. Гальвани (L. Galvani, Италия) в «Трактате о силах электричества при мышечном движении» доказал существование так называемого животного электричества.
- 1822 — Ф. Мажанди (F. Magendie, Франция) доказал раздельное существование чувствительных и двигательных нервов.
- 1840 — К. Маттеучи (K. Matteuci, Италия) получил первое доказательство электрической природы нервного импульса. В 1845 г. он применил нервно—мышечный препарат в качестве чувствительного биологического индикатора существования токов в других сокращающихся мышцах.
- 1848 — Э. Дюбуа—Реймон (E. Dubois—Reymond, Германия) разработал методы раздражения ткани (индукционная катушка) и регистрации ответов (гальванометр), доказал существование потенциала покоя и потенциала действия.
- 1850 — Г. фон Гельмгольц (H. von Helmholtz, Германия) измерил скорость распространения нервного импульса по нерву лягушки, а в 1867—1871 гг. вместе с русским ученым Н. Бакстом произвел это измерение у человека.

\* Хронология заимствована из учебника «Начала физиологии» под ред А.Д. Ноздрачева

# ИСТОРИЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ

- 1851 — Э. Пфлюгер (E. Pflüger, Германия) показал, что усиление раздражения рецепторов вызывает изменение рефлекторных ответов — иррадиацию возбуждения в нервных центрах.
- 1856 — Р. Вирхов (R. Virchow, Германия) открыл существование нейроглии.
- 1859 — Э. Пфлюгер открыл закономерности действия постоянного тока на нерв и мышцу, что положило начало учению о физиологическом электротоне.
- 1862 — И.М. Сеченов (Россия) открыл явление центрального торможения.
- 1865 — О. Дейтерс (O. Deiters, Германия) описал дендриты и аксоны нервных клеток.
- 1873 — К. Гольджи (C. Golgi, Италия) разработал способ окраски и метод приготовления препаратов нервных клеток.
- 1874 — Л. Ранвье (L. Ranvier, Франция) описал красные и белые мышечные волокна и исследовал их функции.
- 1879 — Л. Германн (L. Hermann, Германия) сформулировал теорию альтерации, которая объясняет проведение нервного импульса и изменения, возникающие во всей аксоплазме и особенно в ее белковых структурах.

## ИСТОРИЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ

- 1883 — Н.Е. Введенский (Россия) доказал колебательную природу возбуждения в нерве. В 1884 г. с помощью телефонного аппарата прослушал возбуждение в нерве. Ввел понятие лабильности возбудимой ткани.
- 1883 — Б.Ф. Вериго (Россия) установил закономерность изменения возбудимости при длительном действии постоянного тока (катода) на возбудимую ткань (катодическая депрессия Вериго).
- 1890 — С. Рамон-и-Кахаль (S. Ramon-y-Cajal, Испания) и А. Ван—Гехухтен (A. Van Gehuchten, Бельгия) разработали представление о работе нейрона — «закон динамической поляризации».
- 1891 — Г. Вальдейер (H. Waldeyer, Германия) подтвердил применимость клеточной теории к нервной системе, предложил назвать нервную клетку «нейрон».
- 1895 — А.Ф. Самойлов (Россия) экспериментально доказал гуморальную природу центрального торможения.
- 1896 — В.Ю. Чаговец (Россия) предложил первую ионную теорию биоэлектрических явлений. Экспериментально обосновал теорию раздражающего действия электрического тока.

## ИСТОРИЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ

- 1897 — Ч. Шеррингтон (Ch. Sherrington, Великобритания) сформулировал представление о синапсах и определил их значение в механизмах нервно—мышечной передачи.
- 1901 — 1906 — Дж. Горвег (J. Hoogweg, Голландия), Г. Вейсс (G. Weiss, Германия), Л. Лапик (L. Lapicque, Франция) доказали зависимость пороговой силы раздражителя от его длительности.
- 1901 — Н.Е. Введенский в монографии «Возбуждение, торможение и наркоз» развил представления о единстве природы процессов торможения и возбуждения, изложил суть учения о парабיוзе.
- 1906 — К. Гольджи и С. Рамон-и-Кахаль — Нобелевская премия за работы по изучению нервной системы.
- 1910 — А. Коссель (A. Kossel, Германия) — Нобелевская премия за исследования роли белков и нуклеиновых кислот в жизнедеятельности клетки. Установил, что хромосомы состоят из нуклеиновых кислот и белков (гистонов). Предположил, что химической основой передачи наследственной информации может быть структура белка. Открыл несколько аминокислот.

# ИСТОРИЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ

- 1910—1930 — Ч. Шеррингтон (Ch. Sherrington, Великобритания) вскрыл механизм координационных отношений в нервной системе и механизм реципрокного торможения, ввел понятие «рецептивное поле», принцип общего конечного пути, разработал принцип конвергенции и дивергенции в строении нервных центров.
- 1921 — О. Леви (O. Loewi, Австрия) установил химическую природу передачи возбуждения через синапсы и роль в ней ацетилхолина — Нобелевская премия 1936 г. совместно с Г. Дейлом (H. Dale, Великобритания).
- 1921—1942 — А.А. Ухтомский (СССР) исследовал процессы возбуждения, торможения и механизмы лабильности. Создал учение о доминанте.
- 1922 — Г. Гассер (H. Gasser, США) и Д. Эрлангер (D. Erlanger, США) применили электроннолучевой осциллограф и впервые наблюдали электрические потенциалы действия в периферических нервах. В 1933 г. они же установили закономерность — скорость проведения импульса возбуждения в нервном волокне прямо пропорциональна диаметру его осевого цилиндра. Нобелевская премия 1944 г.

# ИСТОРИЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ

- 1932 — Ч. Шеррингтон и Э. Эдриан (E. Adrian, Великобритания) — Нобелевская премия за открытие роли рецепторов, чувствительных и двигательных нервов, передачи информации в виде электрических импульсов.
- 1933 — А.В. Кибяков (СССР) установил роль адреналина в синаптической передаче.
- 1953 — Дж. Эклс (J. Eccles, Австралия) описал ионные процессы, происходящие при возбуждении концевой пластинки.
- 1963 — Дж. Эклс (J. C. Eccles, Австралия), А. Ходжкин (A. Hodgkin, Великобритания) и А.Хаксли (A. Huxley, Великобритания) — Нобелевская премия за открытие ионных механизмов передачи возбуждения по нервному волокну.

## ИСТОРИЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ

- 1970 — Б. Кац (B. Katz, Великобритания), У. фон Эйлер (U. v. Euler, Швеция) и Дж. Аксельрод (J. Axelrod, США) — Нобелевская премия за открытие роли норадреналина в синаптической передаче.
- 1971 — Э. Сазерленд (E. Sutherland, США) — Нобелевская премия за открытие вторичных посредников, в частности, цАМФ.
- 1991 — Э. Неер и Б. Сакман (E. Neher, B. Sakmann, Германия) — Нобелевская премия за открытие функции отдельных ионных каналов в клетке.
- 1992 — Э. Фишер, и Э. Кребс (E. Fisher, E. Krebs, США) — Нобелевская премия за открытие обратимого фосфорилирования белков как регулярного механизма.
- 1994 — А. Гилман и М. Родбелл (A. Gilman, M. Rodbell, США) — Нобелевская премия за открытие G—белков и их роли в передаче сигналов в клетке.

## ИСТОРИЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ (СТР. 8)

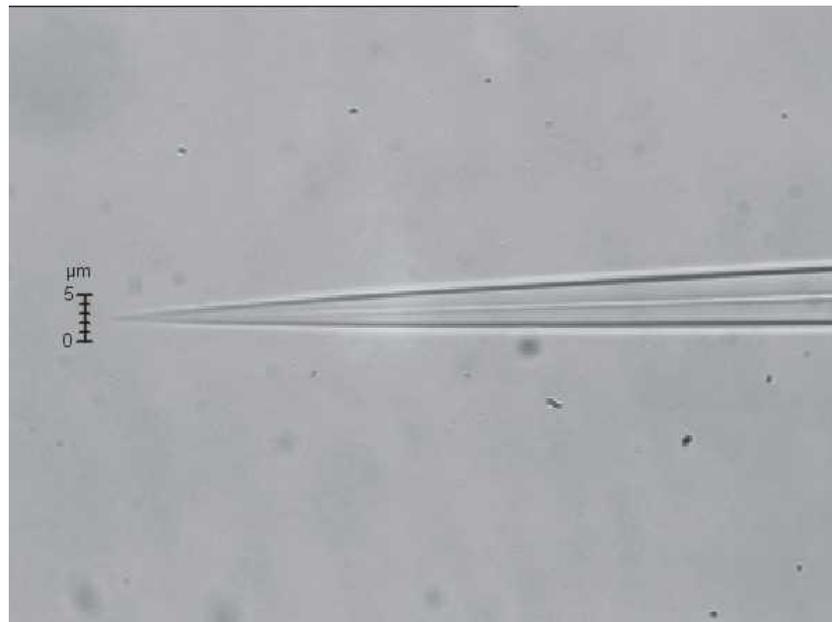
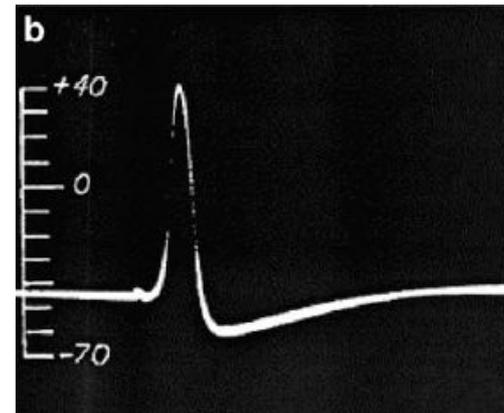
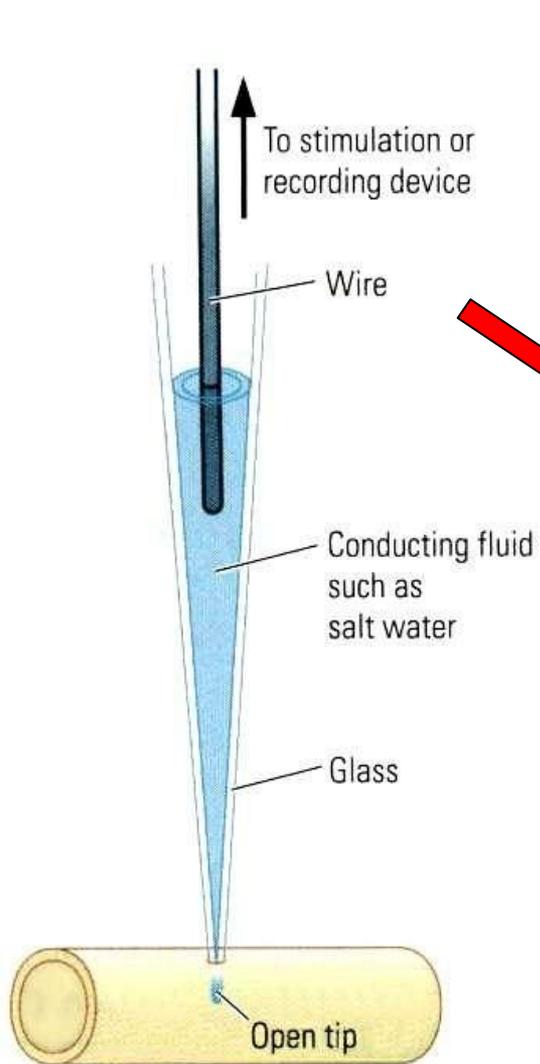
- 2000 — Э. Кэндел (E. Kandel, США), — Нобелевская премия за открытия, касающиеся механизмов пластичности на нейронах моллюсков *Applisia*.  
Пол Грингард (США) - за открытие механизма действия дофамина и других нейромедиаторов  
Арвид Карлссон (Швеция) - за исследование свойств нейромедиатора дофамина и его воздействия на пациентов с болезнью Паркинсона.
- 2004 — Ричард Эксел, Линда Бак (R. Axel, L. Buck, США) - за исследования в области изучения обонятельных рецепторов и организации системы органов обоняния.

\* \* \*

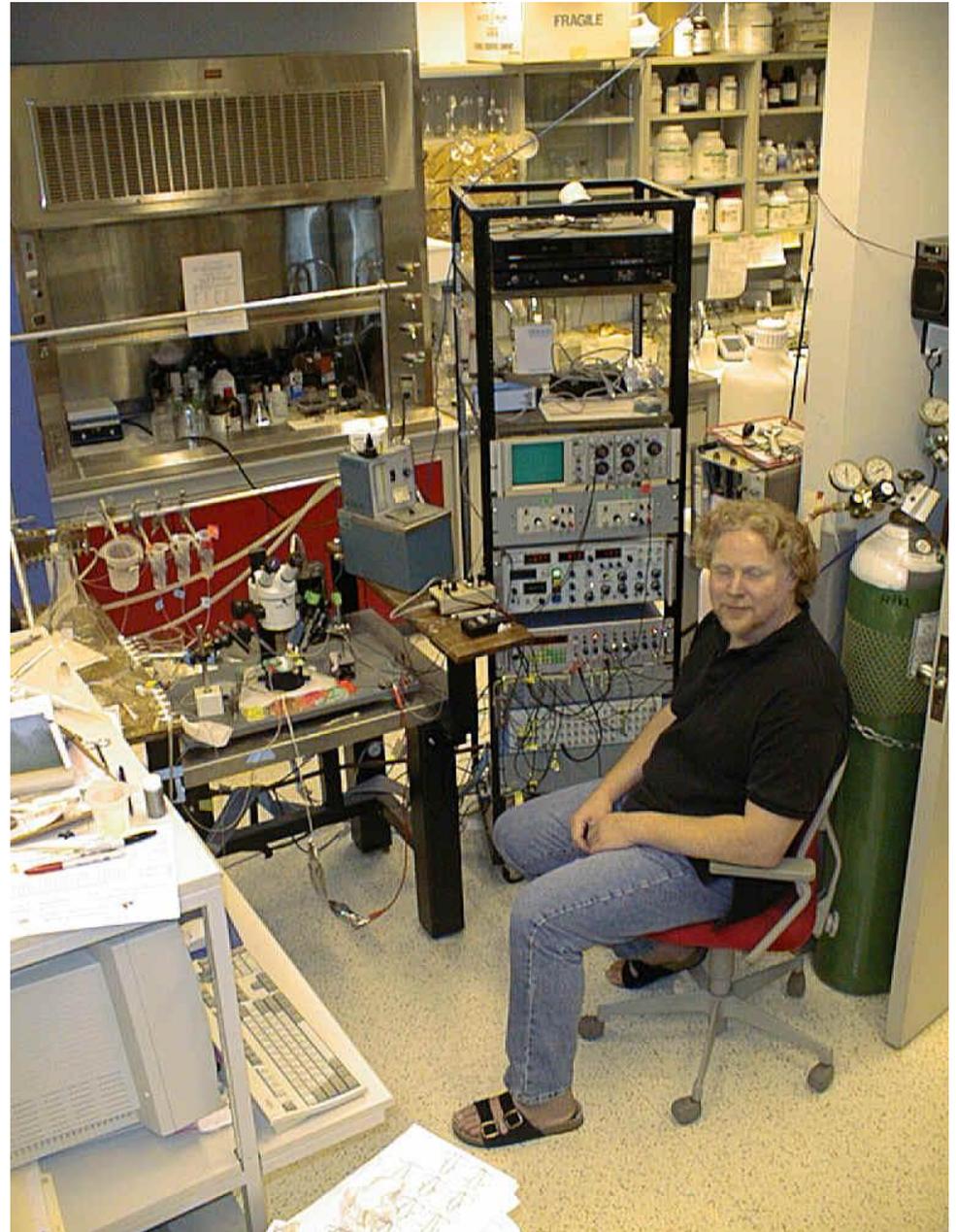
История еще продолжается

# Электрофизиологические методы

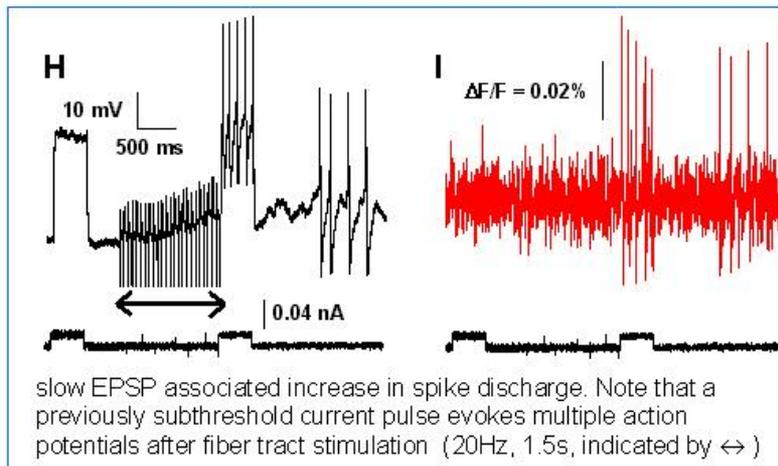
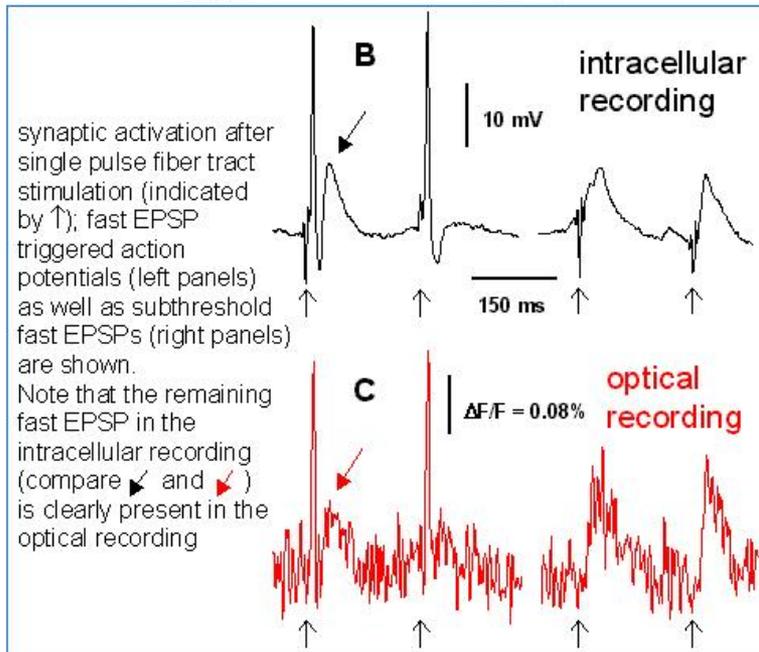
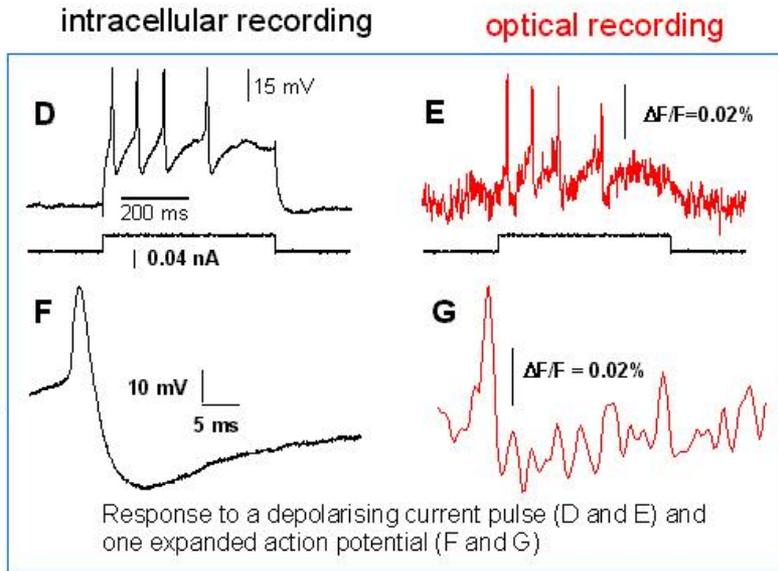
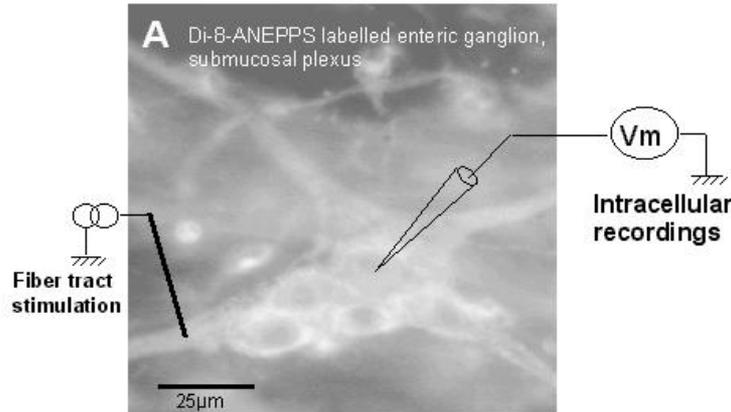
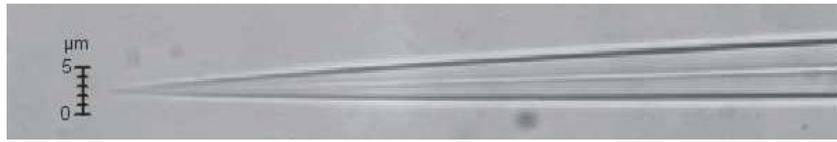
регистрация потенциалов и токов, текущих через мембраны нейронов



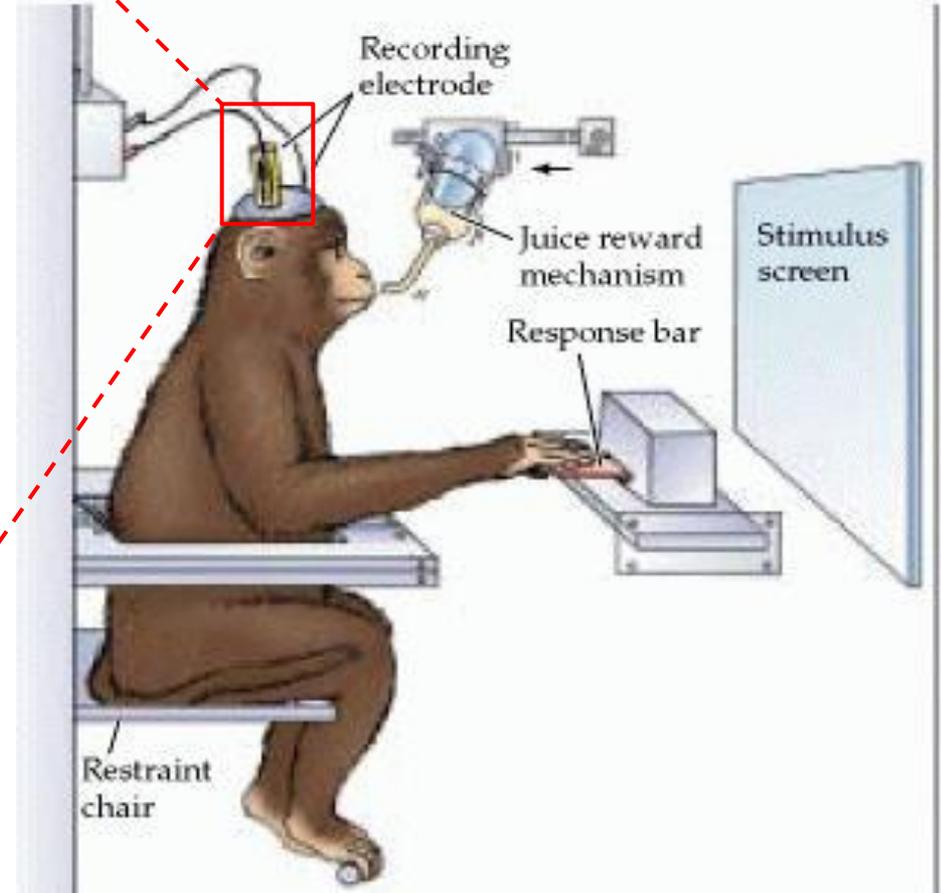
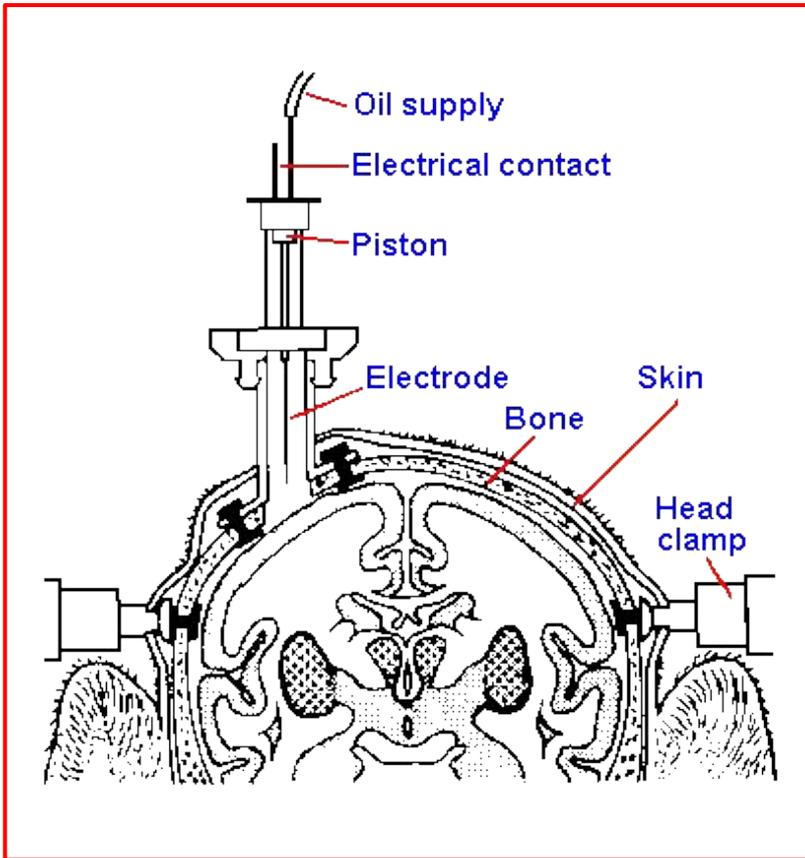
# Установка для регистрации потенциалов и токов



# Внутриклеточная регистрация активности нейронов

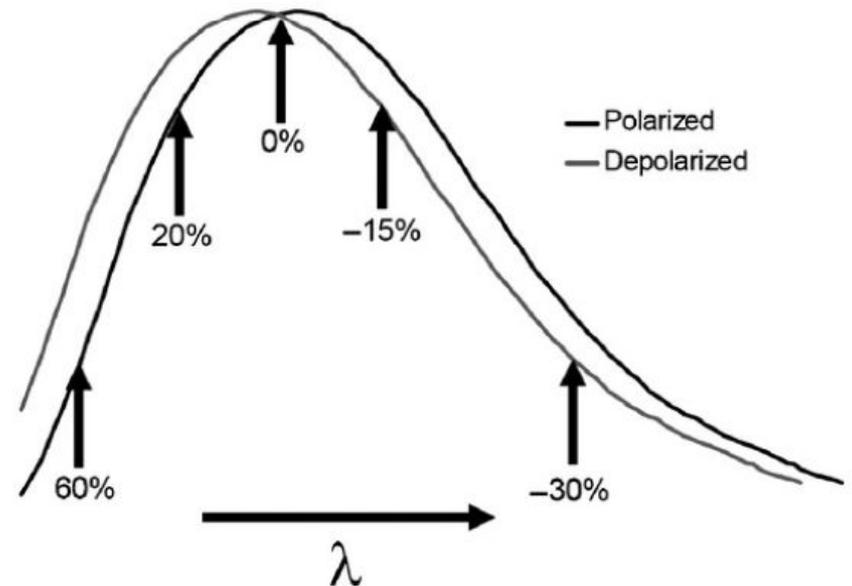
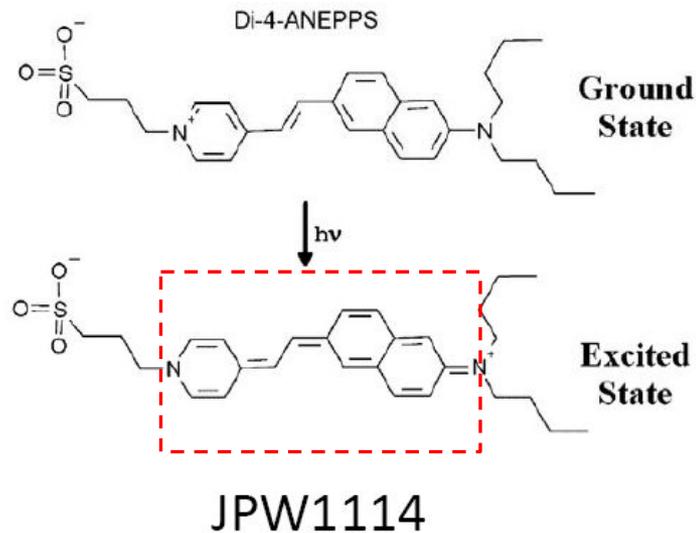
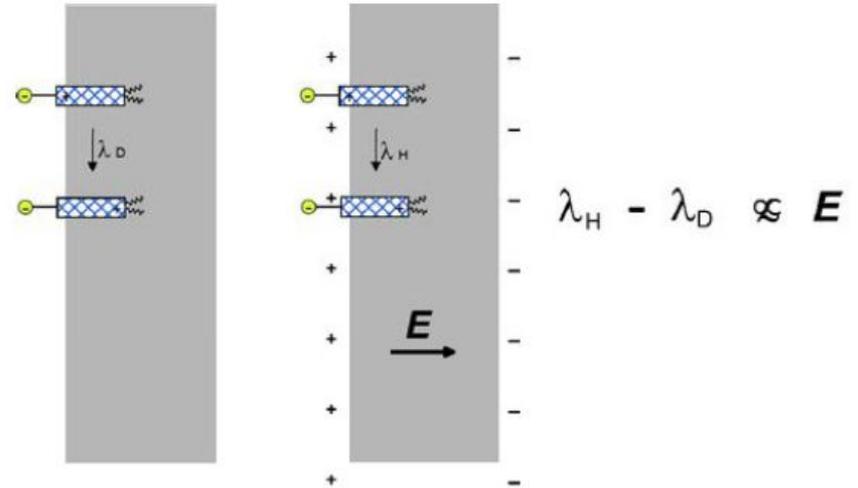
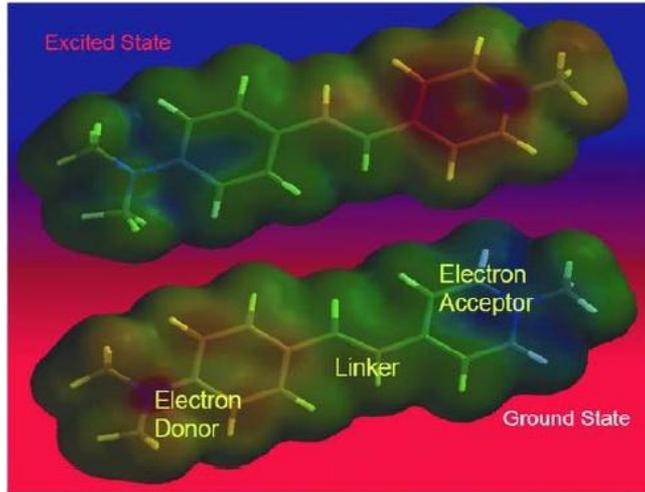


# Регистрация активности нейронов у обезьяны



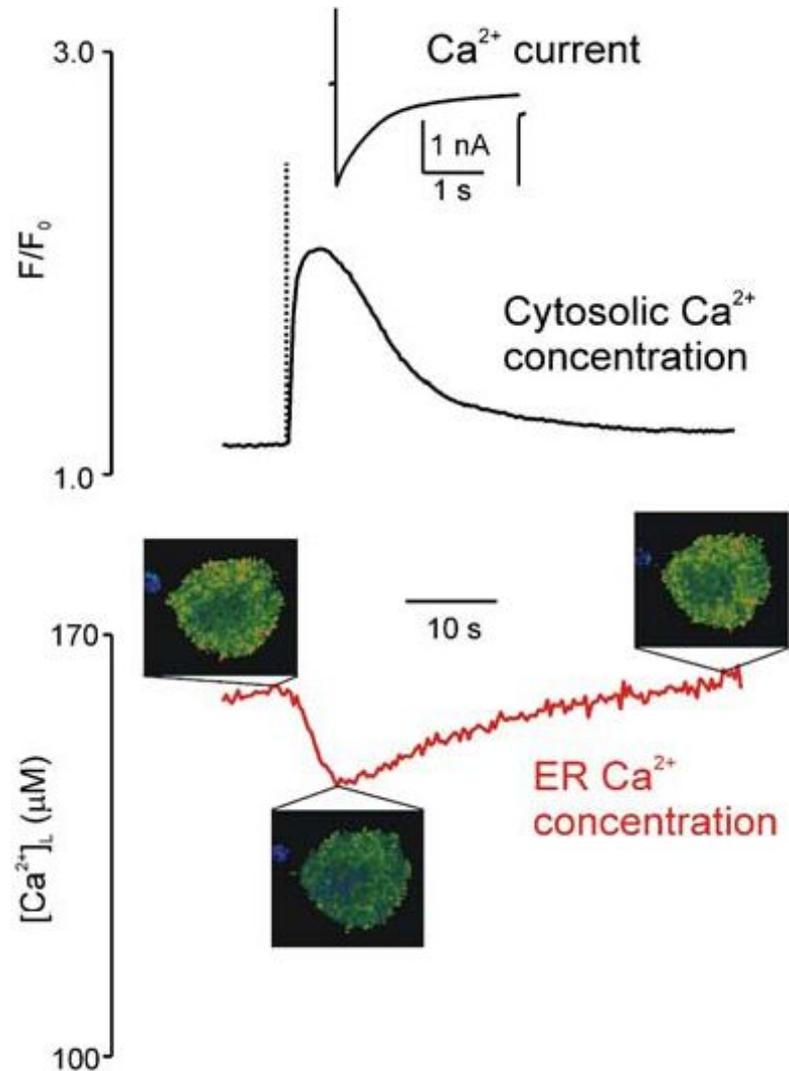
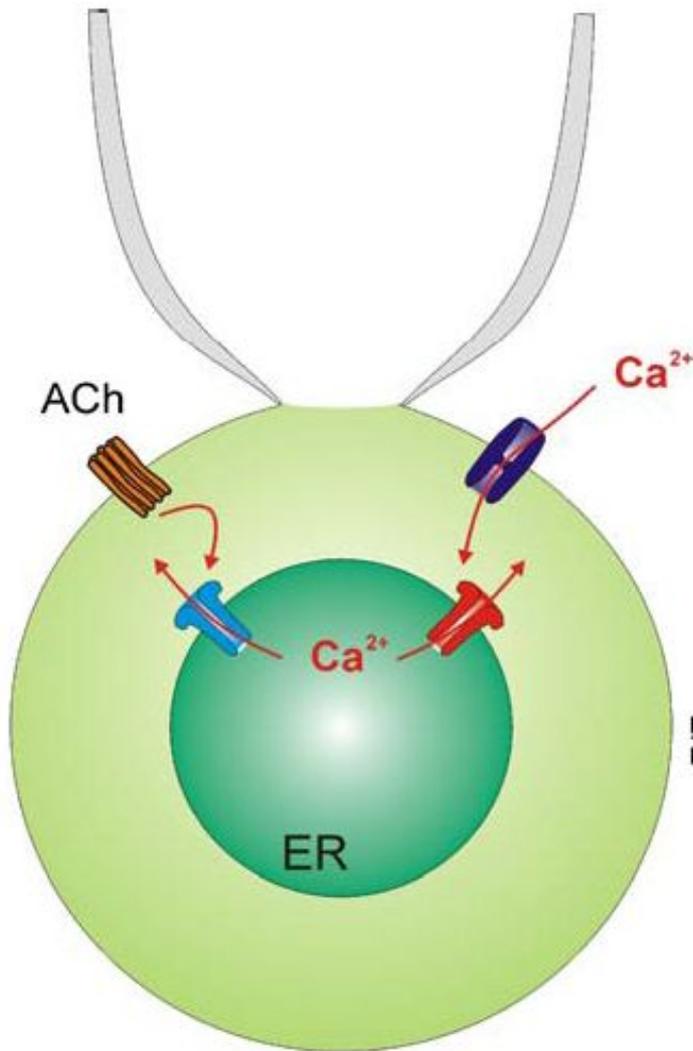
# Электрофизиологические методы

Регистрация изменения потенциала с использованием потенциал-зависимых красителей

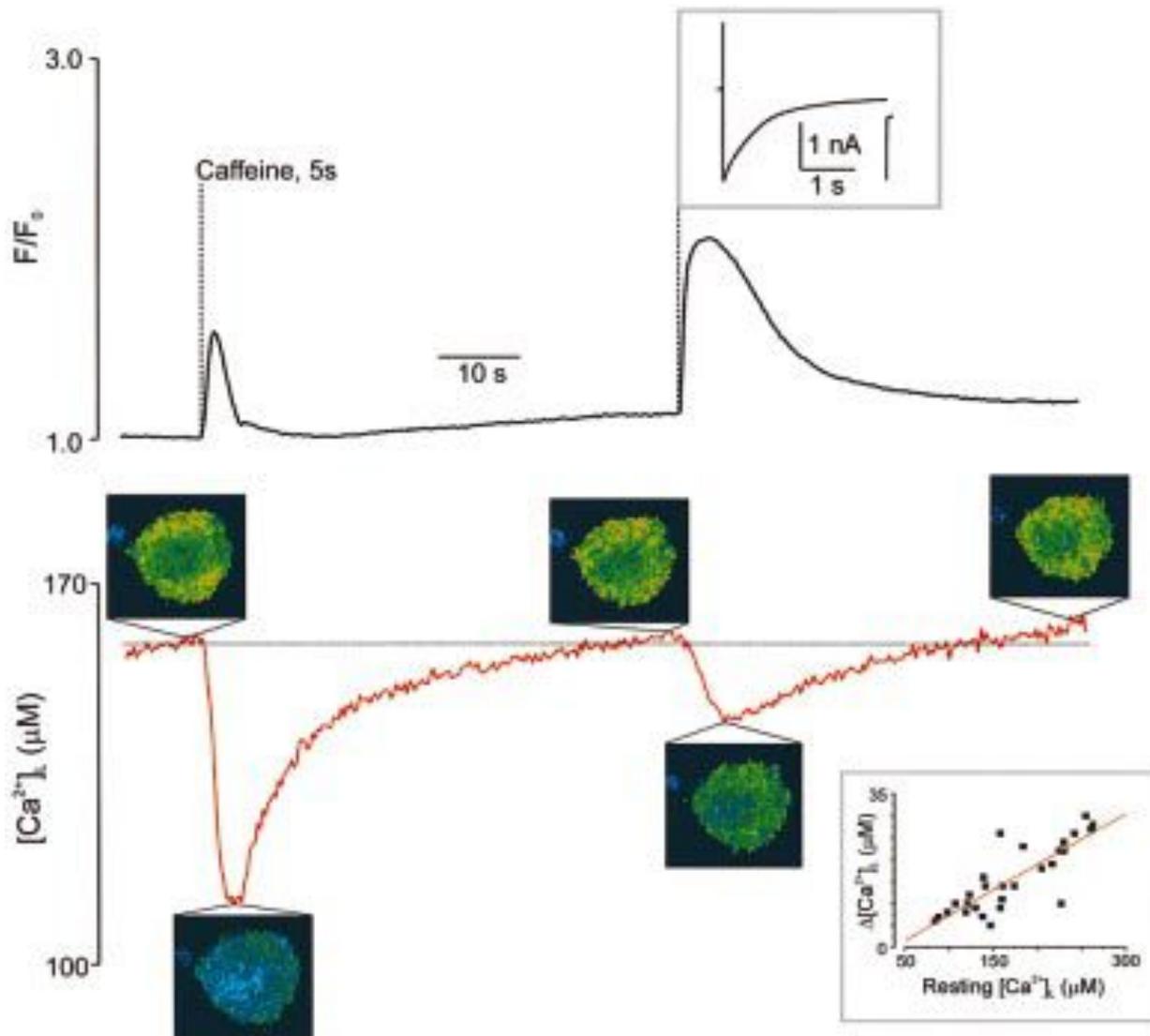


# Электрофизиологические методы

регистрация изменения ионных концентраций (например,  $\text{Ca}^{2+}$ )  
 $\text{Ca}^{2+}$ -зависимые красители

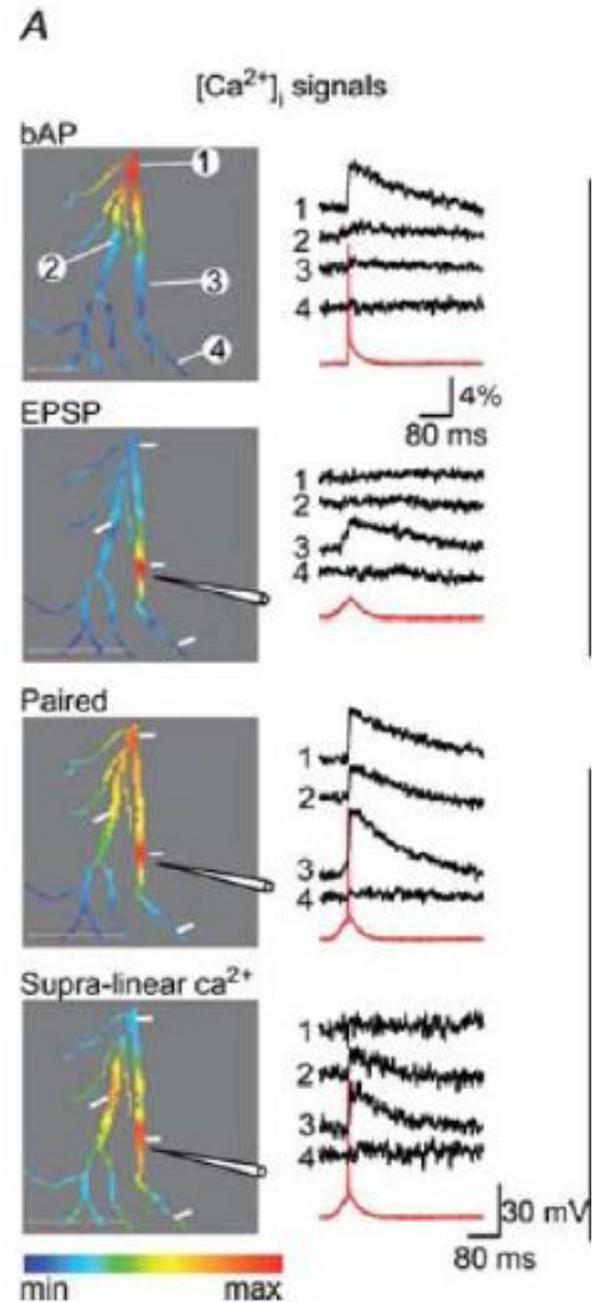


регистрация изменения ионных концентраций (например,  $\text{Ca}^{2+}$ )  
 $\text{Ca}^{2+}$ -зависимые красители



# Электрофизиологические методы

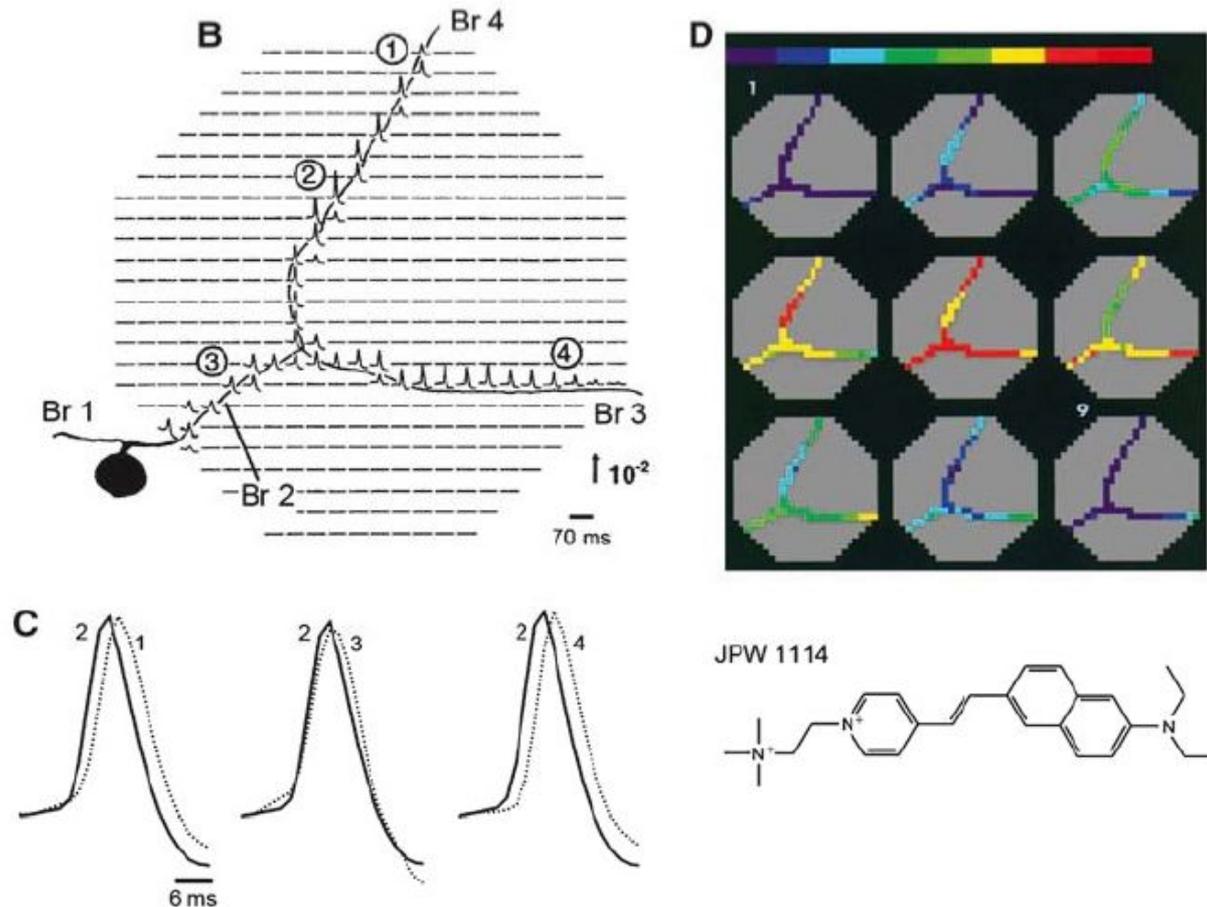
Комбинированная оптическая  
регистрация мембранного  
потенциала и уровня  
внутриклеточного кальция в  
CA1 нейронах гиппокампа



# Электрофизиологические методы

## Регистрация изменения потенциала с использованием потенциал-зависимых красителей

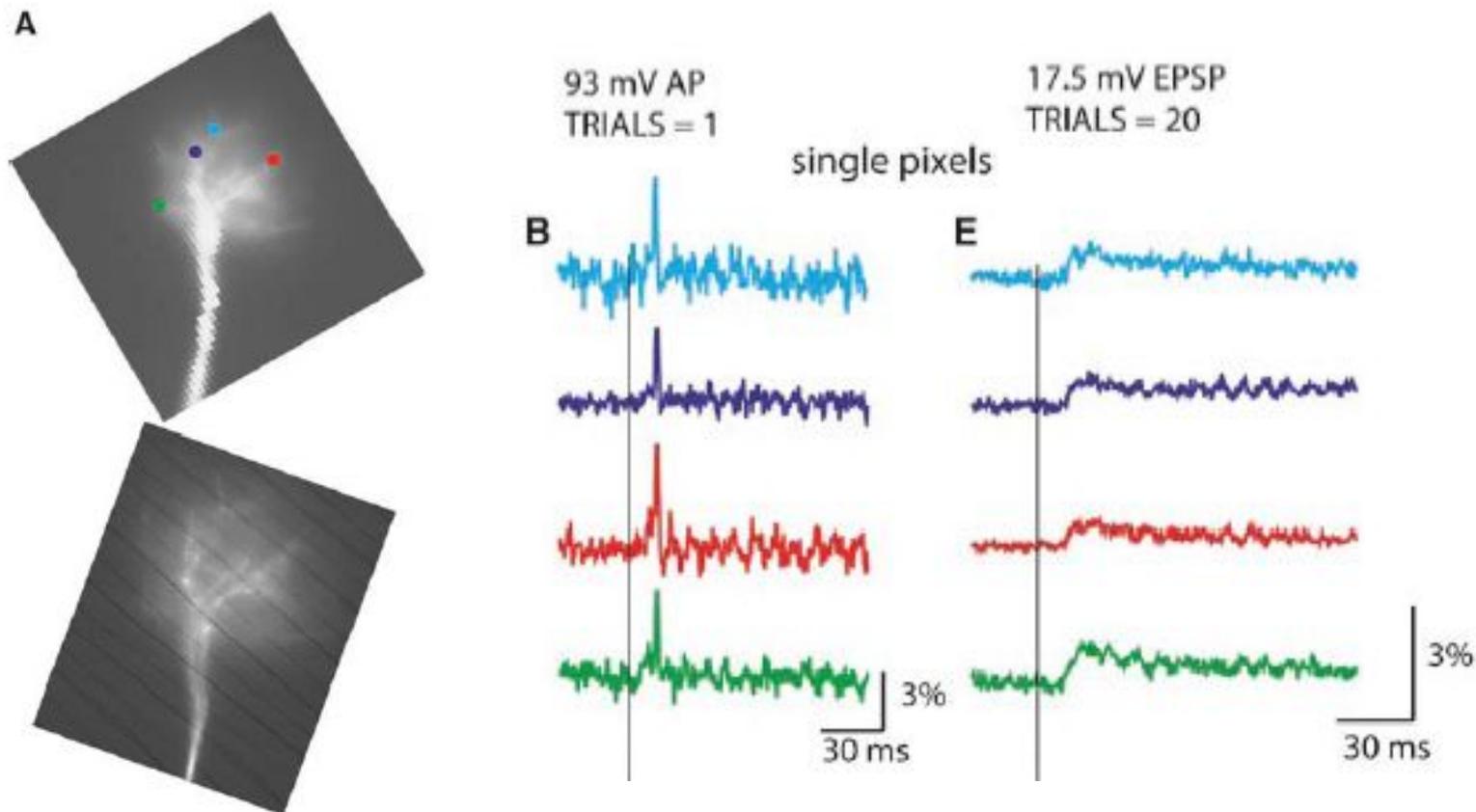
Оптическая регистрации потенциалов действия в церебральном нейроне виноградной улитки при помощи красителя JPW1114



# Электрофизиологические методы

## Регистрация изменения потенциала с использованием потенциал-зависимых красителей

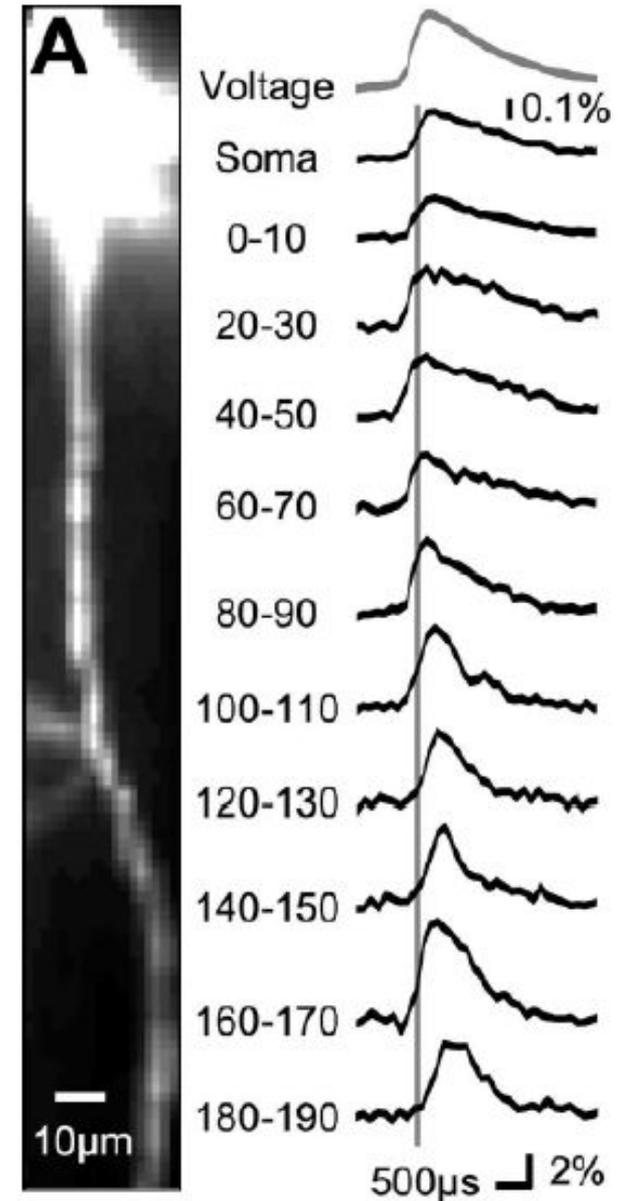
Оптическая регистрации от дендритов митральной клетки с использованием потенциал-зависимого красителя



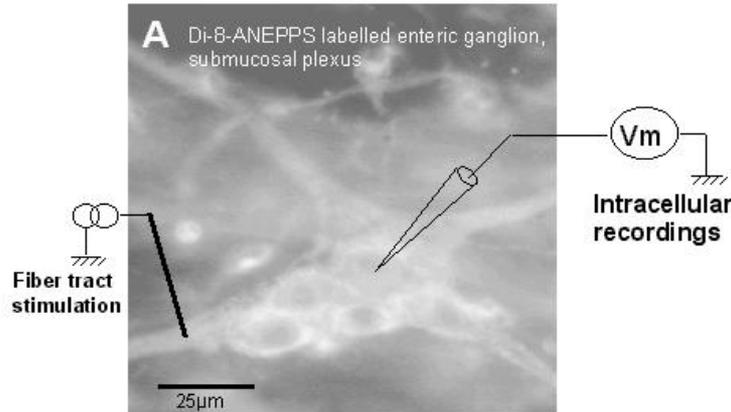
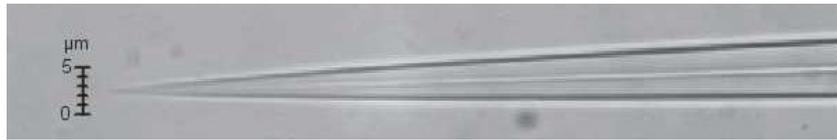
# Электрофизиологические методы

Регистрация изменения потенциала с использованием потенциал-зависимых красителей

Оптическая регистрация распространения потенциала действия по аксону пирамидного нейрона 5-го слоя коры головного мозга крысы

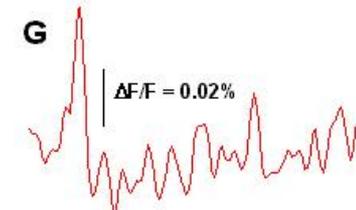
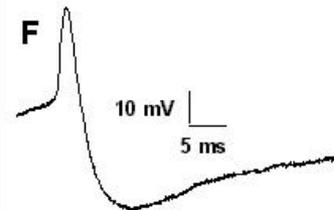
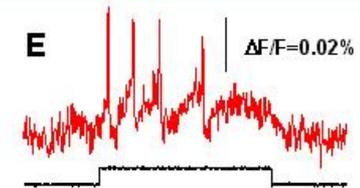
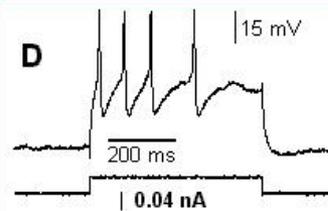


# Внутриклеточная регистрация активности нейронов

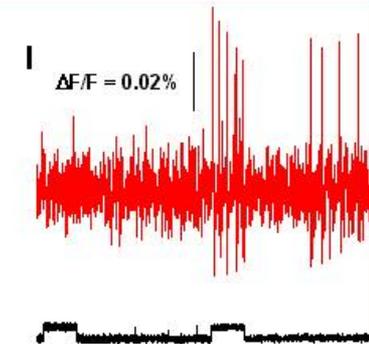
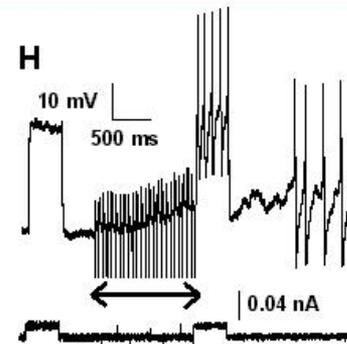
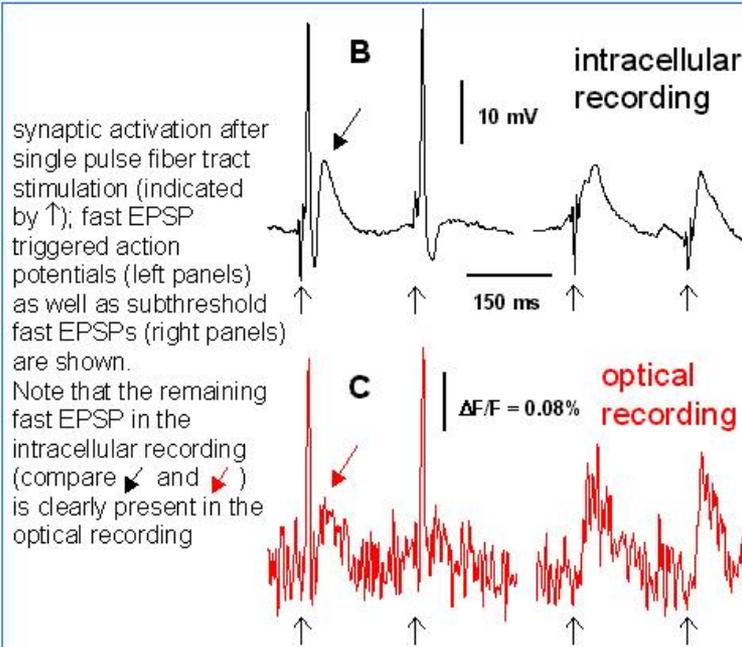


intracellular recording

optical recording



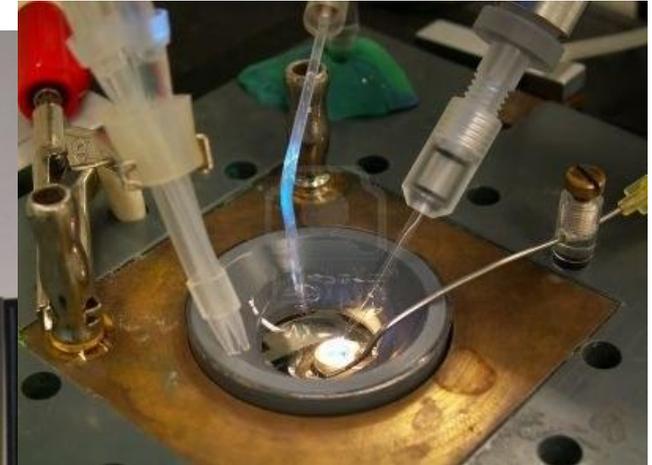
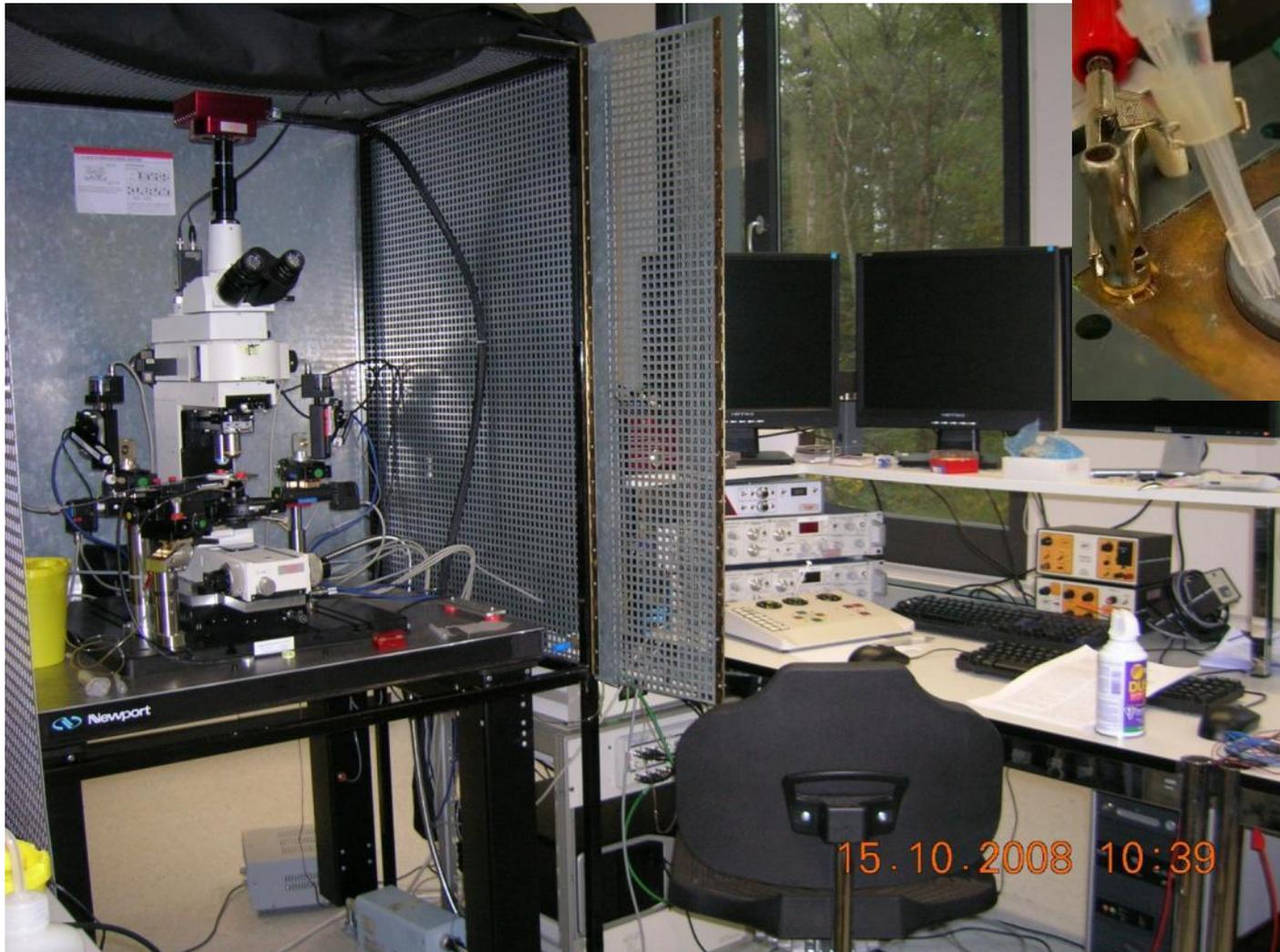
Response to a depolarising current pulse (D and E) and one expanded action potential (F and G)



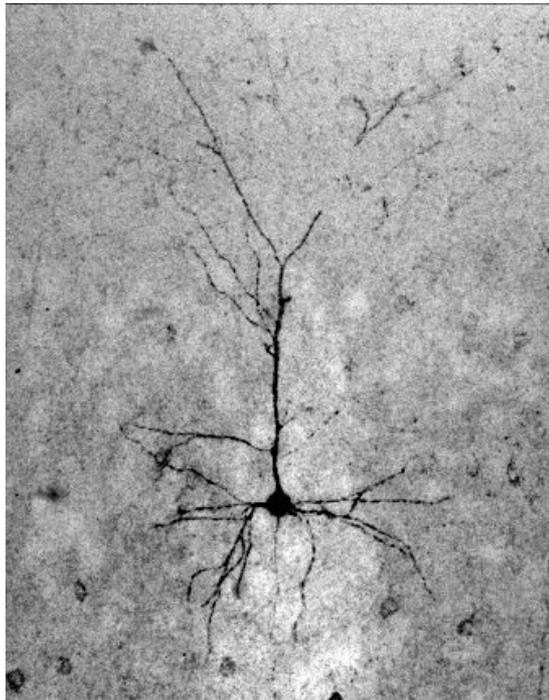
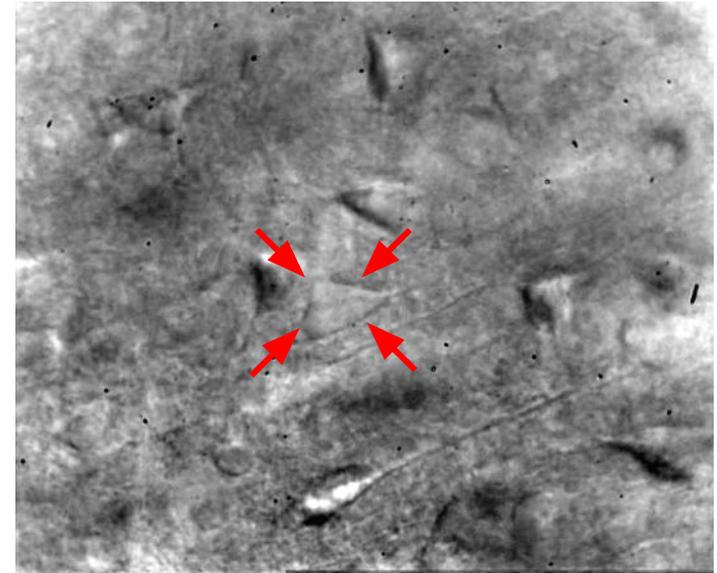
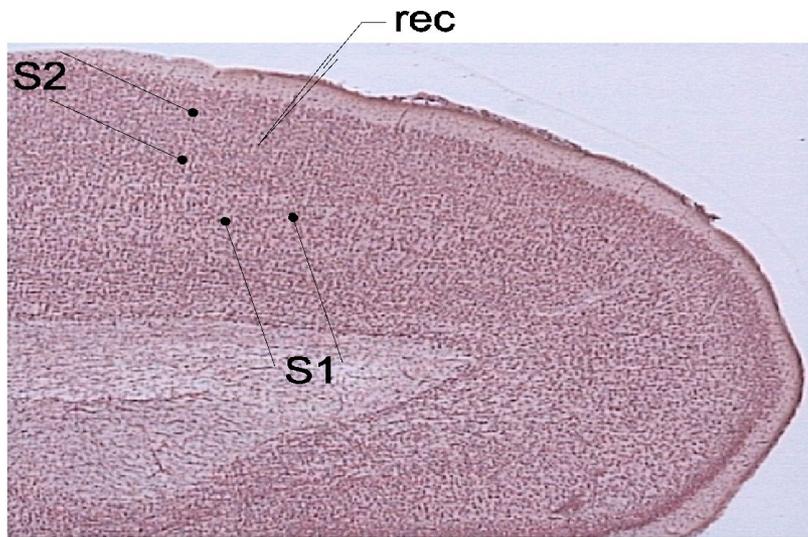
slow EPSP associated increase in spike discharge. Note that a previously subthreshold current pulse evokes multiple action potentials after fiber tract stimulation (20Hz, 1.5s, indicated by  $\leftrightarrow$ )

# Электрофизиологические методы

регистрация потенциалов и токов, текущих через отдельные ионные каналы (*patch clamp*)



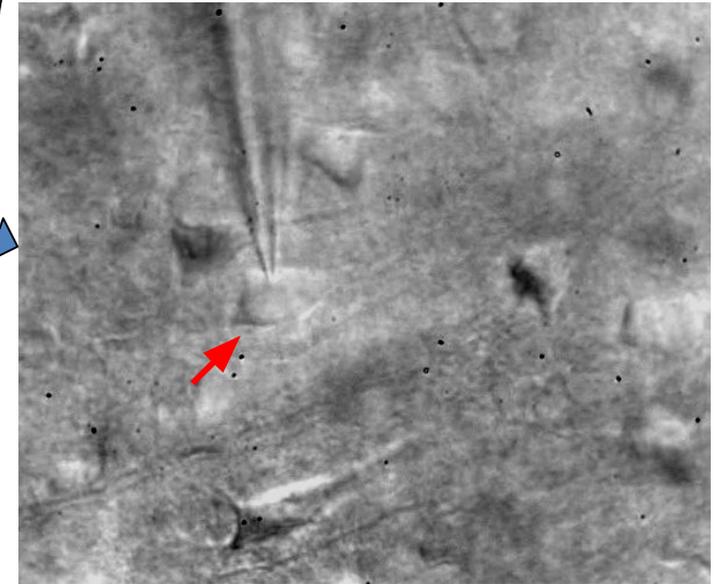
# Electrophysiology of neurons : Whole cell recording



Whole-cell recording:

-visual selection

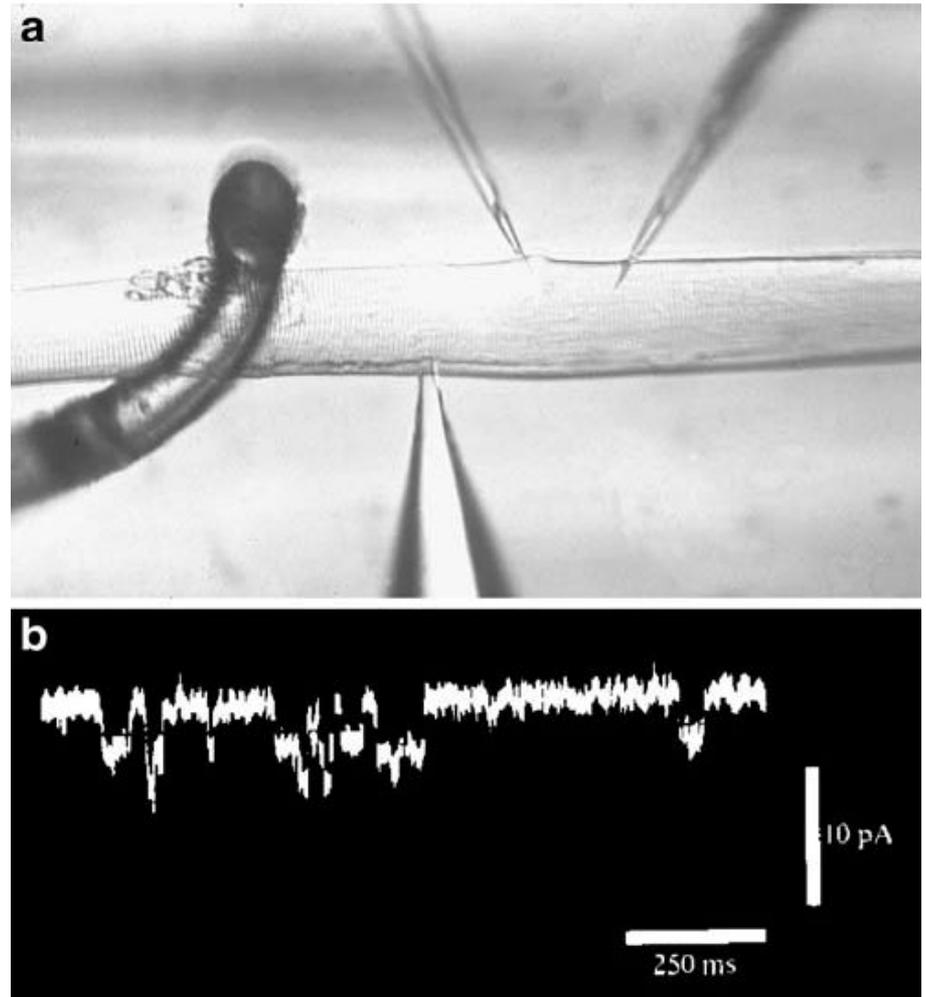
- electric control



# Электрофизиологические методы

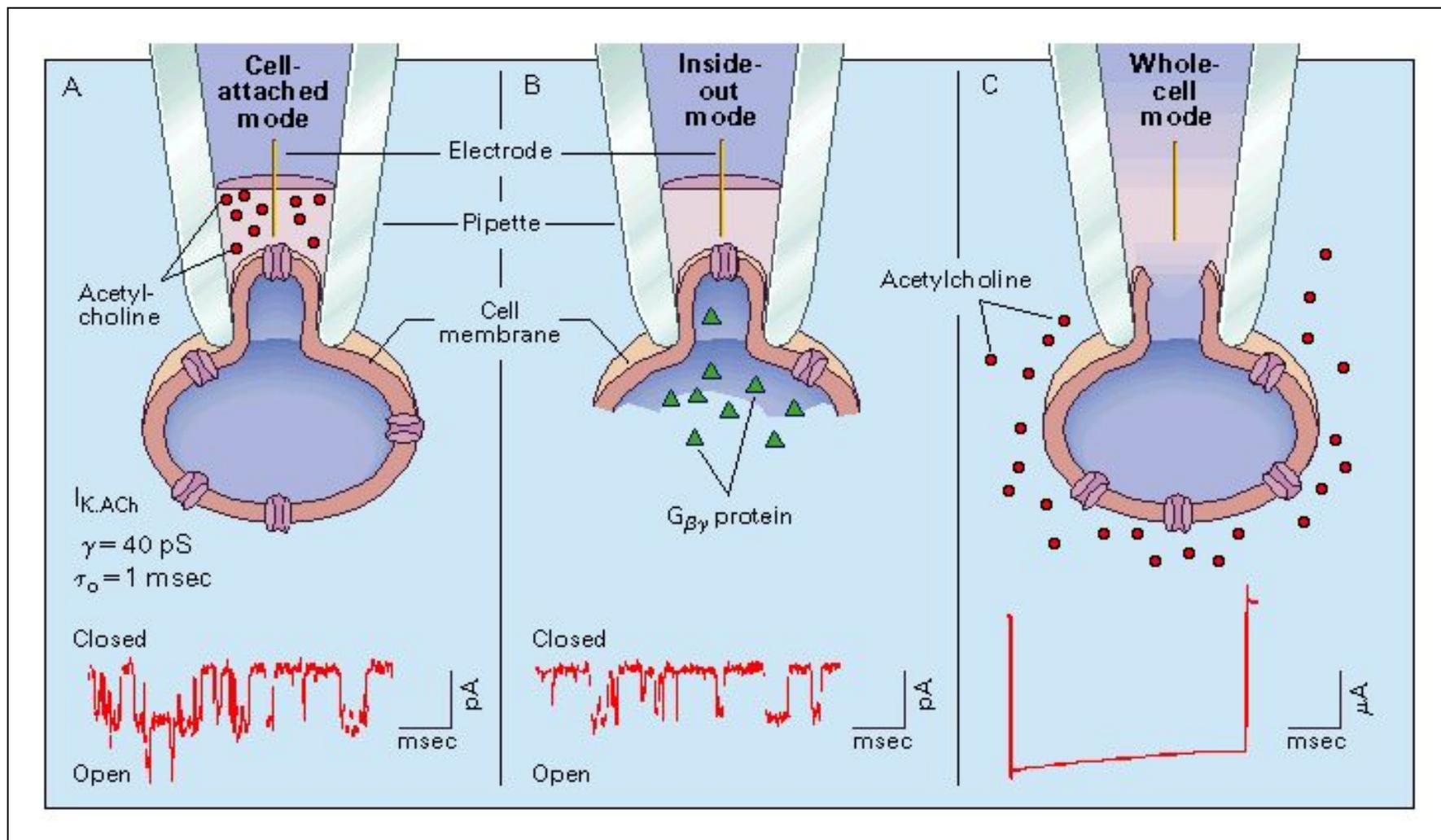
регистрация потенциалов и токов, текущих через отдельные ионные каналы (patch clamp)

Neher E, Sakmann B (1976)  
Single-channel currents recorded from  
membrane of denervated frog muscle fibres.  
Nature 260:799–802



# Электрофизиологические методы

## Метод локальной фиксации участка мембраны (англ., *patch clamp*)



# Электрофизиологические методы

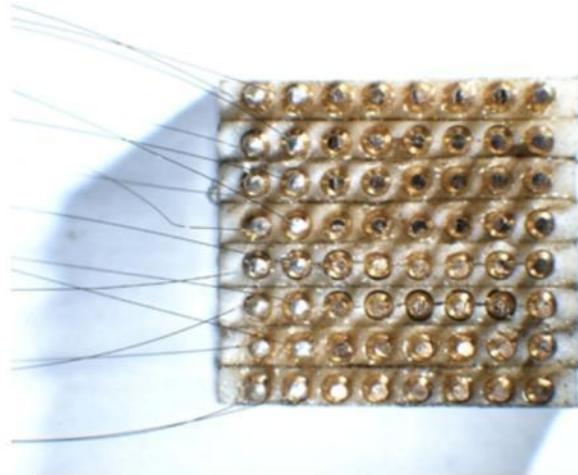
регистрация потенциалов множественными электродами

## Seven years of recording from monkey cortex with a chronically implanted multiple microelectrode

*Jürgen Krüger<sup>1,2\*</sup>, Fausto Caruana<sup>1</sup>, Riccardo Dalla Volta<sup>1</sup> and Giacomo Rizzolatti<sup>1,3</sup>*

frontiers in  
**NEUROENGINEERING**

A

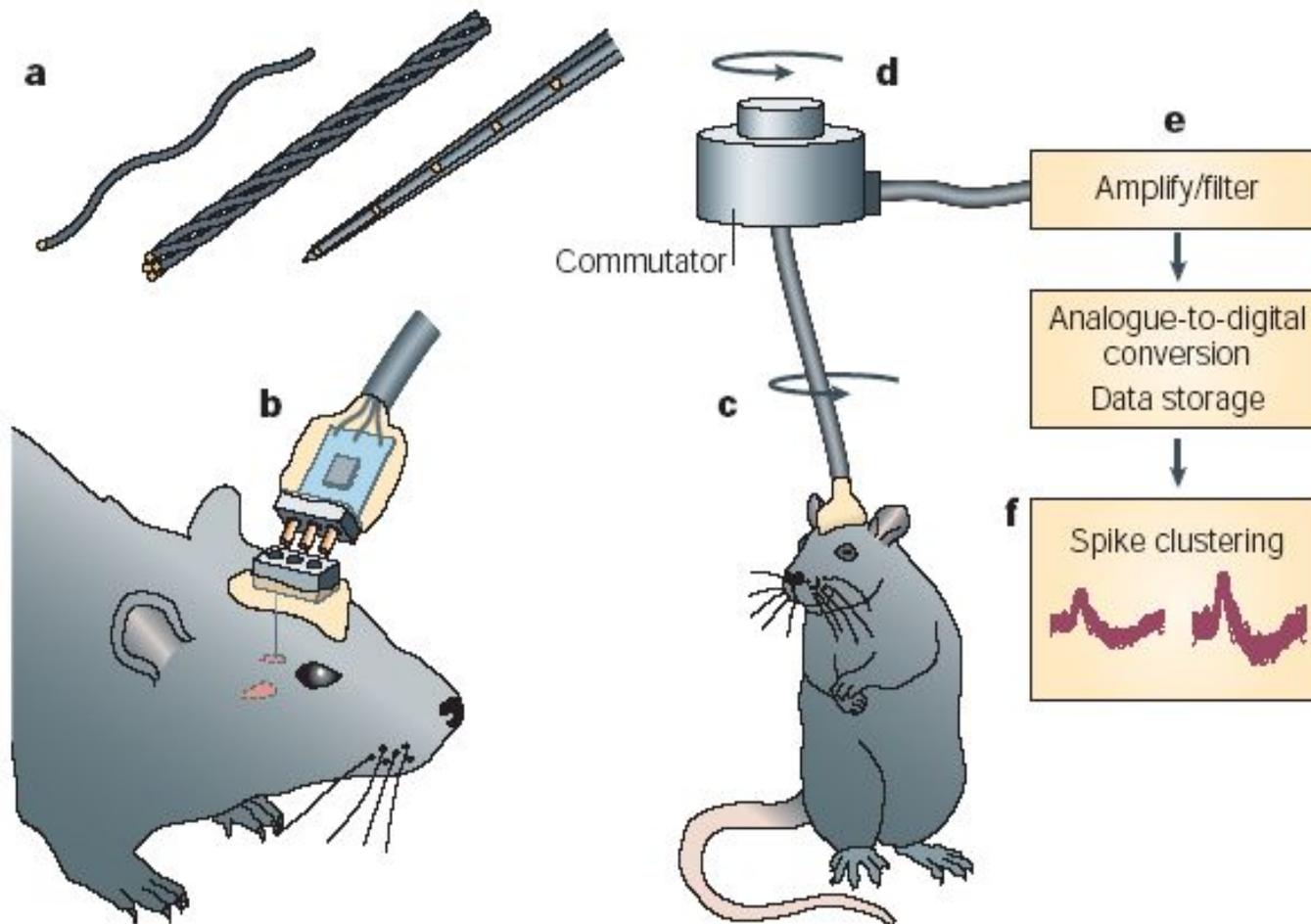


B



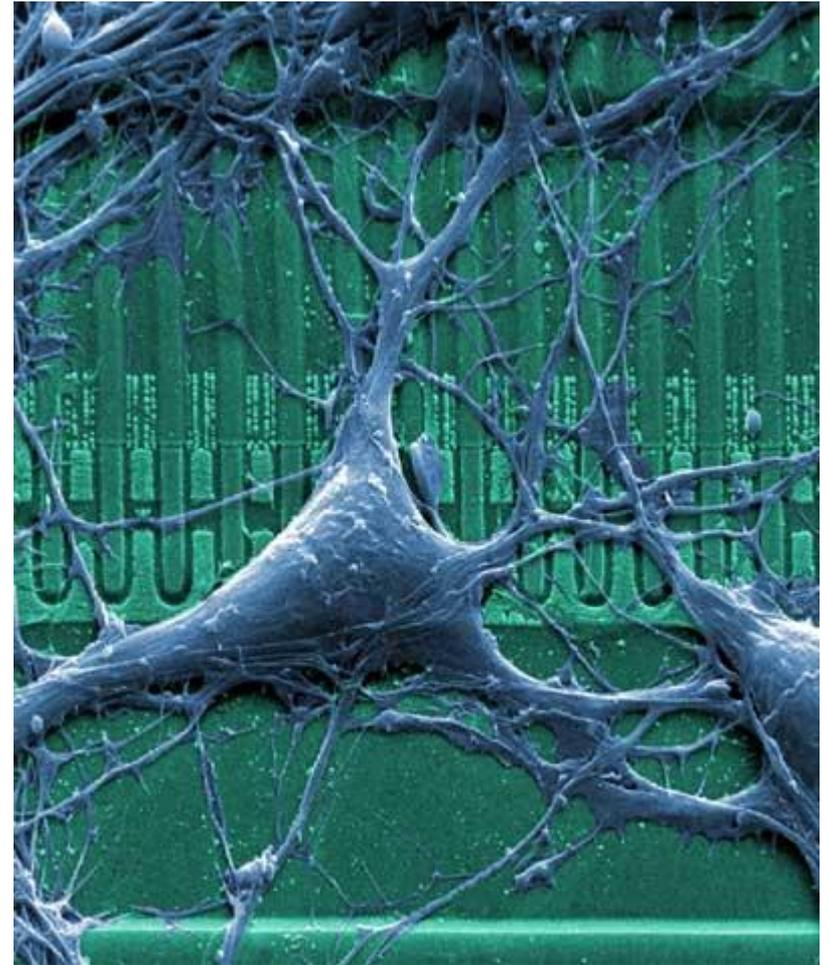
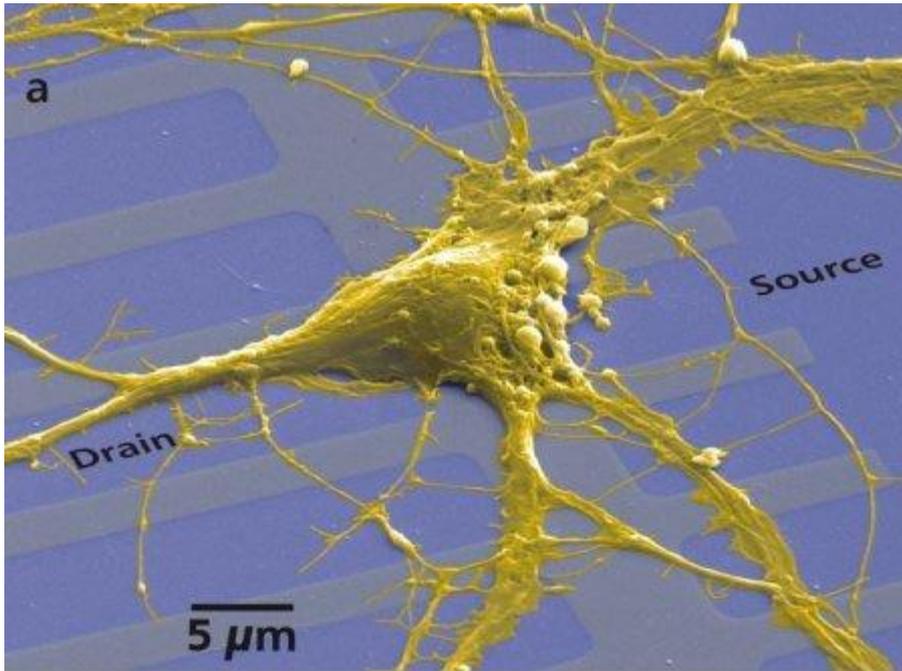
# Электрофизиологические методы

регистрация потенциалов множественными электродами



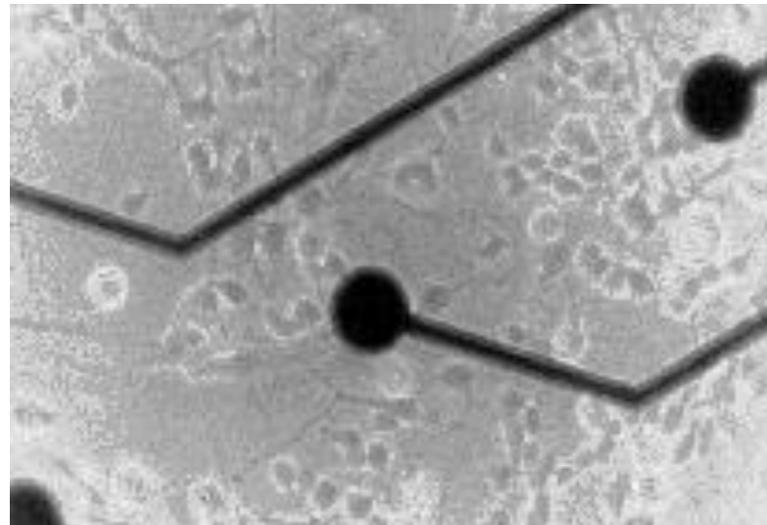
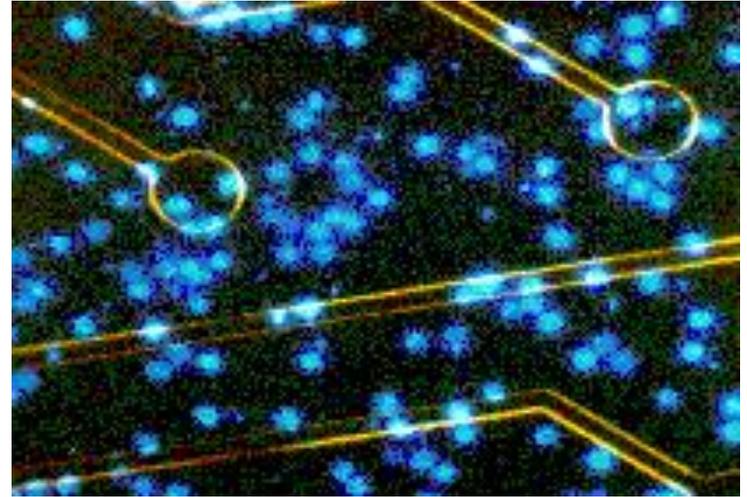
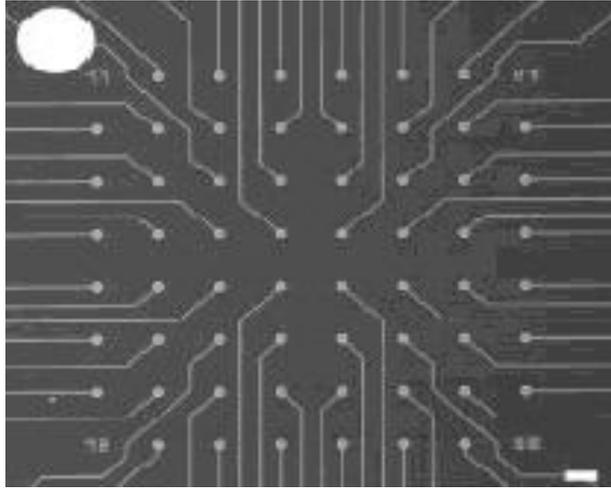
# Электрофизиологические методы

## Microelectrode-Array Neurochip



# Электрофизиологические методы

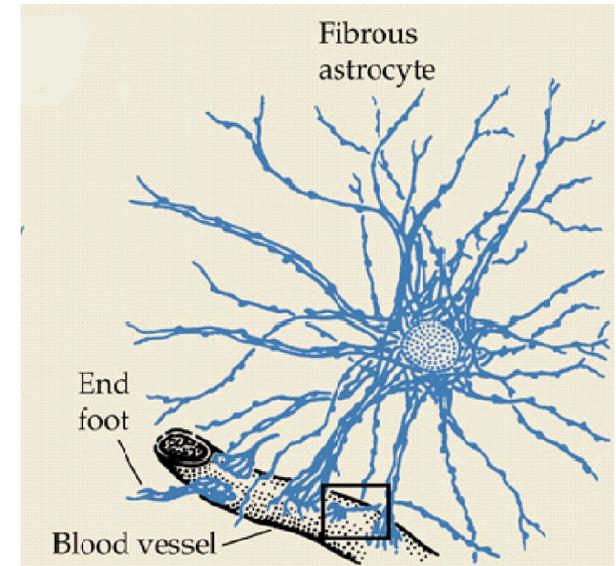
## Microelectrode-Array Neurochip



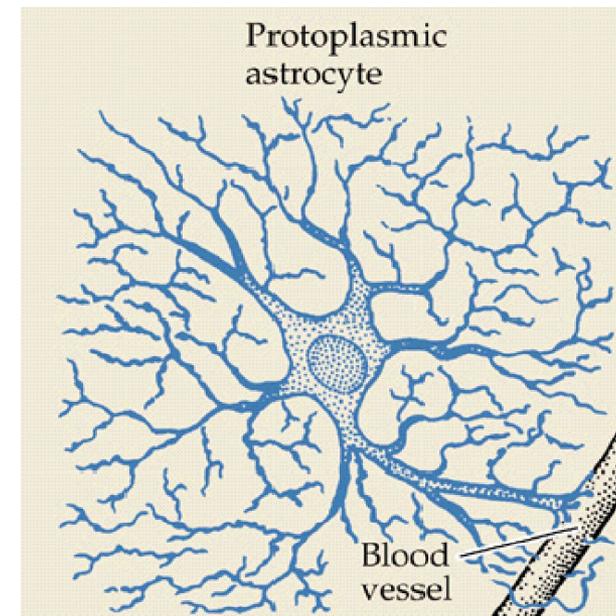
# Типы глиальных клеток: астроциты

Астроциты занимают положение между нейронами и кровеносными капиллярами и подразделяются на две группы.

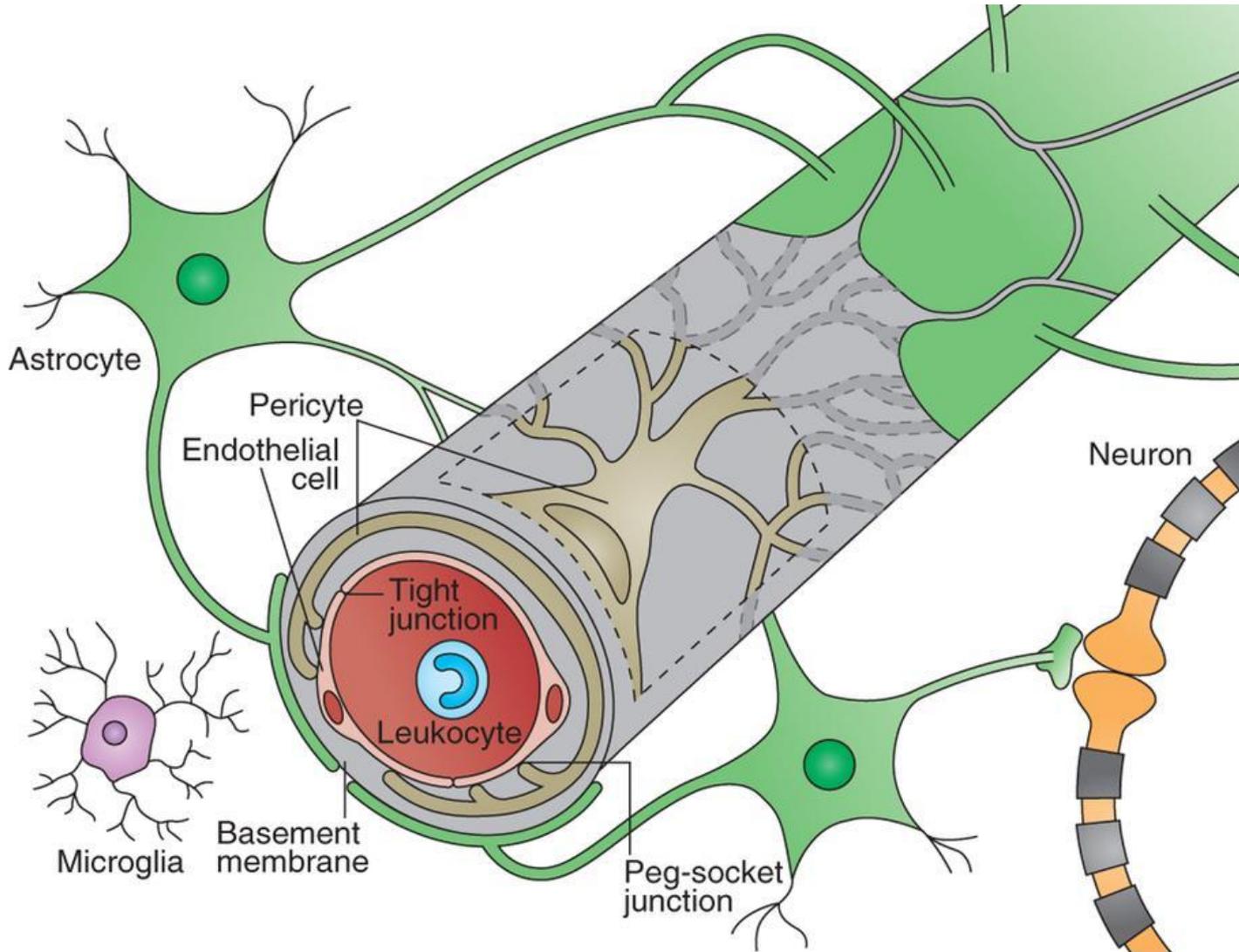
**Фиброзные** астроциты содержат в цитоплазме много филаментов и локализованы преимущественно среди миелинизированных волокон.



**Протоплазматические** астроциты содержат меньше фиброзного материала и окружают тела нейронов, их дендриты и синаптические контакты.



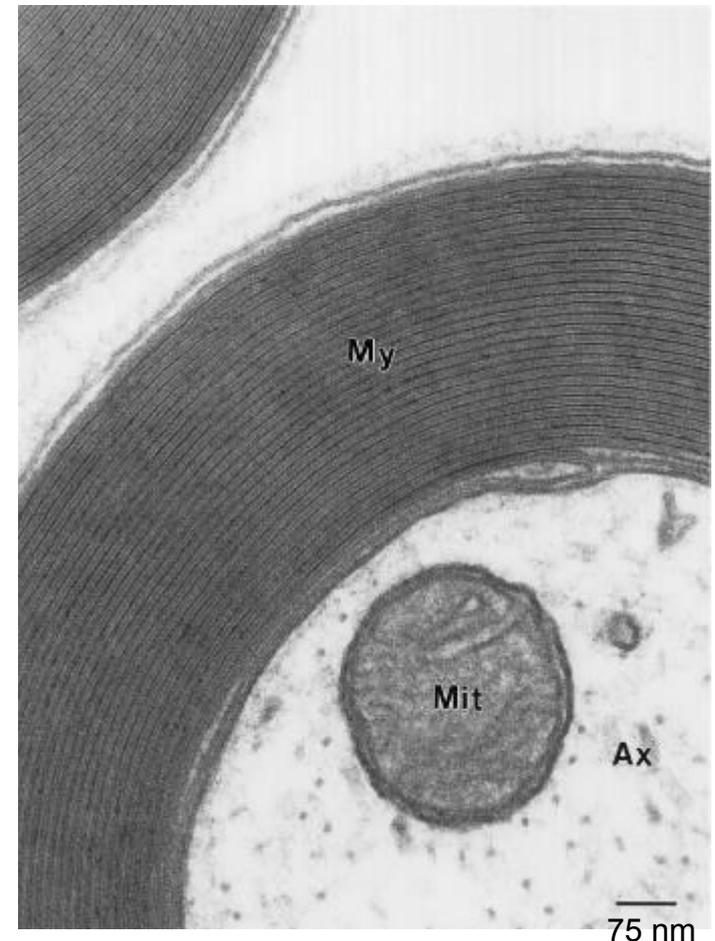
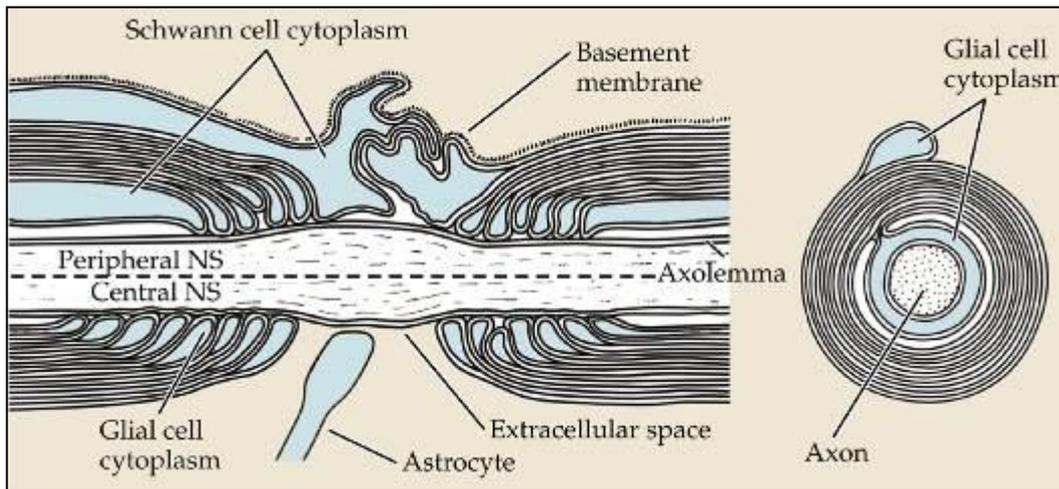
# Взаимодействие астроцитов с сосудами и нейронами



# Типы глиальных клеток: олигодендроциты

Образуют миелиновую оболочку крупных аксонов нейронов ЦНС.

В нервах и ганглиях вегетативной нервной системы аналогами олигодендроцитов являются *Шванновские клетки*, которые формируют миелиновую оболочку (My) вокруг крупных аксонов (Ax), характеризующихся высокой скоростью проведения нервных импульсов.



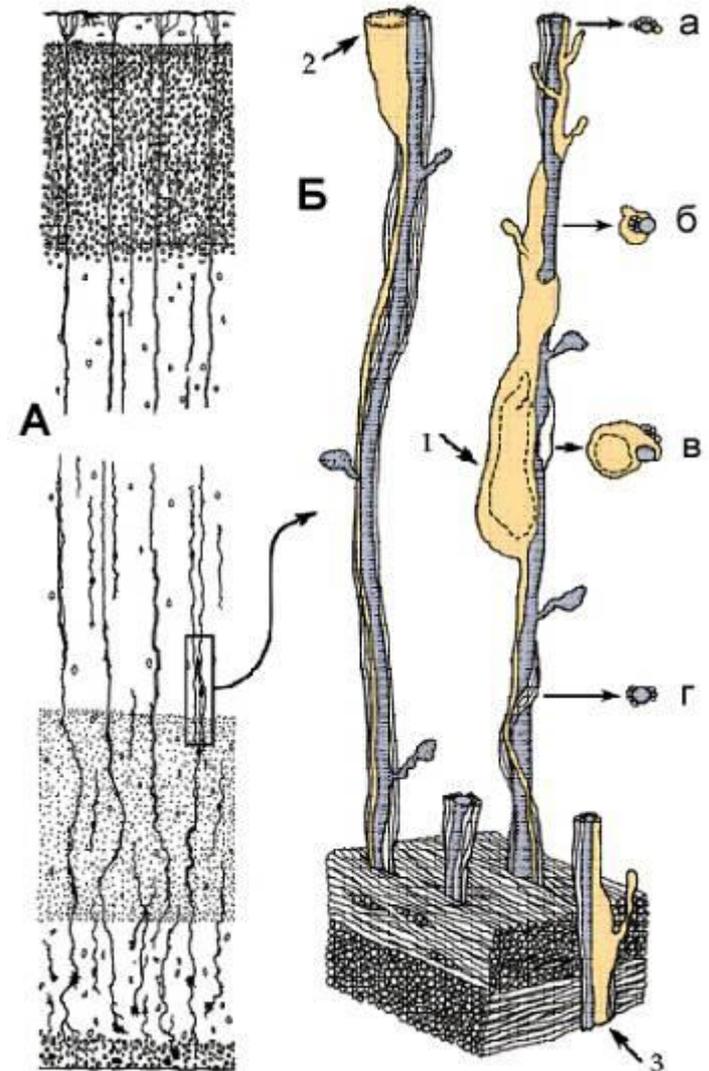
# Типы глиальных клеток: клетки радиальной глии

Имеют длинные отростки, которые образуют своеобразные пути (тракты), вдоль которых развивающиеся в процессе **нейрогенеза** нервные клетки мигрируют к местам своего назначения.

А - на срезе развивающейся затылочной коры плода обезьяны радиальные волокна расположены вдоль путей миграции формирующихся нейронов от вентрикулярной зоны (*внизу*) к поверхностным слоям (*вверху*).

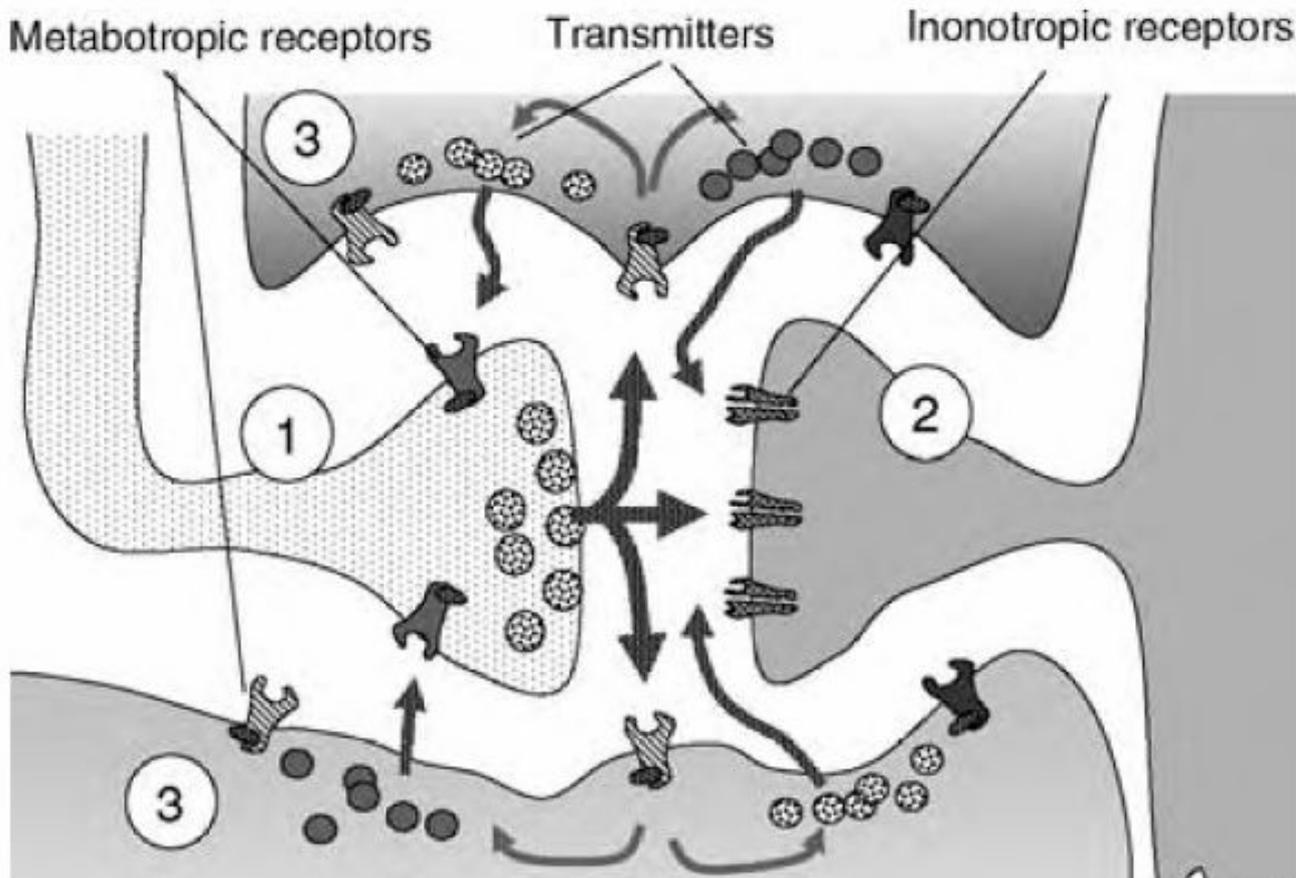
Б - клетки коры мигрируют к местам своего назначения с помощью специальных (ведущих) отростков, ориентированных вдоль волокон радиальной глии как своеобразных «направляющих» (проводников).

Клетки 1, 2, 3 – развивающиеся нейроны на разных этапах миграции из вентрикулярной зоны в поверхностные слои. Несколько поперечных срезов через «мигрирующие» клетки (а-г) демонстрируют, что они «охватывают» ствол волокна радиальной глии (выглядит серым) всей своей поверхностью на протяжении пути «миграции».



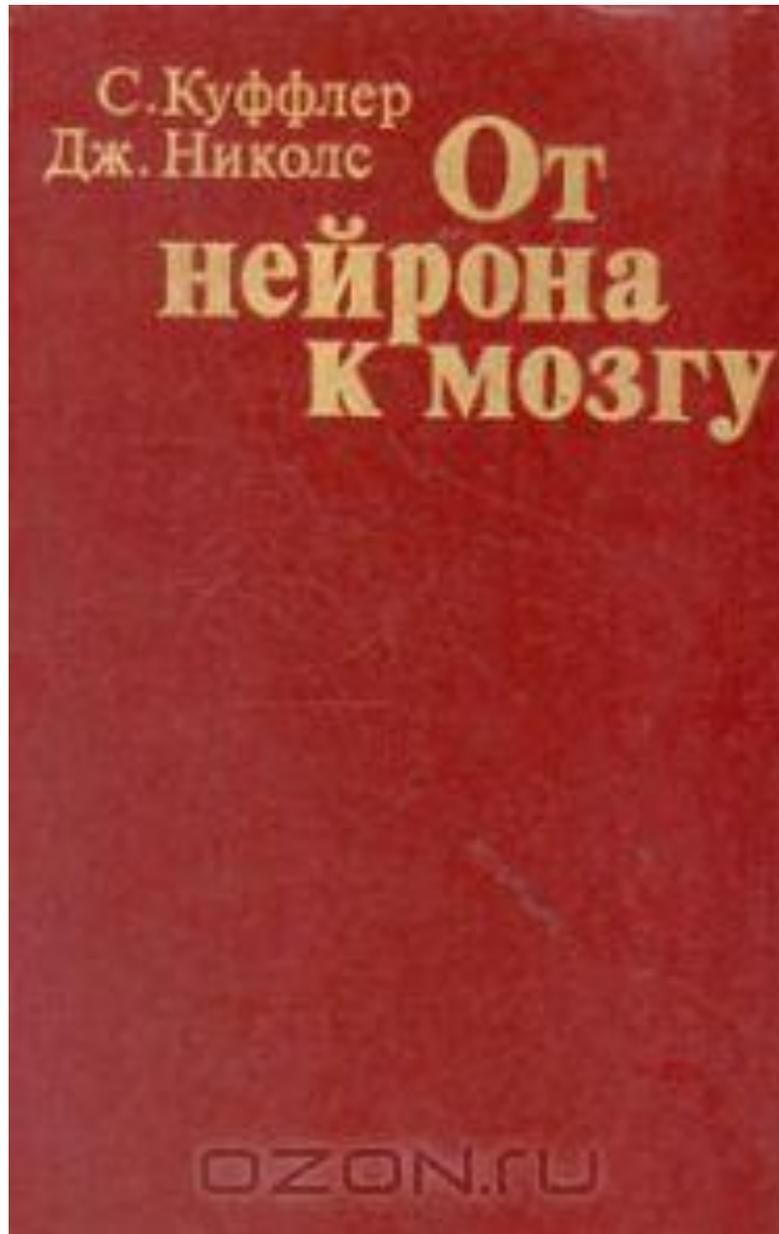
# Тройственный синапс =

астроцит (3) + пресинаптический (1) + постсинаптический (2) нейроны



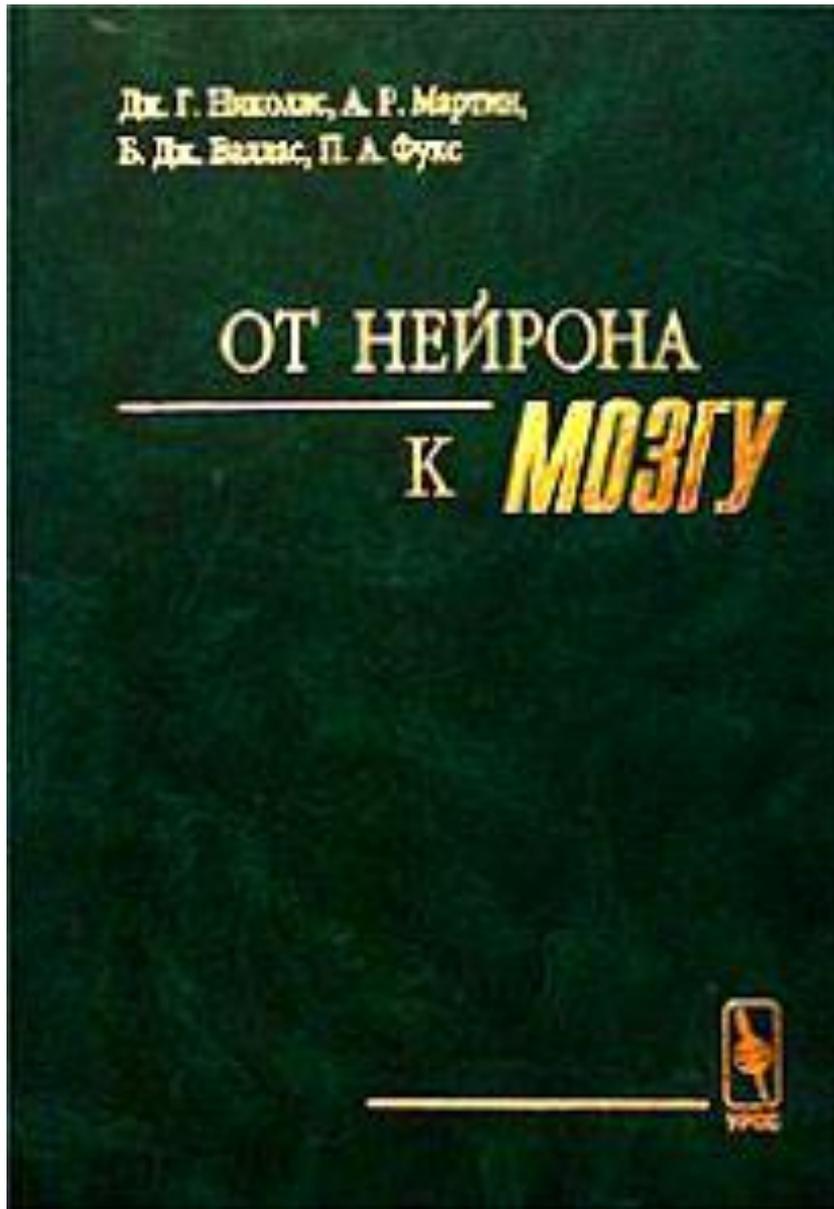
1979

Литература

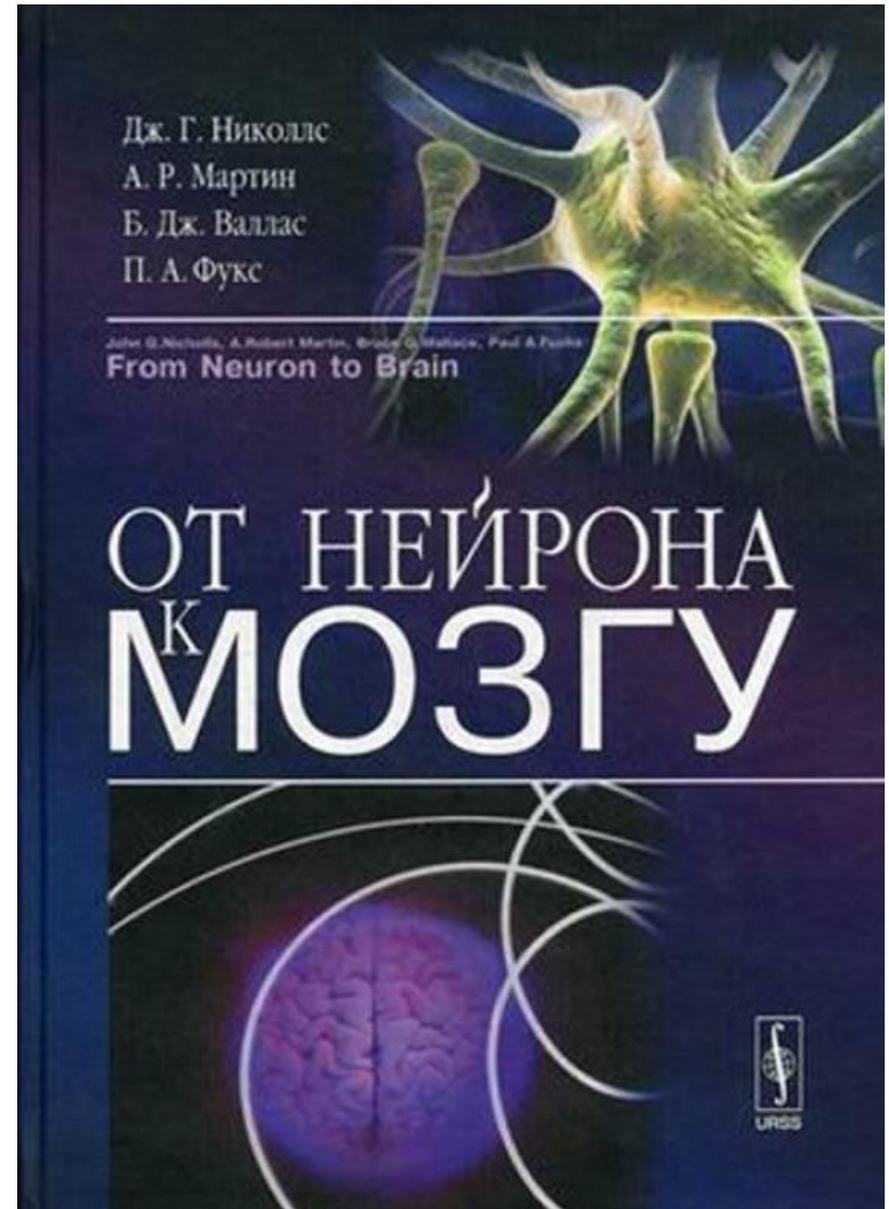


# Литература

2004



2008



# Литература

