



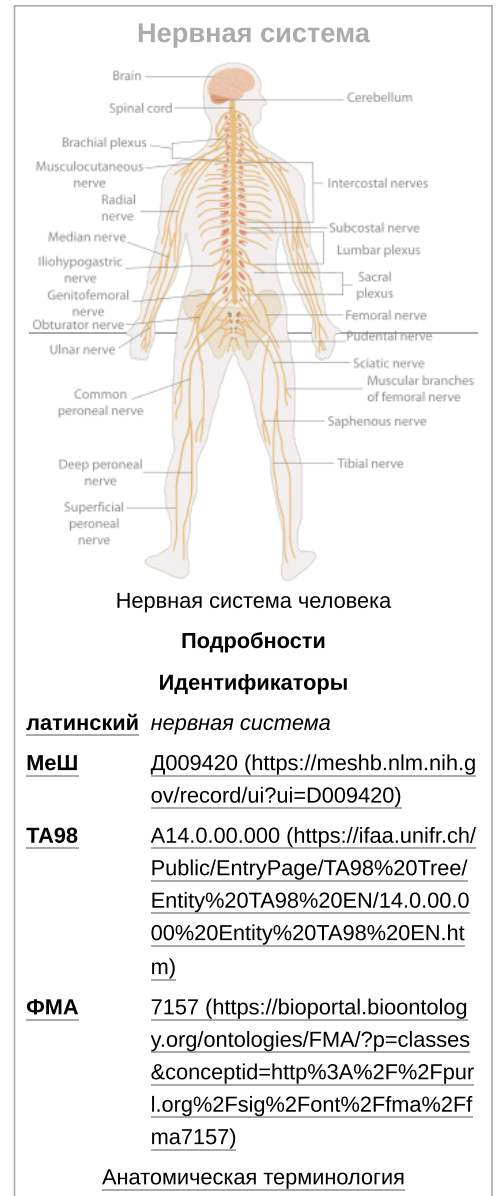
Нервная система

В биологии **нервная система** является очень сложной частью животного, которая координирует свои действия и сенсорную информацию, передавая сигналы в различные части его тела и из них. Нервная система обнаруживает изменения окружающей среды, которые влияют на организм, а затем работает в тандеме с эндокринной системой, чтобы реагировать на такие события.^[1] Нервная ткань впервые возникла у червеобразных организмов примерно 550–600 миллионов лет назад. У позвоночных она состоит из двух основных частей: центральной нервной системы (ЦНС) и периферической нервной системы (ПНС). ЦНС состоит из головного и спинного мозга. ПНС состоит в основном из нервов, которые представляют собой замкнутые пучки длинных волокон, или аксонов, которые соединяют ЦНС с любой другой частью тела. Нервы, которые передают сигналы от мозга, называются двигательными нервами (эфферентными), в то время как те нервы, которые передают информацию от тела к ЦНС, называются сенсорными нервами (афферентными). ПНС делится на две отдельные подсистемы: соматическую и автономную нервную систему. Автономная нервная система далее подразделяется на симпатическую, парасимпатическую и энтеральную нервную систему. Симпатическая нервная система активируется в случаях чрезвычайных ситуаций для мобилизации энергии, в то время как парасимпатическая нервная система активируется, когда организм находится в расслабленном состоянии. Энтеральная нервная система функционирует для управления желудочно-кишечной системой. Нервы, которые выходят из головного мозга, называются черепными нервами, а те, которые выходят из спинного мозга, называются спинномозговыми нервами.

Нервная система состоит из нервной ткани, которая на клеточном уровне определяется наличием особого типа клеток, называемых нейронами. Нейроны имеют особые структуры, которые позволяют им быстро и точно посылать сигналы другим клеткам. Они посылают эти сигналы в виде электрохимических импульсов, перемещающихся по тонким волокнам, называемым аксонами, которые могут напрямую передаваться соседним клеткам через электрические синапсы или вызывать высвобождение химических веществ, называемых нейротрансмиттерами, в химических синапсах. Клетка, получающая синаптический сигнал от нейрона, может быть возбуждена, ингибирована или иным образом модулирована. Связи между нейронами могут образовывать нейронные пути, нейронные цепи и более крупные сети, которые генерируют восприятие мира организмом и определяют его поведение. Наряду с нейронами нервная система содержит другие специализированные клетки, называемые глиальными клетками (или просто глией), которые обеспечивают структурную и метаболическую поддержку. Многие клетки и сосудистые каналы в нервной системе образуют нейроваскулярную единицу, которая регулирует мозговой кровоток для быстрого удовлетворения высоких энергетических потребностей активированных нейронов.^[2]

Нервная система есть у большинства многоклеточных животных, но она сильно различается по сложности.^[3] Единственные многоклеточные животные, у которых вообще нет нервной системы, — это губки, плакозои и мезозойные, у которых очень простое строение тела. Нервная система радиально-симметричных организмов гребневиков (гребневиков) и книдарий (включая анемоны, гидры, кораллы и медузы) состоит из диффузной нервной сети. Все остальные виды животных, за исключением нескольких видов червей, имеют нервную систему, содержащую мозг, центральный канатик (или два канатика, идущих параллельно) и нервы, отходящие от мозга и центрального канатика. Размер нервной системы колеблется от нескольких сотен клеток у простейших червей до примерно 300 миллиардов клеток у африканских слонов.^[4]

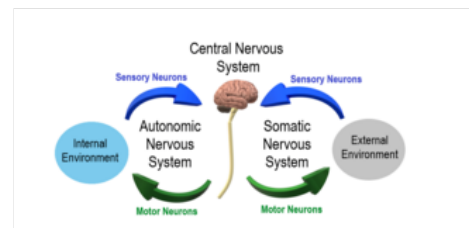
Центральная нервная система функционирует для передачи сигналов от одной клетки к другим или от одной части тела к другим и для получения обратной связи. Нарушение работы нервной системы может возникнуть в результате генетических дефектов, физического повреждения из-за травмы или токсичности, инфекции или просто старения. Медицинская специальность неврология изучает расстройства нервной системы и ищет вмешательства, которые могут предотвратить или лечить их. В периферической нервной системе наиболее распространенной проблемой является нарушение нервной проводимости, которое может быть вызвано разными причинами, включая диабетическую невропатию и демиелинизирующие заболевания, такие как рассеянный склероз и боковой амиотрофический склероз. Нейробиология — это область науки, которая фокусируется на изучении нервной системы.



Структура

Нервная система получила свое название от нервов, которые представляют собой цилиндрические пучки волокон (аксоны нейронов), которые исходят из головного и спинного мозга и многократно разветвляются, чтобы иннервировать каждую часть тела. ^[5] Нервы достаточно велики, чтобы их знали древние египтяне, греки и римляне, ^[6] но их внутренняя структура не была понята, пока не стало возможным исследовать их с помощью микроскопа. ^[7] Автор Майкл Николетсеас писал: ^[8]

«Трудно поверить, что примерно до 1900 года не было известно, что нейроны являются основными единицами мозга (Сантьяго Рамон-и-Кахаль). Не менее удивительным является тот факт, что концепция химической передачи в мозге не была известна до примерно 1930 года (Генри Халлетт Дейл и Отто Леви). Мы начали понимать базовое электрическое явление, которое нейроны используют для общения между собой, потенциал действия, в 1950-х годах (Алан Ллойд Ходжкин , Эндрю Хаксли и Джон Эклс). Именно в 1960-х годах мы узнали, как базовые нейронные сети кодируют стимулы и, таким образом, возможны базовые концепции (Дэвид Х. Хьюбел и Торстен Визель). Молекулярная революция охватила университеты США в 1980-х годах. Именно в 1990-х годах молекулярные механизмы поведенческих явлений стали широко известны (Эрик Ричард Кандел)».



Микроскопическое исследование показывает, что нервы в основном состоят из аксонов, а также различных мембран, которые обертывают их и разделяют их на пучки . Нейроны, которые дают начало нервам, не лежат полностью внутри самих нервов — их клеточные тела находятся в головном мозге, спинном мозге или периферических ганглиях . ^[5]

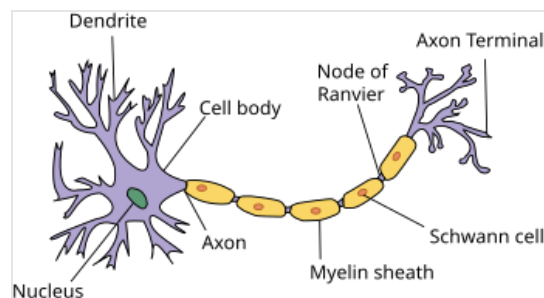
Все животные, более развитые, чем губки, имеют нервную систему. Однако даже губки , одноклеточные животные и неживотные, такие как слизевики, имеют межклеточные сигнальные механизмы, которые являются предшественниками нейронов. ^[9] У радиально-симметричных животных, таких как медузы и гидры, нервная система состоит из нервной сети , диффузной сети изолированных клеток. ^[10] У билатеральных животных, которые составляют подавляющее большинство существующих видов, нервная система имеет общую структуру, которая возникла в начале эдиакарского периода, более 550 миллионов лет назад. ^{[11] [12]}

Клетки

Нервная система содержит две основные категории или типа клеток: нейроны и глиальные клетки .

Нейроны

Нервная система определяется наличием особого типа клеток — нейронов (иногда называемых «нейронами» или «нервными клетками»). ^[5] Нейроны можно отличить от других клеток по ряду признаков, но их наиболее фундаментальным свойством является то, что они взаимодействуют с другими клетками через синапсы , которые представляют собой мембранно-мембранные соединения, содержащие молекулярные механизмы, которые обеспечивают быструю передачу сигналов, как электрических, так и химических. ^[5] Многие типы нейронов обладают аксонами , протоплазматическими выпячиваниями, которые могут простираться до отдаленных частей тела и создавать тысячи синаптических контактов; ^[13] аксоны обычно распространяются по всему телу пучками, называемыми нервами.



Структура типичного нейрона с шванновскими клетками в периферической нервной системе

Даже в нервной системе одного вида, например, человека, существуют сотни различных типов нейронов с широким разнообразием морфологии и функций. ^[13] К ним относятся сенсорные нейроны , которые преобразуют физические стимулы, такие как свет и звук, в нервные сигналы, и двигательные нейроны , которые преобразуют нервные сигналы в активацию мышц или желез; однако у многих видов подавляющее большинство нейронов участвует в формировании централизованных структур (мозга и ганглиев), и они получают все свои входные данные от других нейронов и отправляют свои выходные данные другим нейронам. ^[5]

Глиальные клетки

Глиальные клетки (названные от греческого «клей») — это ненейронные клетки, которые обеспечивают поддержку и питание, поддерживают гомеостаз, образуют миелин и участвуют в передаче сигналов в нервной системе. [14] В человеческом мозге, по оценкам, общее количество глиальных клеток примерно равно количеству нейронов, хотя пропорции различаются в разных областях мозга. [15] Среди наиболее важных функций глиальных клеток — поддержка нейронов и удержание их на месте; снабжение нейронов питательными веществами; электрическая изоляция нейронов; уничтожение патогенов и удаление мертвых нейронов; и предоставление направляющих сигналов, направляющих аксоны нейронов к их целям. [14] Очень важный тип глиальных клеток (олигодендроциты в центральной нервной системе и шванновские клетки в периферической нервной системе) генерирует слой жирового вещества, называемого миелином, который обволакивает аксоны и обеспечивает электрическую изоляцию, что позволяет им передавать потенциалы действия гораздо быстрее и эффективнее. Последние данные свидетельствуют о том, что глиальные клетки, такие как микроглия и астроциты, служат важными резидентными иммунными клетками в центральной нервной системе.

Анатомия позвоночных

Нервная система позвоночных (включая человека) делится на центральную нервную систему (ЦНС) и периферическую нервную систему (ПНС). [16] ЦНС является основным отделом и состоит из головного и спинного мозга. [16] Спинной мозг находится в позвоночном канале, а мозг — в черепной полости. ЦНС окружена и защищена мозговыми оболочками, трехслойной системой мембран, включая прочный, кожистый внешний слой, называемый твердой мозговой оболочкой. Мозг также защищен черепом, а спинной мозг — позвонками.

Периферическая нервная система (ПНС) — это собирательный термин для структур нервной системы, которые не лежат в пределах ЦНС. [17] Подавляющее большинство пучков аксонов, называемых нервами, считаются принадлежащими ПНС, даже если клеточные тела нейронов, к которым они принадлежат, находятся в головном или спинном мозге. ПНС делится на соматическую и висцеральную части. Соматическая часть состоит из нервов, которые иннервируют кожу, суставы и мышцы.

Клеточные тела соматических сенсорных нейронов лежат в ганглиях задних корешков спинного мозга. Висцеральная часть, также известная как автономная нервная система, содержит нейроны, которые иннервируют внутренние органы, кровеносные сосуды и железы. Сама автономная нервная система состоит из двух частей: симпатической нервной системы и парасимпатической нервной системы. Некоторые авторы также включают сенсорные нейроны, клеточные тела которых лежат на периферии (для таких чувств, как слух), как часть ПНС; другие, однако, опускают их. [18]

Нервная система позвоночных также может быть разделена на области, называемые серым веществом и белым веществом. [19] Серое вещество (которое является серым только в сохраненной ткани, и лучше описывается как розовое или светло-коричневое в живой ткани) содержит большую долю клеточных тел нейронов. Белое вещество состоит в основном из миелинизированных аксонов и берет свой цвет от миелина. Белое вещество включает все нервы и большую часть внутренней части головного и спинного мозга. Серое вещество находится в скоплениях нейронов в головном и спинном мозге, а также в корковых слоях, которые выстилают их поверхности. Существует анатомическое соглашение, что скопление нейронов в головном или спинном мозге называется ядром, тогда как скопление нейронов на периферии называется ганглием. [20] Однако есть несколько исключений из этого правила, в частности, часть переднего мозга, называемая базальными ганглиями. [21]

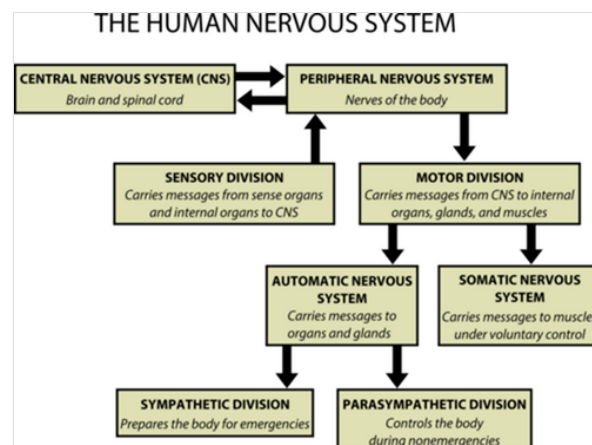
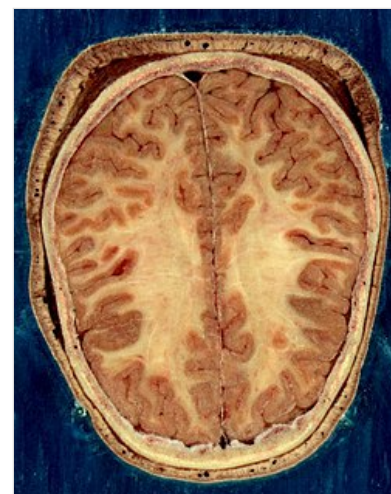


Схема нервной системы человека



Горизонтальное сечение головы взрослой женщины, показывающее кожу, череп и мозг с серым веществом (коричневым на этом изображении) и лежащим под ним белым веществом.

Сравнительная анатомия и эволюция

Нейронные предшественники у губок

У губок нет клеток, соединенных друг с другом синаптическими соединениями, то есть нет нейронов, и, следовательно, нет нервной системы. Однако у них есть гомологи многих генов, которые играют ключевую роль в синаптической функции. Недавние исследования показали, что клетки губок экспрессируют группу белков, которые объединяются вместе, образуя структуру,

напоминающую постсинаптическую плотность (часть синапса, принимающую сигнал). ^[9] Однако функция этой структуры в настоящее время неясна. Хотя клетки губок не демонстрируют синаптической передачи, они общаются друг с другом посредством кальциевых волн и других импульсов, которые опосредуют некоторые простые действия, такие как сокращение всего тела. ^[22]

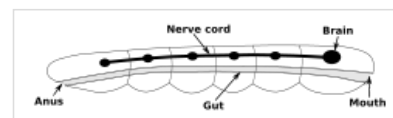
Лучистый

Медузы , гребневики и родственные им животные имеют диффузные нервные сети, а не центральную нервную систему. У большинства медуз нервная сеть распределена более или менее равномерно по всему телу; у гребневиков она сосредоточена около рта. Нервные сети состоят из сенсорных нейронов, которые улавливают химические, тактильные и визуальные сигналы; двигательных нейронов, которые могут активировать сокращения стенки тела; и промежуточных нейронов, которые обнаруживают паттерны активности в сенсорных нейронах и в ответ посылают сигналы группам двигательных нейронов. В некоторых случаях группы промежуточных нейронов объединяются в дискретные ганглии . ^[10]

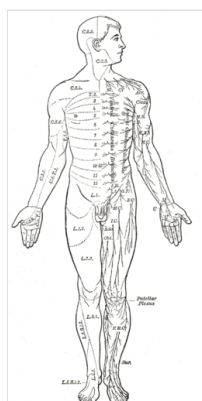
Развитие нервной системы у radiata относительно неструктурировано. В отличие от bilaterians , radiata имеют только два слоя первичных клеток, энтодерму и эктодерму . Нейроны генерируются из специального набора эктодермальных клеток-предшественников, которые также служат предшественниками для любого другого типа эктодермальных клеток. ^[23]

Билатерия

Подавляющее большинство существующих животных являются билатериями , то есть животными, у которых левая и правая стороны являются приблизительными зеркальными отражениями друг друга. Считается, что все билатерии произошли от общего червеобразного предка, который появляется в виде окаменелостей, начиная с эдиакарского периода, 550–600 миллионов лет назад. ^[11] Основная форма тела билатерий представляет собой трубку с полой кишечной полостью, идущей ото рта до ануса, и нервный тяж с расширением («ганглием») для каждого сегмента тела, с особенно большим ганглием спереди, называемым «мозгом».



Нервная система билатерального животного в виде нервного тяжа с сегментарными утолщениями и «мозгом» спереди.



Площадь поверхности тела человека, иннервируемая каждым спинномозговым нервом

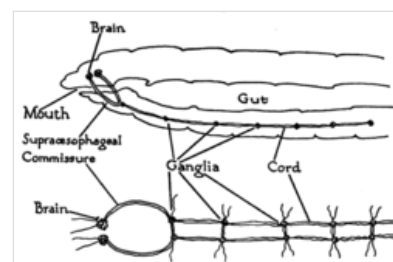
Даже млекопитающие, включая людей, демонстрируют сегментированный билатеральный план тела на уровне нервной системы. Спинной мозг содержит ряд сегментарных ганглиев, каждый из которых дает начало двигательным и чувствительным нервам, которые иннервируют часть поверхности тела и подлежащей мускулатуры. На конечностях схема иннервации сложная, но на туловище она дает начало ряду узких полос. Три верхних сегмента принадлежат головному мозгу, давая начало переднему мозгу, среднему мозгу и заднему мозгу. ^[24]

Билатерий можно разделить на основе событий, которые происходят на очень ранних стадиях эмбрионального развития, на две группы (суперфилы), называемые первичноротыми и вторичноротыми . ^[25] Вторичноротые включают позвоночных, а также иглокожих , полухордовых (в основном желудевых червей) и ксенотурбеллиданов . ^[26] Первичноротые, более разнообразная группа, включают членистоногих , моллюсков и многочисленные типы «червей». Между двумя группами существует основное различие в размещении нервной системы внутри тела: первичноротые обладают нервным тяжем на вентральной (обычно нижней) стороне тела, тогда как у вторичноротых нервный тяж находится на дорсальной (обычно верхней) стороне. Фактически, многочисленные аспекты тела инвертированы между двумя группами, включая паттерны экспрессии нескольких генов, которые показывают дорсально-вентральные градиенты. Большинство анатомов теперь считают, что тела первичноротых и вторичноротых «перевернуты» по отношению друг к другу, гипотеза, впервые предложенная Жоффруа Сент-Илером для насекомых по сравнению с позвоночными. Так, например, у насекомых есть нервные стволы, которые проходят вдоль вентральной средней линии тела, в то время как у всех позвоночных спинной мозг проходит вдоль дорсальной средней линии. ^[27]

Черви

Черви являются простейшими билатеральными животными и демонстрируют базовую структуру билатеральной нервной системы наиболее простым способом. Например, у дождевых червей есть двойные нервные тяжи, проходящие вдоль всего тела и сливающиеся в хвосте и во рту. Эти нервные тяжи соединены поперечными нервами, как ступеньки лестницы. Эти поперечные нервы помогают координировать две стороны животного. Два ганглия на голове (« нервное кольцо ») функционируют подобно простому мозгу . Фоторецепторы на глазных пятнах животного обеспечивают сенсорную информацию о свете и темноте. ^[28]

Нервная система одного очень маленького круглого червя, нематоды *Caenorhabditis elegans* , была полностью картирована в коннектоме , включая его синапсы. Каждый нейрон и его клеточная линия были зарегистрированы, и большинство, если не все, нейронных связей известны. У этого вида нервная система является полово-диморфной ; нервные системы

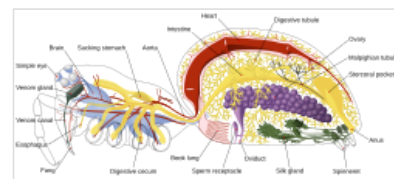


Нервная система дождевого червя. Вверху: вид сбоку на переднюю часть червя. Внизу: нервная система изолирована, вид сверху

двух полов, самцов и самок- гермафродитов , имеют разное количество нейронов и групп нейронов, которые выполняют специфические для пола функции. У *C. elegans* у самцов ровно 383 нейрона, в то время как у гермафродитов ровно 302 нейрона. [29]

Членистоногие

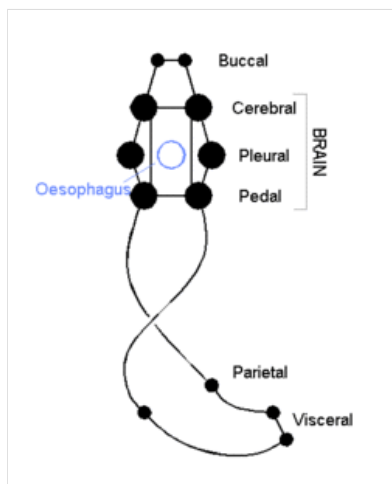
Членистоногие , такие как насекомые и ракообразные , имеют нервную систему, состоящую из ряда ганглиев , соединенных брюшным нервным тяжем, состоящим из двух параллельных связок, проходящих вдоль длины живота . [30] Обычно каждый сегмент тела имеет один ганглий с каждой стороны, хотя некоторые ганглии сливаются, образуя мозг и другие крупные ганглии. Головной сегмент содержит мозг, также известный как надглоточный ганглий . В нервной системе насекомых мозг анатомически разделен на протоцеребрум , дейтоцеребрум и тритоцеребрум . Сразу за мозгом находится подглоточный ганглий , который состоит из трех пар слитых ганглиев. Он контролирует ротовые части , слюнные железы и определенные мышцы . Многие членистоногие имеют хорошо развитые органы чувств , включая сложные глаза для зрения и антенны для обоняния и ощущения феромонов . Сенсорная информация от этих органов обрабатывается мозгом.



Внутренняя анатомия паука, нервная система показана синим цветом.

У насекомых многие нейроны имеют тела клеток, которые расположены на краю мозга и электрически пассивны — тела клеток служат только для обеспечения метаболической поддержки и не участвуют в передаче сигналов. Протоплазматическое волокно отходит от тела клетки и обильно разветвляется, некоторые части передают сигналы, а другие принимают сигналы. Таким образом, большинство частей мозга насекомых имеют пассивные тела клеток, расположенные по периферии, в то время как обработка нейронных сигналов происходит в клубке протоплазматических волокон, называемых нейропилем , внутри. [31]

Моллюски



Упрощенная схема нервной системы моллюска

Головные моллюски имеют две пары основных нервных тяжей, организованных вокруг ряда парных ганглиев, висцеральные тяжи обслуживают внутренние органы, а педальные — ногу. Большинство пар соответствующих ганглиев по обе стороны тела связаны комиссурами (относительно большими пучками нервов). Ганглии над кишечником — это церебральный, плевральный и висцеральный, которые расположены над пищеводом (пищеводом). Педальные ганглии, которые управляют ногами, находятся под пищеводом, а их комиссуры и соединительные элементы с церебральными и плевральными ганглиями окружают пищевод в околопищеводном нервном кольце или нервном воротнике . [32] : 284–291

У бесцефальных моллюсков (т. е. двустворчатых) также есть это кольцо, но оно менее очевидно и менее важно. У двустворчатых моллюсков есть только три пары ганглиев — церебральные, педальные и висцеральные — причем висцеральный является самым большим и важным из трех, функционирующим как главный центр «мышления». [33] [34] У некоторых, таких как гребешки, есть глаза по краям их раковин, которые соединены с парой петлевых нервов и которые обеспечивают способность различать свет и тень.

«Идентифицированные» нейроны

Нейрон называется идентифицированным, если он обладает свойствами, отличающими его от любого другого нейрона того же животного — такими свойствами, как местоположение, нейротрансмиттер, паттерн экспрессии генов и связь — и если каждый отдельный организм, принадлежащий к тому же виду, имеет один и только один нейрон с тем же набором свойств. [35] В нервной системе позвоночных очень мало нейронов «идентифицированы» в этом смысле — у людей, как полагают, их нет — но в более простых нервных системах некоторые или все нейроны могут быть, таким образом, уникальными. У круглого червя *C. elegans* , нервная система которого описана наиболее подробно среди всех животных, каждый нейрон в организме однозначно идентифицируем, с тем же местоположением и теми же связями у каждого отдельного червя. Одним из заметных следствий этого факта является то, что форма нервной системы *C. elegans* полностью определяется геномом, без пластичности, зависящей от опыта. [29]

Мозг многих моллюсков и насекомых также содержит значительное количество идентифицированных нейронов. [35] У позвоночных наиболее известными идентифицированными нейронами являются гигантские клетки Маутнера рыб. [36] У каждой рыбы есть две клетки Маутнера, в нижней части ствола мозга, одна с левой стороны и одна с правой. Каждая клетка Маутнера имеет аксон, который пересекается, иннервируя нейроны на том же уровне мозга, а затем перемещается вниз по спинному мозгу, создавая многочисленные связи по мере своего продвижения. Синапсы, генерируемые клеткой Маутнера, настолько мощны, что один потенциал действия вызывает основную поведенческую реакцию: в течение миллисекунд рыба изгибает свое тело в С-образную форму , затем выпрямляется, тем самым быстро продвигаясь вперед. Функционально это быстрая реакция спасения, которая проще всего запускается сильной звуковой волной или волной давления, воздействующей на орган боковой линии рыбы. Клетки Маутнера — не единственные идентифицированные нейроны у рыб — существует еще около 20 типов, включая пары «аналогов клеток

Маутнера» в каждом сегментарном ядре спинного мозга. Хотя клетка Маутнера способна вызывать реакцию избегания индивидуально, в контексте обычного поведения другие типы клеток обычно способствуют формированию амплитуды и направления реакции.

Клетки Маутнера были описаны как командные нейроны . Командный нейрон — это особый тип идентифицированного нейрона, определяемый как нейрон, который способен управлять определенным поведением индивидуально. ^[37] Такие нейроны чаще всего появляются в системах быстрого побега различных видов — гигантский аксон кальмара и гигантский синапс кальмара , используемые для пионерских экспериментов в нейрофизиологии из-за их огромного размера, оба участвуют в схеме быстрого побега кальмара. Однако концепция командного нейрона стала спорной из-за исследований, показывающих, что некоторые нейроны, которые изначально, казалось, соответствовали описанию, на самом деле были способны вызывать ответ только в ограниченном наборе обстоятельств. ^[38]

Функция

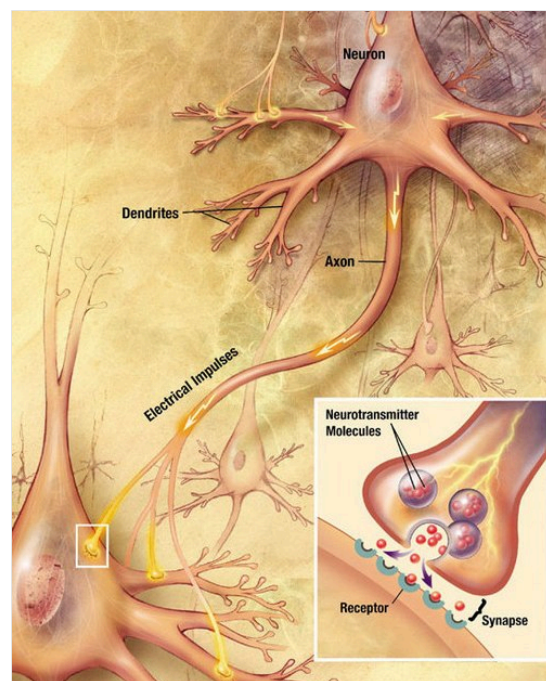
На самом базовом уровне функция нервной системы заключается в передаче сигналов от одной клетки к другим или от одной части тела к другим. Существует множество способов, которыми клетка может передавать сигналы другим клеткам. Один из них — это высвобождение химических веществ, называемых гормонами , во внутреннюю циркуляцию, чтобы они могли диффундировать в отдаленные места. В отличие от этого «трансляционного» режима передачи сигналов, нервная система обеспечивает сигналы «точка-точка» — нейроны проецируют свои аксоны в определенные целевые области и устанавливают синаптические связи с определенными целевыми клетками. ^[39] Таким образом, нейронная передача сигналов способна к гораздо более высокому уровню специфичности, чем гормональная передача сигналов. Она также намного быстрее: самые быстрые нервные сигналы распространяются со скоростью, превышающей 100 метров в секунду.

На более интегративном уровне основная функция нервной системы заключается в управлении телом. ^[5] Она делает это, извлекая информацию из окружающей среды с помощью сенсорных рецепторов, отправляя сигналы, которые кодируют эту информацию в центральную нервную систему, обрабатывая информацию для определения соответствующей реакции и отправляя выходные сигналы мышцам или железам для активации реакции. Эволюция сложной нервной системы сделала возможным для различных видов животных иметь продвинутые способности восприятия, такие как зрение, сложные социальные взаимодействия, быстрая координация систем органов и интегрированная обработка параллельных сигналов. У людей сложность нервной системы делает возможным наличие языка, абстрактного представления концепций, передачи культуры и многих других особенностей человеческого общества, которые не существовали бы без человеческого мозга.

Нейроны и синапсы

Большинство нейронов посылают сигналы через свои аксоны , хотя некоторые типы способны к коммуникации от дендрита к дендриту. (На самом деле, типы нейронов, называемые амакриновыми клетками , не имеют аксонов и взаимодействуют только через свои дендриты.) Нейронные сигналы распространяются вдоль аксона в форме электрохимических волн, называемых потенциалами действия , которые производят сигналы от клетки к клетке в точках, где окончания аксона устанавливают синаптический контакт с другими клетками. ^[40]

Синапсы могут быть электрическими или химическими. Электрические синапсы устанавливают прямые электрические связи между нейронами, ^[41] но химические синапсы гораздо более распространены и гораздо более разнообразны по функциям. ^[42] В химическом синапсе клетка, которая посылает сигналы, называется пресинаптической, а клетка, которая получает сигналы, называется постсинаптической. Как пресинаптическая, так и постсинаптическая области заполнены молекулярными механизмами, которые выполняют процесс передачи сигналов. Пресинаптическая область содержит большое количество крошечных сферических сосудов, называемых синаптическими пузырьками , заполненных химическими веществами нейротрансмиттеров . ^[40] Когда пресинаптическое окончание подвергается электрической стимуляции, активируется массив молекул, встроенных в мембрану, и заставляют содержимое пузырьков высвобождаться в узкое пространство между пресинаптической и постсинаптической мембранами, называемое синаптической щелью . Затем нейротрансмиттер связывается с рецепторами, встроенными в постсинаптическую мембрану, заставляя их перейти в активированное состояние. ^[42] В зависимости от типа рецептора, результирующий эффект на постсинаптическую клетку может быть возбуждающим, тормозным или модуляторным более сложным образом. Например, высвобождение



Основные элементы синаптической передачи.

Электрохимическая волна, называемая потенциалом действия, распространяется по аксону нейрона . Когда волна достигает синапса , она вызывает высвобождение небольшого количества молекул нейромедиатора , которые связываются с молекулами химических рецепторов в мембране клетки-мишени .

нейротрансмиттера ацетилхолина при синаптическом контакте между двигательным нейроном и мышечной клеткой вызывает быстрое сокращение мышечной клетки. ^[43] Весь процесс синаптической передачи занимает всего лишь долю миллисекунды, хотя воздействие на постсинаптическую клетку может длиться гораздо дольше (даже неопределенно долго, в случаях, когда синаптический сигнал приводит к формированию следа памяти) . ^[13]

Существуют буквально сотни различных типов синапсов. Фактически, известно более сотни нейротрансмиттеров, и многие из них имеют несколько типов рецепторов. ^[44] Многие синапсы используют более одного нейротрансмиттера — обычно синапс использует один быстродействующий низкомолекулярный нейротрансмиттер, такой как глутамат или ГАМК , вместе с одним или несколькими пептидными нейротрансмиттерами, которые играют более медленную модуляторную роль. Молекулярные нейробиологи обычно делят рецепторы на две большие группы: химически управляемые ионные каналы и системы вторичных мессенджеров . Когда химически управляемый ионный канал активируется, он образует проход, который позволяет определенным типам ионов проходить через мембрану. В зависимости от типа иона воздействие

на целевую клетку может быть возбуждающим или ингибирующим. Когда активируется система вторичных посредников, она запускает каскад молекулярных взаимодействий внутри клетки-мишени, что в конечном итоге может привести к широкому спектру сложных эффектов, таких как повышение или снижение чувствительности клетки к стимулам или даже изменение транскрипции генов .

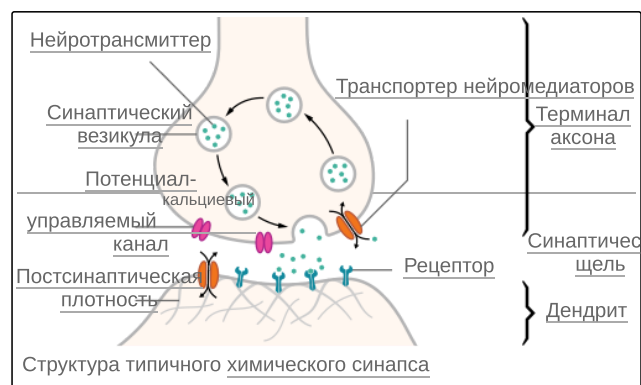
Согласно правилу, называемому принципом Дейла , которое имеет лишь несколько известных исключений, нейрон высвобождает одни и те же нейротрансмиттеры во всех своих синапсах. ^[45] Это не означает, однако, что нейрон оказывает одинаковое воздействие на все свои мишени, поскольку воздействие синапса зависит не от нейротрансмиттера, а от рецепторов, которые он активирует. ^[42] Поскольку разные мишени могут (и часто делают это) использовать разные типы рецепторов, нейрон может оказывать возбуждающее воздействие на один набор клеток-мишеней, ингибирующее воздействие на другие и сложное модуляторное воздействие на третьи. Тем не менее, случается так, что два наиболее широко используемых нейротрансмиттера, глутамат и ГАМК , оказывают в значительной степени согласованные эффекты. У глутамата есть несколько широко распространенных типов рецепторов, но все они являются возбуждающими или модуляторными. Аналогично, у ГАМК есть несколько широко распространенных типов рецепторов, но все они являются ингибирующими. ^[46] Из-за этой последовательности глутаматергические клетки часто называют «возбуждающими нейронами», а ГАМКергические клетки — «тормозными нейронами». Строго говоря, это злоупотребление терминологией — возбуждающими и тормозными являются рецепторы, а не нейроны — но это часто встречается даже в научных публикациях.

Один очень важный подвид синапсов способен формировать следы памяти посредством длительных изменений в силе синапсов, зависящих от активности. ^[47] Наиболее известная форма нейронной памяти — это процесс, называемый долговременной потенциацией (сокращенно ДП), который работает в синапсах, которые используют нейротрансмиттер глутамат , действующий на особый тип рецептора, известный как рецептор NMDA . ^[48] Рецептор NMDA обладает «ассоциативным» свойством: если две клетки, участвующие в синапсе, обе активируются примерно в одно и то же время, открывается канал, который позволяет кальцию поступать в целевую клетку. ^[49] Вход кальция инициирует каскад вторичных мессенджеров, который в конечном итоге приводит к увеличению количества рецепторов глутамата в целевой клетке, тем самым увеличивая эффективную силу синапса. Это изменение силы может длиться неделями или дольше. С момента открытия ДВП в 1973 году было обнаружено много других типов следов синаптической памяти, включающих увеличение или уменьшение синаптической силы, которые вызываются различными условиями и длятся в течение различных периодов времени. ^[48] Система вознаграждения , которая, например, подкрепляет желаемое поведение, зависит от вариантной формы ДВП, которая обусловлена дополнительным входным сигналом, поступающим из сигнального пути вознаграждения, который использует дофамин в качестве нейромедиатора. ^[50] Все эти формы синаптической модифицируемости, взятые в совокупности, приводят к нейронной пластичности , то есть к способности нервной системы адаптироваться к изменениям в окружающей среде.

Нейронные цепи и системы

Основная нейронная функция отправки сигналов другим клеткам включает в себя способность нейронов обмениваться сигналами друг с другом. Сети, образованные взаимосвязанными группами нейронов, способны выполнять широкий спектр функций, включая обнаружение признаков, генерацию паттернов и синхронизацию, ^[51] и, как считается, существует бесчисленное множество возможных типов обработки информации. Уоррен Маккалок и Уолтер Питтс показали в 1943 году, что даже искусственные нейронные сети, образованные из сильно упрощенной математической абстракции нейрона, способны к универсальным вычислениям . ^[52]

Исторически в течение многих лет преобладающим взглядом на функцию нервной системы было представление о ней как об ассоциаторе стимул-реакция. ^[53] В этой концепции нейронная обработка начинается со стимулов, которые активируют сенсорные нейроны, производя сигналы, которые распространяются по цепям связей в спинном и головном мозге, в конечном итоге вызывая активацию двигательных нейронов и, таким образом, сокращение мышц, т. е. явные реакции. Декарт считал, что все поведение



животных и большую часть поведения людей можно объяснить с точки зрения цепей стимул-реакция, хотя он также считал, что высшие когнитивные функции, такие как язык, не могут быть объяснены механистически. [54] Чарльз Шеррингтон в своей влиятельной книге 1906 года «*Интегративное действие нервной системы*» [53] разработал концепцию механизмов стимул-реакция гораздо более подробно, а бихевиоризм, школа мысли, которая доминировала в психологии до середины 20-го века, пытался объяснить каждый аспект человеческого поведения в терминах стимул-реакция. [55]

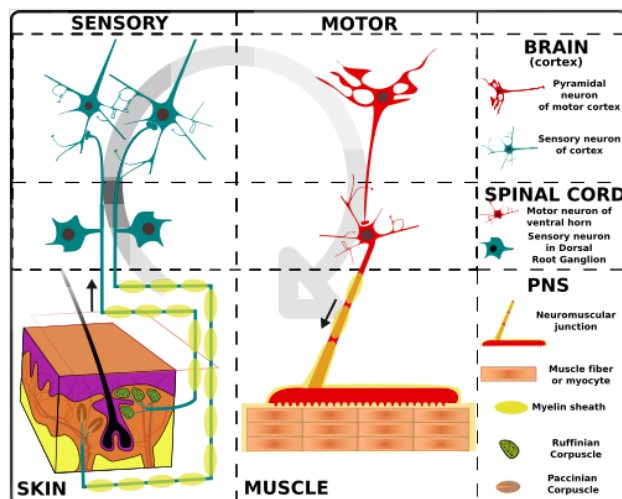
Однако экспериментальные исследования электрофизиологии, начавшиеся в начале 20-го века и достигшие высокой производительности к 1940-м годам, показали, что нервная система содержит множество механизмов для поддержания возбудимости клеток и генерации паттернов активности внутренне, без необходимости внешнего стимула. [56] Было обнаружено, что нейроны способны производить регулярные последовательности потенциалов действия или последовательности всплесков, даже в полной изоляции. [57] Когда внутренне активные нейроны связаны друг с другом в сложные цепи, возможности для генерации замысловатых временных паттернов становятся гораздо более обширными. [51] Современная концепция рассматривает функцию нервной системы частично с точки зрения цепей стимул-реакция, а частично с точки зрения внутренне генерируемых паттернов активности — оба типа активности взаимодействуют друг с другом, чтобы генерировать полный репертуар поведения. [58]



Иллюстрация болевого пути из «Трактата о человеке» Рене Декарта

Рефлексы и другие схемы «стимул-реакция»

Простейшим типом нейронной цепи является рефлекторная дуга, которая начинается с сенсорного входа и заканчивается моторным выходом, проходя через последовательность нейронов, соединенных последовательно. [59] Это можно продемонстрировать на примере «рефлекса отдергивания», заставляющего руку отдергиваться после прикосновения к горячей плите. Цепь начинается с сенсорных рецепторов в коже, которые активируются вредными уровнями тепла: особый тип молекулярной структуры, встроенный в мембрану, заставляет тепло изменять электрическое поле через мембрану. Если изменение электрического потенциала достаточно велико, чтобы пройти заданный порог, оно вызывает потенциал действия, который передается по аксону рецепторной клетки в спинной мозг. Там аксон устанавливает возбуждающие синаптические контакты с другими клетками, некоторые из которых проецируются (отправляют аксональный выход) в ту же область спинного мозга, другие проецируются в мозг. Одной из целей является набор спинальных интернейронов, которые проецируются на двигательные нейроны, контролирующие мышцы руки. Интернейроны возбуждают двигательные нейроны, и если возбуждение достаточно сильное, некоторые из двигательных нейронов генерируют потенциалы действия, которые перемещаются по их аксонам до точки, где они создают возбуждающие синаптические контакты с мышечными клетками. Возбуждающие сигналы вызывают сокращение мышечных клеток, что приводит к изменению углов суставов в руке, оттягивая руку.



Упрощенная схема основных функций нервной системы: сигналы улавливаются сенсорными рецепторами и отправляются в спинной и головной мозг, где происходит обработка, в результате которой сигналы отправляются обратно в спинной мозг, а затем к двигательным нейронам.

В действительности эта простая схема подвержена многочисленным осложнениям. [59] Хотя для простейших рефлексов существуют короткие нейронные пути от сенсорного нейрона к двигательному нейрону, есть также другие близлежащие нейроны, которые участвуют в цепи и модулируют ответ. Кроме того, существуют проекции от головного мозга к спинному мозгу, которые способны усиливать или подавлять рефлекс.

Хотя самые простые рефлексы могут опосредоваться цепями, лежащими полностью в спинном мозге, более сложные реакции зависят от обработки сигнала в мозге. [60] Например, когда объект на периферии поля зрения движется, и человек смотрит в его сторону, инициируются многие этапы обработки сигнала. Первоначальный сенсорный ответ в сетчатке глаза и конечный двигательный ответ в глазодвигательных ядрах ствола мозга не так уж и отличаются от тех, что возникают в простом рефлексе, но промежуточные этапы совершенно иные. Вместо одно- или двухступенчатой цепочки обработки визуальные сигналы проходят, возможно, через дюжину этапов интеграции, включающих таламус, кору головного мозга, базальные ганглии, верхние холмики, мозжечок и несколько ядер ствола мозга. Эти области выполняют функции обработки сигнала, которые включают обнаружение признаков, перцептивный анализ, припоминание, принятие решений и планирование движений. [61]

Обнаружение признаков — это способность извлекать биологически значимую информацию из комбинаций сенсорных сигналов. [62] Например, в зрительной системе сенсорные рецепторы в сетчатке глаза способны обнаруживать «точки света» во внешнем мире только по отдельности. [63] Зрительные нейроны второго уровня получают входные данные от групп первичных рецепторов,

нейроны более высокого уровня получают входные данные от групп нейронов второго уровня и так далее, образуя иерархию стадий обработки. На каждой стадии важная информация извлекается из ансамбля сигналов, а неважная информация отбрасывается. К концу процесса входные сигналы, представляющие «точки света», преобразуются в нейронное представление объектов окружающего мира и их свойств. Самая сложная сенсорная обработка происходит внутри мозга, но сложное извлечение признаков также происходит в спинном мозге и в периферических сенсорных органах, таких как сетчатка.

Генерация внутренних паттернов

Хотя механизмы «стимул-реакция» являются наиболее простыми для понимания, нервная система также способна управлять телом способами, которые не требуют внешнего стимула, посредством внутренне генерируемых ритмов активности. Из-за разнообразия чувствительных к напряжению ионных каналов, которые могут быть встроены в мембрану нейрона, многие типы нейронов способны, даже в изоляции, генерировать ритмические последовательности потенциалов действия или ритмические чередования между высокоскоростным всплеском и покоем. Когда нейроны, которые являются внутренне ритмичными, соединяются друг с другом возбуждающими или тормозными синапсами, полученные сети способны к широкому спектру динамического поведения, включая динамику аттрактора , периодичность и даже хаос . Сеть нейронов, которая использует свою внутреннюю структуру для генерации временно структурированного вывода, не требуя соответствующего временно структурированного стимула, называется центральным генератором паттернов .

Генерация внутренних паттернов работает в широком диапазоне временных масштабов, от миллисекунд до часов и дольше. Одним из важнейших типов временных паттернов является циркадная ритмичность , то есть ритмичность с периодом приблизительно 24 часа. Все изученные животные демонстрируют циркадные колебания нейронной активности, которые контролируют циркадные изменения в поведении, такие как цикл сна и бодрствования. Экспериментальные исследования, проведенные в 1990-х годах, показали, что циркадные ритмы генерируются «генетическими часами», состоящими из специального набора генов, уровень экспрессии которых повышается и понижается в течение дня. Такие разные животные, как насекомые и позвоночные, имеют схожую систему генетических часов. Циркадные часы зависят от света, но продолжают работать даже при постоянном уровне освещенности и отсутствии других внешних сигналов времени суток. Гены часов экспрессируются во многих частях нервной системы, а также во многих периферических органах, но у млекопитающих все эти «тканевые часы» поддерживаются в синхронном состоянии с помощью сигналов, исходящих от главного хронометриста в крошечной части мозга, называемой супрахиазматическим ядром .

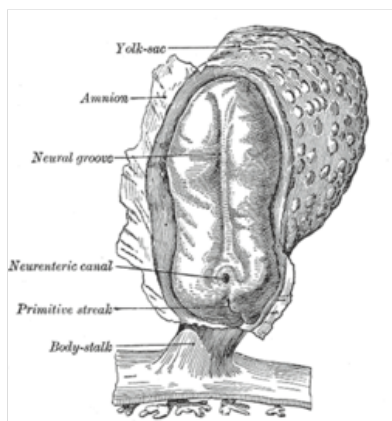
Зеркальные нейроны

Зеркальный нейрон — это нейрон, который активируется как при действии животного, так и при наблюдении за тем же действием, выполняемым другим. ^{[64] [65] [66]} Таким образом, нейрон «отражает» поведение другого, как будто наблюдатель сам действует. Такие нейроны были непосредственно обнаружены у видов приматов . ^[67] Было показано, что у птиц есть подражательное резонансное поведение, и неврологические данные свидетельствуют о наличии некоторой формы системы зеркалирования. ^{[67] [68]} У людей активность мозга, соответствующая активности зеркальных нейронов, была обнаружена в премоторной коре , дополнительной двигательной области , первичной соматосенсорной коре и нижней теменной коре . ^[69] Функция зеркальной системы является предметом многочисленных спекуляций. Многие исследователи в области когнитивной нейронауки и когнитивной психологии считают, что эта система обеспечивает физиологический механизм для сопряжения восприятия и действия (см. общую теорию кодирования). ^[66] Они утверждают, что зеркальные нейроны могут быть важны для понимания действий других людей и для обучения новым навыкам путем имитации. Некоторые исследователи также предполагают, что зеркальные системы могут имитировать наблюдаемые действия и, таким образом, способствовать развитию навыков теории разума , ^{[70] [71]} в то время как другие связывают зеркальные нейроны с языковыми способностями. ^[72] Однако на сегодняшний день не было выдвинуто ни одной широко принятой нейронной или вычислительной модели для описания того, как активность зеркальных нейронов поддерживает когнитивные функции, такие как имитация. ^[73] Некоторые нейробиологи предупреждают, что заявления о роли зеркальных нейронов не подтверждаются адекватными исследованиями. ^{[74] [75]}

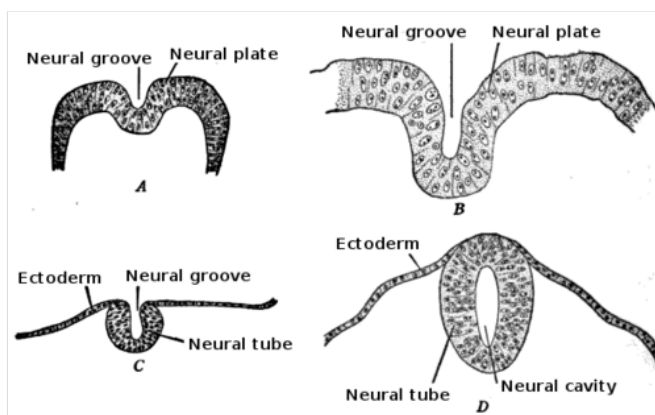
Разработка

У позвоночных ориентиры эмбрионального развития нейронов включают рождение и дифференциацию нейронов из предшественников стволовых клеток , миграцию незрелых нейронов из мест их рождения в эмбрионе в их конечные положения, рост аксонов из нейронов и направление подвижного конуса роста через эмбрион к постсинаптическим партнерам, генерацию синапсов между этими аксонами и их постсинаптическими партнерами и, наконец, пожизненные изменения в синапсах, которые, как считается, лежат в основе обучения и памяти. ^[76]

Все билатеральные животные на ранней стадии развития образуют гастралу , которая поляризована, один конец которой называется анимальным полюсом , а другой — вегетативным полюсом . Гастрола имеет форму диска с тремя слоями клеток, внутренний слой называется энтодермой , который дает начало выстилке большинства внутренних органов, средний слой называется мезодермой , который дает начало костям и мышцам, и внешний слой называется эктодермой , который дает начало коже и нервной системе. ^[77]



Человеческий эмбрион, показывающий нервную бороздку



Четыре стадии развития нервной трубки у человеческого эмбриона

У позвоночных первым признаком нервной системы является появление тонкой полоски клеток вдоль центра спины, называемой нервной пластинкой. Внутренняя часть нервной пластинки (вдоль средней линии) предназначена для того, чтобы стать центральной нервной системой (ЦНС), внешняя часть — периферической нервной системой (ПНС). По мере развития вдоль средней линии появляется складка, называемая нервной бороздкой. Эта складка углубляется, а затем закрывается наверху. В этот момент будущая ЦНС выглядит как цилиндрическая структура, называемая нервной трубкой, тогда как будущая ПНС выглядит как две полоски ткани, называемые нервным гребнем, идущие продольно над нервной трубкой. Последовательность стадий от нервной пластинки до нервной трубки и нервного гребня известна как нейруляция.

В начале 20-го века ряд известных экспериментов Ганса Шпемана и Хильды Мангольд показали, что формирование нервной ткани «индуцируется» сигналами от группы мезодермальных клеток, называемых областью-организатором.^[76] Однако на протяжении десятилетий природа нейронной индукции терпела поражение во всех попытках ее понять, пока, наконец, она не была решена генетическими подходами в 1990-х годах. Индукция нервной ткани требует ингибирования гена так называемого костного морфогенетического белка, или BMP. В частности, по-видимому, задействован белок BMP4. Два белка, называемые Noggin и Chordin, оба секретируемые мезодермой, способны ингибировать BMP4 и тем самым побуждать эктодерму превращаться в нервную ткань. Похоже, что аналогичный молекулярный механизм задействован для совершенно разных типов животных, включая членистоногих, а также позвоночных. Однако у некоторых животных важную роль в индукции может играть другой тип молекул, называемый фактором роста фибробластов или FGF.

Индукция нервных тканей вызывает образование нейронных клеток-предшественников, называемых нейробластами.^[78] У дрозофилы нейробласты делятся асимметрично, так что один продукт является «материнской клеткой ганглии» (GMC), а другой — нейробластом. GMC делится один раз, чтобы дать начало либо паре нейронов, либо паре глиальных клеток. В целом нейробласт способен генерировать неопределенное количество нейронов или глии.

Как показано в исследовании 2008 года, одним из факторов, общих для всех билатеральных организмов (включая людей), является семейство секретируемых сигнальных молекул, называемых нейротрофинами, которые регулируют рост и выживание нейронов.^[79] Чжу и др. идентифицировали DNT1, первый нейротрофин, обнаруженный у мух. DNT1 имеет структурное сходство со всеми известными нейротрофинами и является ключевым фактором в судьбе нейронов у дрозофилы. Поскольку нейротрофины теперь идентифицированы как у позвоночных, так и у беспозвоночных, эти данные свидетельствуют о том, что нейротрофины присутствовали у предка, общего для билатеральных организмов, и могут представлять собой общий механизм формирования нервной системы.

Патология

Центральная нервная система защищена основными физическими и химическими барьерами. Физически головной и спинной мозг окружены прочными менингеальными мембранами и заключены в кости черепа и позвоночника, которые в совокупности образуют прочный физический щит. Химически головной и спинной мозг изолированы гематоэнцефалическим барьером, который препятствует проникновению большинства типов химических веществ из кровотока во внутреннюю часть ЦНС. Эти защитные механизмы делают ЦНС менее восприимчивой во многих отношениях, чем ПНС; однако, с другой стороны, повреждение ЦНС, как правило, имеет более серьезные последствия.

Хотя нервы, как правило, располагаются глубоко под кожей, за исключением нескольких мест, таких как локтевой нерв около локтевого сустава, они все еще относительно подвержены физическому повреждению, которое может вызвать боль, потерю чувствительности или потерю мышечного контроля. Повреждение нервов также может быть вызвано отеком или синяками в местах, где нерв проходит через узкий костный канал, как это происходит при синдроме запястного канала. Если нерв полностью



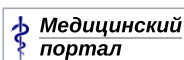
Слои, защищающие головной и спинной мозг

перерезан, он часто регенерируется , но для длинных нервов этот процесс может занять месяцы. Помимо физического повреждения, периферическая невропатия может быть вызвана многими другими медицинскими проблемами, включая генетические состояния, метаболические состояния, такие как диабет , воспалительные состояния, такие как синдром Гийена-Барре , дефицит витаминов, инфекционные заболевания, такие как проказа или опоясывающий лишай , или отравление токсинами, такими как тяжелые металлы. Во многих случаях причина не может быть определена, и они называются идиопатическими . Также возможна временная потеря функции нервов, что приводит к онемению и скованности. К распространенным причинам относятся механическое давление, падение температуры или химическое взаимодействие с местными анестетиками , такими как лидокаин .

Физическое повреждение спинного мозга может привести к потере чувствительности или движения . Если травма позвоночника не вызывает ничего хуже отека, симптомы могут быть временными, но если нервные волокна в позвоночнике фактически разрушены, потеря функции обычно является постоянной. Экспериментальные исследования показали, что спинномозговые нервные волокна пытаются восстановиться так же, как и нервные волокна, но в спинном мозге разрушение ткани обычно приводит к образованию рубцовой ткани, через которую не могут проникнуть отрастающие нервы.

Неврологическая практика в значительной степени опирается на области нейронауки и психиатрии для лечения заболеваний нервной системы с использованием различных методов нейротерапии . ^{[80][81][82]}

Смотрите также



- Кровеносная система
- Пищеварительная система
- Мышечная система
- Чувствительность

Ссылки

- Tortora, GJ; Derrickson, B. (2016). *Principles of Anatomy and Physiology* (15-е изд.). J. Wiley. ISBN 978-1-119-34373-8.
- Iadecola, Costantino (27 сентября 2017 г.). «Нейроваскулярная единица достигает зрелости: путешествие через нейроваскулярное сопряжение в здоровье и болезни» (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5657612>) . *Neuron* . **96** (1): 17– 42. doi : 10.1016/j.neuron.2017.07.030 (<https://doi.org/10.1016%2Fj.neuron.2017.07.030>) . ISSN 1097-4199 (<https://search.worldcat.org/issn/1097-4199>) . PMC 5657612 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5657612>) . PMID 28957666 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28957666>) . (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5657612>) (<https://doi.org/10.1016%2Fj.neuron.2017.07.030>) (<https://search.worldcat.org/issn/1097-4199>) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5657612>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28957666>)
- "Нервная система". *Колумбийская энциклопедия* . Издательство Колумбийского университета.
- , (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24971054>) et al. (2014). "Мозг слона в цифрах" (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4053853>) . *Front Neuroanat* . **8** : 46. doi : 10.3389/fnana.2014.00046 (<https://doi.org/10.3389%2Ffnana.2014.00046>) . PMC 4053853. (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4053853>) PMID 24971054 . (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4053853>) (<https://doi.org/10.3389%2Ffnana.2014.00046>) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4053853>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24971054>)
- Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, ред. (2000). "Гл. 2: Нервные клетки и поведение". *Принципы нейронауки* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011) . McGraw-Hill Professional. ISBN (https://archive.org/details/isbn_9780838577011) 978-0-8385-7701-1.
- Finger S (2001). "Гл. 1: Мозг в древности". *Истоки нейронауки: история исследований функций мозга* . Oxford Univ. Press. ISBN 978-0-19-514694-3.
- Фингер, стр. 43–50.
- Николетсеас Майкл М. (2010) Поведенческая и нейронная пластичность. ISBN 978-1-4537-8945-2
- Sakarya O, Armstrong KA, Adamska M и др. (2007). Vossahl L (ред.). "Постсинаптический каркас у истоков животного царства" (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1876816>). *PLOS ONE*. **2**(6): e506. Bibcode:2007PLoSO...2..506S (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2007PLoSO...2..506S>). doi: 10.1371/journal.pone.0000506 (<https://doi.org/10.1371%2Fjournal.pone.0000506>) . PMC 1876816 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1876816>) . PMID17551586 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17551586>) . (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1876816>) (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2007PLoSO...2..506S>) (<https://doi.org/10.1371%2Fjournal.pone.0000506>) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1876816>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17551586>)
- Ruppert EE, Fox RS, Barnes RD (2004). *Беспозвоночная зоология* (https://archive.org/details/isbn_9780030259821/page/111) (7-е изд.). Brooks / Cole. стр. 111–124 (https://archive.org/details/isbn_9780030259821/page/111). ISBN (https://archive.org/details/isbn_9780030259821/page/111) 0-03-025982-7.
- Балавуан Г. (2003). «Сегментированная урбилатерия: проверяемый сценарий» (<https://doi.org/10.1093/icb/43.1.137>). *Int Comp Biology*. **43**(1):137–147. doi: 10.1093/icb/43.1.137 (<https://doi.org/10.1093%2Ficb/43.1.137>) . PMID21680418 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21680418>) . (<https://doi.org/10.1093%2Ficb/43.1.137>) (<https://doi.org/10.1093%2Ficb/43.1.137>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21680418>)

12. Ортега-Эрнандес, Хавьер (29 февраля 2016 г.), *Наша ископаемая нервная система возрастом 500 миллионов лет проливает свет на эволюцию животных* (<https://theconversation.com/our-500-million-year-old-nervous-system-fossil-shines-a-light-on-animal-evolution-55460>) , The Conversation US, Inc. , получено 6 марта 2016 г. (<https://theconversation.com/our-500-million-year-old-nervous-system-fossil-shines-a-light-on-animal-evolution-55460>)
13. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, ред. (2000). "Гл. 4: Цитология нейронов". *Принципы нейронауки* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011) . McGraw-Hill Professional.ISBN (https://archive.org/details/isbn_9780838577011) 978-0-8385-7701-1.
14. Allen NJ, Barres BA (2009). «Нейронаука: Глия — больше, чем просто мозговой клей». *Nature*. **457**(7230):675–677. Bibcode:2009Natur.457..675A (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2009Natur.457..675A>). doi:10.1038/457675a (<https://doi.org/10.1038%2F457675a>). PMID19194443 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19194443>). S2CID205044137 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:205044137>) (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2009Natur.457..675A>) (<https://doi.org/10.1038%2F457675a>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19194443>) (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:205044137>)
15. Azevedo FA, Carvalho LR, Grinberg LT и др. (2009). «Равное количество нейронных и ненейронных клеток делает человеческий мозг изометрически увеличенным мозгом примата». *J. Comp. Neurol.* **513** (5): 532–541. doi : 10.1002/cne.21974 (<https://doi.org/10.1002%2Fcne.21974>) . PMID 19226510. (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19226510>) S2CID 5200449 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:5200449>) . (<https://doi.org/10.1002%2Fcne.21974>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19226510>) (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:5200449>)
16. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, ред. (2000). "Гл. 17: Анатомическая организация центральной нервной системы". *Принципы нейронауки* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011) . McGraw-Hill Professional.ISBN (https://archive.org/details/isbn_9780838577011) 978-0-8385-7701-1.
17. Standring, Susan, ред. (2005). *Gray's Anatomy* (39-е изд.). Elsevier Churchill Livingstone. стр. 233–234 (<https://archive.org/details/graysanatomyanat0000unse/page/233>) . ISBN (<https://archive.org/details/graysanatomyanat0000unse/page/233>) 978-0-443-07168-3.
18. Хаббард Дж. И. (1974). *Периферическая нервная система* (<https://archive.org/details/peripheralnervou0000hubb>) . Plenum Press. стр. vii. ISBN (<https://archive.org/details/peripheralnervou0000hubb>) 978-0-306-30764-5.
19. Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Hall WC, LaMantia AS, McNamara JO, White LE (2008). *Neuroscience*. 4-е изд. . Sinauer Associates. С. 15–16 .
20. "ганглий" (https://web.archive.org/web/20090628224336/http://www.mercksource.com/pp/us/cns/cns_hl_dorlands_split.jsp?pg=ppdocs/us/common/dorlands/dorland/four/000043442.htm) в *Медицинском словаре Дорланда*
21. Afifi AK (июль 1994). «Базальные ганглии: функциональная анатомия и физиология. Часть 1». *J. Child Neurol.* **9** (3): 249–260 . doi : 10.1177/088307389400900306 (<https://doi.org/10.1177%2F088307389400900306>) . PMID 7930403. (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/7930403>) S2CID 13045090 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:13045090>) . (<https://doi.org/10.1177%2F088307389400900306>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/7930403>) (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:13045090>)
22. Jacobs DK, Nakanishi N, Yuan D, Camara A, Nichols SA, Hartenstein V и др. (2007). "Эволюция сенсорных структур у базальных метазоа" (<https://doi.org/10.1093%2Ficb%2Ficm094>) . *Integr Comp Biol.* **47** (5): 712–723. doi : 10.1093/icb/icm094 (<https://doi.org/10.1093%2Ficb%2Ficm094>) . PMID 21669752 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21669752>) (<https://doi.org/10.1093%2Ficb%2Ficm094>) (<https://doi.org/10.1093%2Ficb%2Ficm094>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21669752>)
23. Санес Д.Х., Рех Т.А., Харрис В.А. (2006). *Развитие нервной системы* (<https://archive.org/details/developmentnervo00sane>) . Академическая пресса. стр. 3–4 (<https://archive.org/details/developmentnervo00sane/page/n17>) . ISBN (<https://archive.org/details/developmentnervo00sane>) (<https://archive.org/details/developmentnervo00sane/page/n17>) 978-0-12-618621-5.
24. Ghysen A (2003). "Происхождение и эволюция нервной системы" (<http://www.ijdb.ehu.es/web/paper.php?doi=14756331>) . *Int. J. Dev. Biol.* **47** (7–8): 555–562. CiteSeerX 10.1.1.511.5106 (<https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/summary?doi=10.1.1.511.5106>) . PMID 14756331 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14756331>) . (<http://www.ijdb.ehu.es/web/paper.php?doi=14756331>) (<https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/summary?doi=10.1.1.511.5106>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14756331>)
25. Erwin DH, Davidson EH (июль 2002 г.). "Последний общий предок билатерий" (<http://dev.biologists.org/cgi/content/short/129/13/3021>) . *Развитие* . **129** (13): 3021–3032. doi : 10.1242/dev.129.13.3021 (<https://doi.org/10.1242%2Fdev.129.13.3021>) . PMID 12070079 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12070079>) . (<http://dev.biologists.org/cgi/content/short/129/13/3021>) (<https://doi.org/10.1242%2Fdev.129.13.3021>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12070079>)
26. Bourlat SJ, Juliusdottir T, Lowe CJ, et al. (Ноябрь 2006). «Филогения вторичноротых раскрывает монофилетические хордовые и новый тип Xenoturbellida». *Nature* . **444** (7115): 85–88. Bibcode : 2006Natur.444...85B (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2006Natur.444...85B>) . doi : 10.1038/nature05241 (<https://doi.org/10.1038%2Fnature05241>) . PMID 17051155 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17051155>) . S2CID 4366885 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:4366885>) . (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2006Natur.444...85B>) (<https://doi.org/10.1038%2Fnature05241>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17051155>) (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:4366885>)
27. Lichtneckert R, Reichert H (май 2005). "Взгляд на мозг урбилатерий: консервативные механизмы генетического паттернирования в развитии мозга насекомых и позвоночных" (<https://doi.org/10.1038%2Fsj.hdy.6800664>) . *Наследственность* . **94** (5): 465–477 . Bibcode : 2005Hered..94..465L (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2005Hered..94..465L>) . doi : 10.1038/sj.hdy.6800664 (<https://doi.org/10.1038%2Fsj.hdy.6800664>) . PMID 15770230 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15770230>) . (<https://doi.org/10.1038%2Fsj.hdy.6800664>) (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2005Hered..94..465L>) (<https://doi.org/10.1038%2Fsj.hdy.6800664>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15770230>)
28. ADEY WR (February 1951). "The nervous system of the earthworm Megasclolex". *J. Comp. Neurol.* **94** (1): 57–103. doi:10.1002/cne.900940104 (<https://doi.org/10.1002%2Fcne.900940104>) . PMID 14814220 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14814220>) . S2CID 30827888 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:30827888>) .
29. "Wormbook: Specification of the nervous system" (http://www.wormbook.org/chapters/www_specnervsys/specnervsys.html) .
30. Chapman RF (1998). "Ch. 20: Nervous system" (<https://archive.org/details/insectsstructure0000chap/page/533>) . *The insects: structure and function*. Cambridge University Press. pp. 533–568 (<https://archive.org/details/insectsstructure0000chap/page/533>) . ISBN 978-0-521-57890-5.

31. Chapman, p. 546
32. Ruppert, E.E.; Fox, R.S.; Barnes, R.D. (2004). *Invertebrate Zoology* (https://archive.org/details/isbn_9780030259821) (7 ed.). Brooks / Cole. ISBN 978-0-03-025982-1.
33. Tantiwisawaruij, Sukanlaya; Rocha, Maria J.; Silva, Ana; Pardal, Miguel A.; Kovitvadhi, Uthaiwan; Rocha, Eduardo (31 August 2022). "A Stereological Study of the Three Types of Ganglia of Male, Female, and Undifferentiated Scrobicularia plana (Bivalvia)" (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC9454602>). *Animals*. **12** (17): 2248. doi:10.3390/ani12172248 (<https://doi.org/10.3390%2Fani12172248>). ISSN 2076-2615 (<https://search.worldcat.org/issn/2076-2615>). PMC 9454602 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC9454602>). PMID 36077968 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/36077968>).
34. Yurchenko, Olga V.; Skiteva, Olga I.; Voronezhskaya, Elena E.; Dyachuk, Vyacheslav A. (April 2018). "Nervous system development in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Mollusca: Bivalvia)" (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5896133>). *Frontiers in Zoology*. **15** (1): 10. doi:10.1186/s12983-018-0259-8 (<https://doi.org/10.1186%2Fs12983-018-0259-8>). ISSN 1742-9994 (<https://search.worldcat.org/issn/1742-9994>). PMC 5896133 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5896133>). PMID 29681988 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29681988>).
35. Hoyle G, Wiersma CA (1977). *Identified neurons and behavior of arthropods*. Plenum Press. ISBN 978-0-306-31001-0.
36. Stein PSG (1999). *Neurons, Networks, and Motor Behavior*. MIT Press. pp. 38–44. ISBN 978-0-262-69227-4.
37. Stein, p. 112
38. Simmons PJ, Young D (1999). *Nerve cells and animal behaviour* (https://archive.org/details/nervecellsanimal00simm_659). Cambridge University Press. p. 43 (https://archive.org/details/nervecellsanimal00simm_659/page/n53). ISBN 978-0-521-62726-9.
39. Gray PO (2006). *Psychology* (<https://archive.org/details/psychology0000gray/page/170>) (5 ed.). Macmillan. p. 170 (<https://archive.org/details/psychology0000gray/page/170>). ISBN 978-0-7167-7690-1.
40. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 9: Propagated signaling: the action potential". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
41. Hormuzdi SG, Filippov MA, Mitropoulou G, et al. (2004). "Electrical synapses: a dynamic signaling system that shapes the activity of neuronal networks". *Biochim. Biophys. Acta*. **1662** (1–2): 113–137. doi:10.1016/j.bbamem.2003.10.023 (<https://doi.org/10.1016%2Fj.bbamem.2003.10.023>). PMID 15033583 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15033583>).
42. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 10: Overview of synaptic transmission". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
43. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 11: Signaling at the nerve-muscle synapse". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
44. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 15: Neurotransmitters". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
45. Strata P, Harvey R (1999). "Dale's principle". *Brain Res. Bull.* **50** (5–6): 349–350. doi:10.1016/S0361-9230(99)00100-8 (<https://doi.org/10.1016%2FS0361-9230%2899%2900100-8>). PMID 10643431 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10643431>). S2CID 29406273 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:29406273>).
46. There are a number of exceptional situations in which GABA has been found to have excitatory effects, mainly during early development. For a review see Marty A, Llano I (June 2005). "Excitatory effects of GABA in established brain networks". *Trends Neurosci.* **28** (6): 284–289. doi:10.1016/j.tins.2005.04.003 (<https://doi.org/10.1016%2Fj.tins.2005.04.003>). PMID 15927683 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15927683>). S2CID 40022079 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:40022079>).
47. Paradiso MA, Bear MF, Connors BW (2007). *Neuroscience: Exploring the Brain* (<https://archive.org/details/neuroscienceexpl00mark/page/718>). Lippincott Williams & Wilkins. p. 718 (<https://archive.org/details/neuroscienceexpl00mark/page/718>). ISBN 978-0-7817-6003-4.
48. Cooke SF, Bliss TV (2006). "Plasticity in the human central nervous system" (<https://doi.org/10.1093/brain/awl082>). *Brain*. **129** (Pt 7): 1659–1673. doi:10.1093/brain/awl082 (<https://doi.org/10.1093%2Fbrain%2Fawl082>). PMID 16672292 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16672292>).
49. Bliss TV, Collingridge GL (January 1993). "A synaptic model of memory: long-term potentiation in the hippocampus". *Nature*. **361** (6407): 31–39. Bibcode:1993Natur.361...31B (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/1993Natur.361...31B>). doi:10.1038/361031a0 (<https://doi.org/10.1038%2F361031a0>). PMID 8421494 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8421494>). S2CID 4326182 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:4326182>).
50. Kauer JA, Malenka RC (November 2007). "Synaptic plasticity and addiction" (<https://doi.org/10.1038%2Fnrn2234>). *Nat. Rev. Neurosci.* **8** (11): 844–858. doi:10.1038/nrn2234 (<https://doi.org/10.1038%2Fnrn2234>). PMID 17948030 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17948030>). S2CID 38811195 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:38811195>).
51. Dayan P, Abbott LF (2005). *Theoretical Neuroscience: Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems*. MIT Press. ISBN 978-0-262-54185-5.
52. McCulloch WS, Pitts W (1943). "A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity". *Bull. Math. Biophys.* **5** (4): 115–133. doi:10.1007/BF02478259 (<https://doi.org/10.1007%2FBF02478259>).
53. Sherrington CS (1906). *The Integrative Action of the Nervous System* (<https://books.google.com/books?id=6KwRAAAAYAAJ>). Scribner.
54. Descartes R (1989). *Passions of the Soul*. Voss S. Hackett. ISBN 978-0-87220-035-7.
55. Baum WM (2005). *Understanding behaviorism: Behavior, Culture and Evolution*. Blackwell. ISBN 978-1-4051-1262-8.
56. Piccolino M (November 2002). "Fifty years of the Hodgkin-Huxley era". *Trends Neurosci.* **25** (11): 552–553. doi:10.1016/S0166-2236(02)02276-2 (<https://doi.org/10.1016%2FS0166-2236%2802%2902276-2>). PMID 12392928 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12392928>). S2CID 35465936 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:35465936>).
57. Johnston D, Wu SM (1995). *Foundations of cellular neurophysiology*. MIT Press. ISBN 978-0-262-10053-3.
58. Simmons PJ, Young D (1999). "Ch 1.: Introduction". *Nerve cells and animal behaviour* (<https://archive.org/details/nervecellsanimal02essimm>). Cambridge Univ. Press. ISBN 978-0-521-62726-9.

59. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 36: Spinal reflexes". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
60. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 38: Voluntary movement". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
61. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 39: The control of gaze". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
62. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 21: Coding of sensory information". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
63. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 25: Constructing the visual image". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
64. Rizzolatti, Giacomo; Craighero, Laila (2004). "The mirror-neuron system" (<http://www.kuleuven.be/mirrorneuronsystem/readlist/Rizzolatti%20&%20Craighero%202004%20-%20The%20MNS%20-%20ARN.pdf>) (PDF). *Annual Review of Neuroscience*. **27**: 169–192. doi:10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230 (<https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230>). PMID 15217330 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15217330>). S2CID 1729870 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:1729870>).
65. Keysers, Christian (2010). "Mirror Neurons" (https://web.archive.org/web/20130119224448/http://www.bcn-nic.nl/txt/people/publications/2009_Keysers_CurrentBiology.pdf) (PDF). *Current Biology*. **19** (21): R971–973. doi:10.1016/j.cub.2009.08.026 (<https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.08.026>). PMID 19922849 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19922849>). S2CID 12668046 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:12668046>). Archived from the original (http://www.bcn-nic.nl/txt/people/publications/2009_Keysers_CurrentBiology.pdf) (PDF) on 19 January 2013.
66. Keysers, Christian (23 June 2011). *The Empathic Brain* (<https://www.facebook.com/theempathicbrain>). Kindle.
67. Rizzolatti, Giacomo; Fadiga, Luciano (1999). "Resonance Behaviors and Mirror Neurons" (<http://www.architalbiol.org/aib/article/view/575/532>). *Italiennes de Biologie*. **137** (2–3): 85–100. PMID 10349488 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10349488>).
68. Akins, Chana; Klein, Edward (2002). "Imitative Learning in Japanese Quail using Bidirectional Control Procedure" (<https://doi.org/10.3758/2Fbf03192836>). *Animal Learning & Behavior*. **30** (3): 275–281. doi:10.3758/bf03192836 (<https://doi.org/10.3758/bf03192836>). PMID 12391793 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12391793>).
69. Molenberghs P, Cunnington R, Mattingley J (July 2009). "Is the mirror neuron system involved in imitation? A short review and meta-analysis" (<https://research.monash.edu/en/publications/d8f4e6d1-41d6-4646-9012-2b7b39c8f89d>). *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. **33** (1): 975–980. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.03.010 (<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.03.010>). PMID 19580913 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19580913>). S2CID 25620637 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:25620637>).
70. Keysers, Christian; Gazzola, Valeria (2006). "Progress in Brain Research" (<https://web.archive.org/web/20070630021020/http://www.bcn-nic.nl/txt/people/publications/keysersgazzolapbr.pdf>) (PDF). Bcn-nic.nl. Archived from the original (<http://www.bcn-nic.nl/txt/people/publications/keysersgazzolapbr.pdf>) (PDF) on 30 June 2007.
71. Michael Arbib, *The Mirror System Hypothesis. Linking Language to Theory of Mind* (<http://www.interdisciplines.org/coevolution/papers/11>) Archived (<https://web.archive.org/web/20090329093003/http://www.interdisciplines.org/coevolution/papers/11>) 29 March 2009 at the Wayback Machine, 2005, retrieved 2006-02-17
72. Théoret, Hugo; Pascual-Leone, Alvaro (2002). "Language Acquisition: Do as You Hear" ([https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(2002\)2901251-4](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(2002)2901251-4)). *Current Biology*. **12** (21): R736 – R737. Bibcode:2002CBio...12.R736T (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2002CBio...12.R736T>). doi:10.1016/S0960-9822(02)01251-4 ([https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(02\)01251-4](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(02)01251-4)). PMID 12419204 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12419204>). S2CID 12867585 (<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:12867585>).
73. Dinstein I, Thomas C, Behrmann M, Heeger DJ (2008). "A mirror up to nature" (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2517574>). *Curr Biol*. **18** (1): R13 – R18. Bibcode:2008CBio...18..R13D (<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2008CBio...18..R13D>). doi:10.1016/j.cub.2007.11.004 (<https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.004>). PMC 2517574 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2517574>). PMID 18177704 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18177704>).
74. Hickok, G. (21 July 2009). "Eight Problems for the Mirror Neuron Theory of Action Understanding in Monkeys and Humans" (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2773693>). *Journal of Cognitive Neuroscience*. **21** (7): 1229–1243. doi:10.1162/jocn.2009.21189 (<https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21189>). PMC 2773693 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2773693>). PMID 19199415 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19199415>).
75. Heyes, Cecilia (2009). "Where do mirror neurons come from?" (<https://web.archive.org/web/20120426062918/http://else.econ.ucl.ac.uk/papers/uploaded/362.pdf>) (PDF). *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. Archived from the original (<http://else.econ.ucl.ac.uk/papers/uploaded/362.pdf>) (PDF) on 26 April 2012. Retrieved 14 January 2015.
76. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 52: The induction and patterning of the nervous system". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
77. Sanes DH, Reh TH, Harris WA (2006). "Ch. 1, Neural induction". *Development of the Nervous System*. Elsevier Academic Press. ISBN 978-0-12-618621-5.
78. Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, eds. (2000). "Ch. 53: The formation and survival of nerve cells". *Principles of Neural Science* (https://archive.org/details/isbn_9780838577011). McGraw-Hill Professional. ISBN 978-0-8385-7701-1.
79. Zhu B, Pennack JA, McQuilton P, Forero MG, Mizuguchi K, Sutcliffe B, Gu CJ, Fenton JC, Hidalgo A (ноябрь 2008 г.). Bate M (ред.). «Нейротрофины дрософилы раскрывают общий механизм формирования нервной системы» (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2586362>). *PLOS Biol*. **6** (11): e284. doi: 10.1371/journal.pbio.0060284 (<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060284>). PMC 2586362. (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2586362>) PMID 19018662 (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19018662>). (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2586362>) (<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060284>) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2586362>) (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19018662>)
80. Международное общество нейромодуляции, получено 10 января 2025 г. с сайта: <https://www.neuromodulation.com/>
81. IEEE Brain (2019). «Нейротерапия: лечение расстройств путем переобучения мозга». *Белая книга будущей нейротерапии*. Получено 21.01.2025 с: <https://brain.ieee.org/topics/neurotherapy-treating-disorders-by-retraining-the-brain/#:~:text=Neurotherapy%20trains%20a%20patient's%20brain,wave%20activity%20through%20positive%20reinforcement>

82. Вал Данилов I (2023). «Происхождение естественной нейростимуляции: повествовательный обзор неинвазивных методов стимуляции мозга». *OBM Neurobiology* 2024; 8(4): 260; <https://doi:10.21926/obm.neurobiol.2404260> .

Дальнейшее чтение

- [Нервная система \(http://www.scholarpedia.org/article/Nervous_system\)](http://www.scholarpedia.org/article/Nervous_system) . Уильям Э. Скаррс. [Scholarpedia](#) .

Внешние ссылки

-  [Нервная система](#) в Wikibooks (человек)
 -  [Нервная система](#) в Wikibooks (нечеловеческая)
 - Домашняя страница проекта «Человеческий мозг» (<https://web.archive.org/web/20170708165531/http://thehumanbrainproject.org/>)
-

Retrieved from "https://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Nervous_system&oldid=1285360145"