

УДК 612:615
ББК 52.5:52.8
И32

*Печатается по решению Ученых советов
Института фундаментальной медицины и биологии
и Института физической культуры, спорта и восстановительной медицины
Казанского (Приволжского) федерального университета*

Ответственный редактор
профессор, почетный академик Академии наук
Республики Татарстан Р.И. Жданов

Редакторы:
Т.В. Балтина,
В.Г. Двоеносов,
М.Я. Ибрагимова,
А.А. Ризванов,
Г.Ф. Ситдикова,
В.Г. Черепнев

Коллективная монография

И32 Избранные главы фундаментальной и трансляционной медицины /
отв. ред. Р.И. Жданов. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2014. – 592 с.

ISBN 987-5-00019-266-5

Книга рассчитана на научных работников и преподавателей классических
и медицинских университетов и может быть использована в качестве учебного
пособия студентами старших курсов.

УДК 612:615
ББК 52.5:52.8

ISBN 987-5-00019-266-5

СОДЕРЖАНИЕ

Фундаментальные науки и фундаментальная медицина	6
Предисловие ответственного редактора	6
Раздел 1. Фундаментальная медицина: физиология и патофизиология	12
П.М. Балабан Принципы организации нервной системы: механизмы обучения и памяти в простых системах	12
Х.Л. Гайнутдинов, В.В. Андрианов, Т.Х. Гайнутдинова Нейрофизиология обучения и памяти	24
Р.Н. Хазипов, Г.Ф. Ситдикова Электрическая активность в сенсорных участках коры развивающегося мозга	42
Г.Р. Валеева, Р.Н. Хазипов Тормозные и возбуждающие эффекты ГАМК (γ -аминомасляная кислота)	52
М.А. Мухамедьяров, А.Л. Зефиров Роль β -амилоидного пептида в развитии нейродегенеративных заболеваний	79
Г.Ф. Ситдикова, А.В. Яковлев, Е.В. Герасимова, О.В. Яковleva Газообразные посредники – оксид азота, монооксид углерода и сероводород – как новый класс сигнальных молекул межклеточных коммуникаций	97
Т.А. Аникина, Ф.Г. Ситдиков, А.А. Зверев, И.Н. Анисимова Пуринергическая регуляция сердца в онтогенезе	113
Б.М. Миролюбов, Л.М. Миролюбов Фундаментальные аспекты сосудистой недостаточности	135
Т.Л. Зефиров, Н.И. Зиятдинова Роль HCN-каналов в формировании симпатической регуляции сердца в ходе раннего постнатального онтогенеза	155
А.М. Петров, А.Л. Зефиров Холестрин-зависимая регуляция секреции, рецепции и функционирования ионных каналов	169
Раздел 2. Трансляционная медицина: восстановительная медицина	202
Н.А. Агаджанян, В.Г. Двоеносов Адаптационная и этиническая физиология и генетика в восстановительной медицине	202

УДК 612.833+612.822.5+591.51

Нейрофизиология обучения и памяти

Х.Л. Гайнутдинов, В.В. Андрианов, Т.Х. Гайнутдинова

Лаборатория биофизики Казанского физико-технического института КНЦ РАН
Институт фундаментальной медицины и биологии
Казанский (Приволжский) федеральный университет

Предлагается обзор данных литературы и результатов собственных исследований электрических характеристик нейронов моллюсков, изменения которых включаются в процессы формирования и сохранения долговременной памяти. Эти результаты позволяют сделать вывод, что длительное сохранение поведенческих феноменов при обучении сопровождается не только изменением эффективности синаптической передачи, но и повышением возбудимости командных нейронов оборонительного рефлекса. Это означает, что в процесс обучения вовлекаются длительные изменения свойств мембранных определенных элементов нейронной сети, зависимые от метаболизма клетки. Анализ имеющихся результатов демонстрирует важную роль мембранных характеристик нейронов (их возбудимости) и параметров синаптической передачи не только в начальной стадии обучения, но и в сохранении долговременной памяти.

Ключевые слова: обучение, память, условный рефлекс, возбудимость, мембранный потенциал, пороговый потенциал, простая нервная система, сенсорные и командные нейроны.

Процессы обучения и памяти лежат в основе изменения поведения и составляют основное содержание интегративной деятельности мозга. Одна из наиболее интересующих комплексных функций мозга – это его способность хранить информацию, полученную в опыте, и вспоминать большую его часть. Память можно определить как процесс, состоящий в запоминании, хранении и воспроизведении приобретенного опыта, кроме того, одним из свойств памяти является забывание. Под обучением понимают процесс приобретения новых знаний живым объектом, стоящим на любом уровне эволюции.

Вопрос о клеточных механизмах обучения и памяти стоит давно [11; 31]. Множество экспериментальных данных показывает, что клеточные процессы, связанные с обучением, происходят на 2-х уровнях (участках нейронной сети): длительные модификации эффективности синаптической передачи (пресинаптический уровень) и изменения эндогенных свойств нейрона и его мембранны (постсинаптический уровень) [2; 52; 68]. Роль мембранных характеристик нейронов и параметров синаптической передачи в механизмах длительных ассоциативных и неассоциативных пластических модификаций по-

системы и синаптической передачи между ними в интегративной деятельности мозга [1; 8; 25; 53; 74].

Для решения этих вопросов широко используются моллюски, обладающие относительно простой нервной системой с идентифицируемыми клеточными элементами и достаточно сложным поведенческим репертуаром. Эксперименты на брюхоногих моллюсках и упрощенных моделях, направленные на изучение клеточных основ ассоциативного обучения, оказались результативными для анализа механизмов пластичности [3; 5; 11; 12; 16; 46; 54; 60; 71]. Несмотря на большое разнообразие форм условно-рефлекторных реакций, существование различных классификаций условно-рефлекторных реакций у разных видов животных, принципиальное единство этих реакций не вызывает сомнений [19].

Открытие таких явлений, как гетеросинаптическое облегчение (ГСО) и посттетаническая потенциация (ПТП), или длительная потенциация (ДП), на значительный период времени предопределили внимание исследователей на проблемы эффективности синаптической передачи на уровне пресинаптического нейрона [52]. Однако в последние годы накапливаются сведения о вовлечении в механизм ассоциативного обусловливания также и изменений на уровне постсинаптического нейрона, о чем говорят результаты работ, в том числе и нашей лаборатории [1; 8; 22; 25; 26; 45]. Эти представления значительно усиливаются новыми данными о предсуществующих ионных токах в определенных (постсинаптических) нервных клетках, которые могут существенно меняться в результате обучения [59], меняют отношение исследователей к роли возбудимости нейрона и причин, ее опосредующих, в механизмах обучения [28]. Эти причины побудили нас провести обзор работ в данном направлении.

Нейронные механизмы ассоциативного обучения у животных с простой нервной системой

Кратко рассмотрим основные экспериментальные работы по выработке условных рефлексов (УР) у животных с простой нервной системой и подробно проанализируем результаты исследований по клеточным и мембранным механизмам ассоциативного обучения. Первая работа, в которой была доказана ассоциативность наблюдаемых в ходе обучения изменений поведения у моллюсков, была проведена на хищном моллюске *Pleurobranchaea californica* [60]. Тактильное раздражение оральной области необученного плевробранха вызывало рефлекс отдергивания головы. Сочетание тактильного стимула с пищевым стимулом (подачей гомогената кальмара) приводило к уменьшению величины этой реакции, а затем к классическому обусловливанию – пищевой реакции в ответ на тактильное раздражение. Выработанный УР сохранялся в течение четырех недель, а модификации, полученные в процессе обучения, поддавав-