



РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ им. А. И. ГЕРЦЕНА
HERZEN STATE PEDAGOGICAL UNIVERSITY of RUSSIA

ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
PAVLOV INSTITUTE of PHYSIOLOGY, RUSSIAN ACADEMY of SCIENCES

ISSN 2687-1270

**ИНТЕГРАТИВНАЯ
ФИЗИОЛОГИЯ**

INTEGRATIVE PHYSIOLOGY

T. 6 № 4 2025

Vol. 6 No. 4 2025



1797

Российский государственный педагогический университет
им. А. И. Герцена
Институт физиологии им. И. П. Павлова Российской академии наук
Herzen State Pedagogical University of Russia
Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences

ISSN 2687-1270 (online)
intphysiology.ru
<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4>
2025. Том 6, № 4
2025. Vol. 6, no. 4

Интегративная физиология

Integrative Physiology

Регистрационный номер СМИ ЭЛ № ФС 77 — 75141,
выдан Роскомнадзором 07.03.2019
Рецензируемое научное издание
Журнал открытого доступа
Учрежден в 2019 году
Выходит 4 раза в год
16+

Mass Media Registration Certificate EL No. FS 77 — 75141,
issued by Roskomnadzor on 7 March 2019
Peer-reviewed journal
Open Access
Published since 2019
4 issues per year
16+

Редакция

Главный редактор
Е. А. Никитина (Санкт-Петербург, Россия)
Зам. главного редактора
О. А. Любашина (Санкт-Петербург, Россия)

Editorial Team

Editor-in-chief
Ekaterina A. Nikitina (St Petersburg, Russia)
Deputy Editor-in-chief
Olga A. Lyubashina (St Petersburg, Russia)

Редакционный совет журнала

А. П. Филаретова (Санкт-Петербург, Россия)
Н. А. Дюжикова (Санкт-Петербург, Россия)
К. Гиреш (Будапешт, Венгрия)
Т. С. Калинина (Новосибирск, Россия)
А. Н. Стрельцов (Санкт-Петербург, Россия)

Advisory Board

Lyudmila P. Filaretova (St Petersburg, Russia)
Natalia A. Dyuzhikova (St Petersburg, Russia)
Klara Gyires (Budapest, Hungary)
Tatyana S. Kalinina (Novosibirsk, Russia)
Aleksander N. Streltsov (St Petersburg, Russia)

Редакционная коллегия

В. Г. Александров (Санкт-Петербург, Россия)
Н. М. Бажан (Новосибирск, Россия)
Б. Боназ (Гренобль, Франция)
А. Б. Буравкова (Москва, Россия)
Т. Д. Власов (Санкт-Петербург, Россия)
Дж. Вуд (Колумбус, США)
Н. В. Гуляева (Москва, Россия)
Д. Джебцова (Братислава, Словакия)
Н. А. Дюжикова (Санкт-Петербург, Россия)
Д. Зелена (Печ, Венгрия)
В. А. Кашкин (Санкт-Петербург, Россия)
Б. Мачадо (Сан-Паулу, Бразилия)
Е. Н. Михайлов (Санкт-Петербург, Россия)
М. П. Мошкин (Новосибирск, Россия)
П. Е. Мусиенко (Санкт-Петербург, Россия)
М. Покорский (Варшава, Польша)
Е. А. Рыбникова (Санкт-Петербург, Россия)
Ш. Сабо (Ирвайн, США)
С. В. Саранцева (Санкт-Петербург, Россия)
К. Такеучи (Киото, Япония)
И. Таше (Лос-Анджелес, США)
П. Фердинанди (Сегед, Венгрия)
Ж. Хельешь (Печ, Венгрия)
Ю. Е. Шелепин (Санкт-Петербург, Россия)

Editorial Board

Vyacheslav G. Alexandrov (St Petersburg, Russia)
Nadezhda M. Bazhan (Novosibirsk, Russia)
Bruno Bonaz (Grenoble, France)
Lyudmila B. Buravkova (Moscow, Russia)
Timur D. Vlasov (St Petersburg, Russia)
Jackie Wood (Columbus, USA)
Natalia V. Gulyaeva (Moscow, Russia)
Daniela Jezova (Bratislava, Slovakia)
Natalya A. Duzhikova (St Petersburg, Russia)
Dora Zelena (Pécs, Hungary)
Vladimir A. Kashkin (St Petersburg, Russia)
Benedito Machado (São Paulo, Brazil)
Evgeny N. Mikhaylov (St Petersburg, Russia)
Mikhail P. Moshkin (Novosibirsk, Russia)
Pavel E. Musienko (St Petersburg, Russia)
Mieczysław Pokorski (Warsaw, Poland)
Elena A. Rybnikova (St Petersburg, Russia)
Sandor Szabo (Irvine, USA)
Svetlana V. Sarantseva (St Petersburg, Russia)
Koji Takeuchi (Kyoto, Japan)
Yvette Taché (Los Angeles, USA)
Peter Ferdinandy (Szeged, Hungary)
Zsuzsanna Helyes (Pécs, Hungary)
Yuri E. Shelepin (St Petersburg, Russia)

Издательство РГПУ им. А. И. Герцена
191186, г. Санкт-Петербург, наб. реки Мойки, д. 48
E-mail: izdat@herzen.spb.ru
Телефон: +7 (812) 312-17-41

Publishing house of Herzen State Pedagogical
University of Russia
48 Moika Emb., Saint Petersburg 191186, Russia
E-mail: izdat@herzen.spb.ru
Phone: +7 (812) 312-17-41

Объем 19,5 Мб
Подписано к использованию 22.12.2025

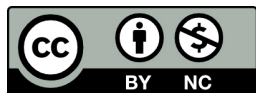
Published at 22.12.2025

При использовании любых фрагментов ссылка на журнал
«Интегративная физиология» и на авторов материала
обязательна.

The contents of this journal may not be used in any way without
a reference to the journal “Integrative Physiology” and the author(s)
of the material in question.

Редактор *Н. А. Синеникольская*
Корректор *Г. А. Янковская*
Редактор английского текста *И. А. Наговицына*
Оформление обложки *О. В. Рудневой*
Верстка *Д. В. Романовой*

Санкт-Петербург, 2025
© Российский государственный
педагогический университет им. А. И. Герцена, 2025



СОДЕРЖАНИЕ

Приветствие главного редактора	353
Обзоры	355
<i>Островский М. А.</i> История развития физиологии зрения и слуха (к 100-летию Института физиологии им. И. П. Павлова РАН)	355
<i>Громова А. В., Дмитриева Ю. В.</i> Александр Михайлович Уголев и его роль в развитии современной физиологии пищеварения и питания	367
<i>Никитин Н. И.</i> Яков Абрамович Альтман — ученый с мировым именем	375
<i>Семенов Д. Г., Тюлькова Е. И., Рыбникова Е. А.</i> От прижизненной нейроморфологии до гипоксического прекондиционирования: научный путь профессора Михаила Олеговича Самойлова	388
<i>Любашина О. А.</i> Научный путь профессора В. А. Багаева и его вклад в развитие представлений о церебральных механизмах регуляции висцеральных функций	404
<i>Семенова О. Г., Вьюшина А. В., Ордян Н. Э.</i> Нейроэндокринные механизмы регуляции приспособительного поведения и патогенеза постстрессорных психопатологий	424
<i>Бойченко Н. А., Плахова Ю. В., Крылов Б. В.</i> Физиология механо- и электрорецепторов: от рецепторных структур до рецепторного белка	445
<i>Чихман В. Н., Солнушкин С. Д.</i> Внедрение вычислительной техники в Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН	456

CONTENTS

Letter from the Editor-in-Chief	353
Reviews	355
<i>Ostrovsky M. A.</i> The evolution of physiology of hearing and vision: On the centenary of Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences	355
<i>Gromova L. V., Dmitrieva Yu. V.</i> Aleksandr Ugolev and his role in the development of modern digestive and nutritional physiology	367
<i>Nikitin N. I.</i> A world-renowned scientist: Yakov Altman	375
<i>Semenov D. G., Tyulkova E. I., Rybnikova E. A.</i> From intravital neuromorphology to hypoxic preconditioning: The scientific path of Prof. Mikhail Samoilov	388
<i>Lyubashina O. A.</i> The scientific path of Prof. Vitaly Bagaev and his contribution to the understanding cerebral mechanisms of visceral regulation	404
<i>Semenova O. G., Vyushina A. V., Ordyan N. E.</i> Neuroendocrine mechanisms regulating adaptive behavior and pathogenesis of post-stress psychopathologies	424
<i>Boychenko N. A., Plakhova I. V., Krylov B. V.</i> Physiology of mechano- and electroreceptors: From receptor structures to receptor proteins	445
<i>Chikhman V. N., Solnushkin S. D.</i> Implementation of computer technology at the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences	456

Приветствие главного редактора

Глубокоуважаемые коллеги!

Перед вами четвертый, последний в 2025 году, номер журнала «Интегративная физиология», посвященный знаменательному юбилею — 100-летию Института физиологии им. И. П. Павлова Российской академии наук.

Столетие Института — это и славная история, и яркое настоящее, и твердая уверенность в завтрашнем дне. За этой датой — успешный опыт созидания, достижения научных школ, преемственность уникальных научных традиций, долгий путь, насыщенный значимыми открытиями и ярчайшими именами прославленных ученых. Обзорные статьи юбилейного номера журнала посвящены научному наследию выдающихся ученых — сотрудников ИФ РАН: Александра Михайловича Уголева, Якова Абрамовича Альтмана, Михаила Олеговича Самойлова, Виталия Аркадьевича Багаева, Веры Георгиевны Шаляпиной, Олега Борисовича Ильинского, а также истории развития отдельных областей физиологической науки.

Научный журнал «Интегративная физиология» — совместное начинание ИФ РАН и РГПУ им. А. И. Герцена — яркий пример осуществления оригинальных смелых научных замыслов, новых достижений и приумножения традиций Института, который по праву можно назвать жемчужиной российской физиологии.

Выражаю сердечную благодарность всем, кто сделал реальностью выпуск всех четырех номеров журнала «Интегративная физиология» за 2025 год: авторам статей и рецензентам (см. Списки в конце четвертого номера), председателю редакционного совета Людмиле Павловне Филаретовой, заместителю главного редактора Ольге Анатольевне Любашиной, начальнику отдела научных журналов Анне Игоревне Маркман, ведущим редакторам Анджеле Ксенофоновне Камалдиновой, Даяне Маратовне Ооржак, редакторам, корректорам, редакторам английского текста и всем, кто принимал участие в подготовке номеров журнала в этом году.

Вместе за шесть лет с момента выхода первого номера журнала в 2020 году мы добились серьезных успехов. Журнал является изданием открытого доступа, входит в РИНЦ и список ВАК по специальностям: 1.5.5. Физиология человека и животных (медицинские науки), 1.5.7. Генетика (биологические науки), 5.12.2. Междисциплинарные исследования мозга (биологические науки). В текущем 2025 году журнал вошел в Единый государственный перечень научных изданий — «Белый список», получив третью категорию. За короткий срок журнал стал неотъемлемой частью научного сообщества, во многом благодаря следованию концепции интегративной физиологии, заложенной академиком И. П. Павловым и представляющей ключевую вектор развития физиологии в наши дни.

*С надеждой на дальнейшее развитие журнала,
благодарностью и уважением,
главный редактор
Е. А. Никитина*

Letter from the Editor-in-Chief

Dear Colleagues,

We are pleased to present the fourth and final issue of *Integrative Physiology* for 2025, dedicated to a significant milestone — the 100th anniversary of the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences.

The centenary of the Institute represents a glorious history, a vibrant present, and a steadfast confidence in the future. Behind this date lies a legacy of successful endeavor, the achievements of distinguished scientific schools, the continuity of unique research traditions, and a long journey replete with seminal discoveries and the brightest names in physiological science. The review articles in this anniversary issue are devoted to the scientific heritage of eminent scientists affiliated with the Pavlov Institute: Alexander M. Ugolev, Yakov A. Altman, Mikhail O. Samoilov, Vitaly A. Bagaev, Vera G. Shalyapina, and Oleg B. Ilyinsky, as well as to the historical development of specific branches of physiological inquiry.

The research journal *Integrative Physiology* — a joint initiative of the Pavlov Institute of Physiology and Herzen University — exemplifies the realization of bold original scientific ideas, the pursuit of new achievements, and the enrichment of the Institute's traditions. Pavlov Institute of Physiology may rightfully be regarded as a jewel of Russian physiological science.

I extend my heartfelt gratitude to everyone who has made the publication of all four issues of *Integrative Physiology* for 2025 a reality: the authors of articles and reviewers (see lists at the end of the issue); Chair of the Editorial Board, Lyudmila P. Filaretova; Deputy Editor-in-Chief, Olga A. Lyubashina, Head of the Department of Scientific Journals, Anna I. Markman; the lead editors, Angela K. Kamaldinova and Dayana M. Oorzhak; the editors, proofreaders, English language editors; and all others who were involved in the preparation of this year's issues.

Together, in the six years since the journal's inaugural issue in 2020, we have made substantial progress. The journal is an open-access publication indexed in the Russian Science Citation Index (RSCI) and included in the List of Higher Attestation Commission for the following specialties: 1.5.5. Human and Animal Physiology (medical sciences), 1.5.7. Genetics (biological sciences), and 5.12.2. Interdisciplinary Brain Research (biological sciences). In 2025, the journal was admitted to the Unified State List of Scientific Publications — the 'White List' — attaining Category 3. In a short period, *Integrative Physiology* has become an integral part of the scientific community, owing in large measure to its adherence to the concept of integrative physiology, first articulated by Academician Ivan Pavlov, which today represents a key vector for the development of physiological science.

Editor-in-Chief
Ekaterina A. Nikitina



УДК 612.8

EDN KALEHA

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-355-366>

История развития физиологии зрения и слуха (к 100-летию Института физиологии им. И. П. Павлова РАН)

М. А. Островский ^{1, 2}

¹ Институт биохимической физики им. Н. М. Эмануэля РАН, 119334, Россия, Москва, ул. Косыгина, д. 4

² Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
119991, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1

Сведения об авторе

Михаил Аркадьевич Островский, SPIN-код: 1725-2857, Scopus AuthorID: 7003458598, ResearcherID: O-7785-2014, ORCID: 0000-0003-4350-2812, e-mail: ostrovsky3535@mail.ru

Для цитирования: Островский, М. А. (2025) История развития физиологии зрения и слуха (к 100-летию Института физиологии им. И. П. Павлова РАН). *Интегративная физиология*, т. 6, № 4, с. 355–366.
<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-355-366> EDN KALEHA

Получена 26 октября 2025; прошла рецензирование 25 ноября 2025; принята 4 декабря 2025.

Финансирование: Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № 122041400102-9), а также при поддержке Программы развития Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (проект № 23-Ш06-20).

Права: © М. А. Островский (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Аннотация. Представлен обзор истории развития физиологии сенсорных систем, в основном зрения и слуха, в России в XX и начале XXI века. В отечественной и мировой биологической науке физиология сенсорных систем занимает достойнейшее место. В России она имеет глубокие корни. К основоположникам следует причислить М. В. Ломоносова, М. М. Воинова, И. М. Сеченова, Н. И. Бакста. Большой вклад в популяризацию физиологии органов чувств внёс И. М. Сеченов. У истоков развития физиологии зрения и слуха в начале XX века стоят физиолог Л. А. Орбели и физик С. И. Вавилов. Развитие физиологической оптики (физиологии зрения) в Государственном оптическом институте (ГОИ) связано с именем С. И. Вавилова. Становление и успешное развитие сенсорной физиологии в 1930-х годах в Институте физиологии им. И. П. Павлова и в Военно-медицинской академии, в конце 1950-х годов в Институте эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова в Ленинграде, а также косвенно в Институте высшей нервной деятельности в Москве связано с именем Л. А. Орбели. Важные работы в области сенсорной физиологии были выполнены в ряде институтов Академии наук — Институте химической (затем биохимической) физики им. Н. М. Эмануэля, Институте проблем передачи информации им. А. А. Харкевича, Институте проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, Институте биологической физики, Институте биофизики клетки, Институте биоорганической химии им. академиков М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова, Акустическом институте им. академика Н. Н. Андреева, Дальневосточном отделении РАН.

Ключевые слова: физиология сенсорных систем, физиология зрения, физиология слуха, Л. А. Орбели, С. И. Вавилов

The evolution of physiology of hearing and vision: On the centenary of Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences

M. A. Ostrovsky ^{1, 2}

¹ Emanuel Institute of Biochemical Physics, Russian Academy of Sciences,
4 Kosygina Str., Moscow 119334, Russia

² Moscow State University Named After M. V. Lomonosov, 1 Leninsky Gory, Moscow 119991, Russia

Author

Mikhail A. Ostrovsky, SPIN: 1725-2857, Scopus AuthorID: 7003458598, ResearcherID: O-7785-2014, ORCID: 0000-0003-4350-2812, e-mail: ostrovsky3535@mail.ru

For citation: Ostrovsky, M. A. (2025) The evolution of physiology of hearing and vision: On the centenary of Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 4, pp. 355–366. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-355-366> EDN KALEHA

Received 26 October 2025; reviewed 25 November 2025; accepted 4 December 2025.

Funding: The work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 122041400102-9) and by the Development Program of Lomonosov Moscow State University (project No. 23-Ш06-20).

Copyright: © M. A. Ostrovsky (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. Focusing on vision and hearing, this paper provides an overview of the development of sensory system physiology in Russia during the 20th and early 21st centuries. Sensory system physiology occupies a prominent place in both Russian and international biological science and has deep historical roots in Russia. Among the pioneers in this field are M. V. Lomonosov, M. M. Voinov, I. M. Sechenov, and N. I. Bakst. Sechenov, in particular, made a significant contribution to the popularization of sensory physiology. The foundations of the physiology of vision and hearing in the early 20th century were laid by the physiologist L. A. Orbeli and the physicist S. I. Vavilov. The development of physiological optics (physiology of vision) at the State Optical Institute is closely associated with the name of S. I. Vavilov. The establishment and successful advancement of sensory physiology during the 1930s at the Pavlov Institute of Physiology and the Military Medical Academy, and from the late 1950s at the Sechenov Institute of Evolutionary Physiology in Leningrad as well as, indirectly, at the Institute of Higher Nervous Activity in Moscow are linked to the name of L. A. Orbeli. Important works in the field of sensory physiology were conducted at a number of the Academy of Sciences institutes like the Emanuel Institute of Chemical and, then, Biochemical Physics, the Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, the Severtsov Institute of Ecology and Evolution, the Institute of Biological Physics, the Institute of Cell Biophysics, the Shemyakin and Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry, the Academician Andreev Acoustics Institute, and the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences.

Keywords: sensory system physiology, physiology of vision, physiology of hearing, Leon A. Orbeli, Sergey I. Vavilov

Физиология зрения и слуха и в целом физиология сенсорных систем является в России одним из сильнейших направлений комплекса физиологических наук. К основоположникам следует причислить М. В. Ломоносова, М. М. Воинова, И. М. Сеченова, Н. И. Бакста (Островский и др. 2002). Большой вклад в популяризацию физиологии органов чувств внёс Иван Михайлович Сеченов — ученик Германа Гельмгольца. У самого Сеченова есть две работы, относящиеся к физиологии глаза. Первая, посвящённая флуоресценции хрусталика, выполнена им ещё в Гейдельберге в 1859 году в лаборатории Гельмгольца; вторая, касающаяся фасеточного глаза стрекозы, — уже в период «профессорствования»

в Медико-хирургической академии в 1864 году. Популяризации же физиологии органов чувств немало способствовали его девять блестящих публичных лекций на эту тему, которые Сеченов прочитал в 1865–1866 годах в Медико-хирургической академии. По отзывам современников, особенно интересными и содержательными были его лекции «Об органах слуха» и «Об органах зрения и осязания». У истоков же развития физиологии зрения и слуха в начале XX века стоят физиолог Л. А. Орбели и физик С. И. Вавилов (Островский 2011; Островский и др. 2001; 2011).

Уже в первые десятилетия после Октябрьской революции были созданы институты

и лаборатории, в которых началось систематическое изучение физиологии органов чувств, в первую очередь зрения. В Москве это были Институт физики и биофизики Наркомздрава (1919, академик П. П. Лазарев) и Биофизическая лаборатория Академии наук (1921, академик П. П. Лазарев). В Петрограде это был Государственный оптический институт (ГОИ), основанный в 1918 году по инициативе академика Д. С. Рождественского, где он был директором и научным руководителем до 1932 года. Затем ГОИ возглавил С. И. Вавилов. Этот физический институт стал одним из центров становления и развития физиологической оптики (физиологии зрения). Следует подчеркнуть, что существование в нём среди многих других лабораторий физиологической оптики было вполне естественным. Ведь «оптика» в буквальном смысле слова значит «учение о зрении». Изучение глаза как оптического прибора входило в оптику на рубеже XIX и XX столетий как её раздел. Сам С. И. Вавилов с молодых лет увлекался «учением о зрении» и в последующем придавал физиологической оптике огромное значение как с теоретической, так и с практической точек зрения. Об увлечении С. И. Вавилова «учением о зрении» как нельзя лучше свидетельствует его прекрасная поэтическая книжка «Глаз и Солнце», выдержавшая с 1927 года десять изданий и ставшая образцом научно-популярной литературы!

Начало исследований по физиологической оптике в ГОИ было положено ещё при Д. С. Рождественском. В 1922 году Л. Н. Гассовским в ГОИ была организована лаборатория глазной оптики, переименованная позже в лабораторию физиологической оптики. За годы работы лаборатория стала признанным центром глазной оптики и ведущим куратором оптических заводов, производивших приборы для исследования и коррекции зрения. Сам Л. Н. Гассовский, помимо разработки и создания приборов для офтальмологии, успешно занимался оптической коррекцией зрения, зрительной работоспособностью (зрительной эргономикой). Его монография «Глаз и пути повышения эффективности его работы» (1934) стала в те годы настольной книгой для офтальмологов и физиологов зрения. На протяжении многих лет Л. Н. Гассовский тесно сотрудничал с физиологами, в том числе с Л. Т. Загорюлько, В. Д. Глезерем, В. Г. Самсоновой, на творчество которых оказал большое влияние.

С приходом в ГОИ С. И. Вавилова физиологическая оптика стала активно развиваться во многих направлениях. Одним из них было

исследование квантовых флуктуаций в акте зрения. С. И. Вавилов и его сотрудники Е. М. Брумберг, К. Б. Пашин, З. М. Свердлов, Т. В. Тимофеева вели наблюдения квантовых флуктуаций света с помощью полностью адаптированного к темноте глаза как лучшего в то время оптического прибора. Следует отметить, что эксперименты с предельно слабыми световыми потоками Вавилов начал ещё в 1920 году в Институте физики и биофизики, которым руководил его учитель П. П. Лазарев. В своей классической монографии «Микроструктура света» (1950) С. И. Вавилов обобщил результаты многолетних экспериментальных исследований, выполненных с помощью глаза, и дал математическое описание дискретной природы света. Из работ С. И. Вавилова и его сотрудников 1930-х годов по абсолютной световой чувствительности глаза следовал принципиально важный для физиологии зрения вывод, согласно которому для восприятия еле заметной вспышки света достаточно поглощения сетчаткой 5–15 квантов, а из этого следовало, что одиночная палочка сетчатки глаза человека способна детектировать одиночный квант света. Это ставило вопрос о необходимости существования в зрительной клетке механизма усиления светового сигнала.

Что касается Института физиологии им. И. П. Павлова, то фундаментальные исследования в области сенсорной физиологии были начаты ещё самим И. П. Павловым. Он ввёл понятие анализатора для обозначения функциональной единицы, ответственной за приём и анализ информации из внешней или внутренней среды организма. Анализатор, по Павлову, представляет собой комплекс, включающий три основных отдела: рецептор (воспринимающий аппарат), проводник (нервные пути) и центральный отдел (в коре головного мозга).

Становление и развитие сенсорной физиологии в Институте физиологии им. И. П. Павлова, а также в Военно-медицинской академии, в первую очередь физиологии зрения, самым тесным образом связано с именем Л. А. Орбели (рис. 1).

Увлечённость физиологией зрения и вообще физиологией органов чувств Орбели пронёс через всю жизнь. Первая научная работа, выполненная им под руководством И. П. Павлова после окончания в 1907 году Военно-медицинской академии и защищённая в 1908 году в качестве докторской диссертации, была монография по физиологии зрения — «Условные рефлексы с глаза у собаки». Первой зарубежной лабораторией, в которой, по рекомендации

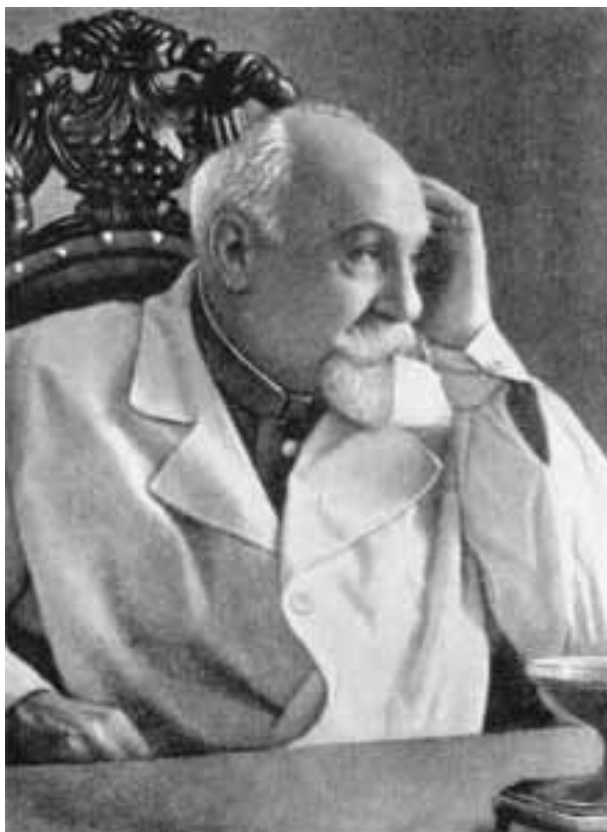


Рис. 1. Леон Абгарович Орбели (1882–1958)
(Источник: https://www.infran.ru/vovenko/60years_wv2/orbeli_m2.htm)

Fig. 1. Leon A. Orbeli (1882–1958)
(URL: https://www.infran.ru/vovenko/60years_wv2/orbeli_m2.htm)

И. П. Павлова, работал Л. А. Орбели, была лаборатория классика физиологии зрения Э. Геринга в Лейпциге. По результатам работы у Геринга Орбели опубликовал две статьи. В 1930-х годах, после 20-летнего перерыва, Л. А. Орбели активно вернулся к физиологии зрения, но теперь уже с многочисленными учениками и сотрудниками, первыми из которых были А. В. Лебединский, Л. Т. Загоруйко, Я. П. Турцаев. И в Институте физиологии АН СССР, и во вверенной ему Военно-медицинской академии Л. А. Орбели широким фронтом развернул исследования по сенсорной физиологии. На кафедре физиологии Военно-медицинской академии активно занимался взаимодействием сенсорных систем один из ближайших и блестящих учеников Орбели — А. В. Лебединский. С 1940-х до начала 1950-х годов он был начальником этой кафедры. В этот период А. В. Лебединским была выполнена серия важных работ как по механизмам темновой адаптации глаза, так и по взаимодействию афферентных систем. Затем, к сожалению, А. В. Лебединский

отошёл от этой тематики. В 1954 году он возглавлял Институт биофизики АМН СССР, а в 1963 году создал и возглавил Институт медико-биологических проблем (ИМБП).

В Институте физиологии АН СССР Л. А. Орбели, директором которого он был по совместительству, создаёт в 1930-е годы лабораторию сенсорных систем, которая в 1950 году была преобразована в лабораторию физиологии зрительного анализатора. Заведующим лабораторией стал и был им до 1960 года профессор Л. Т. Загоруйко, ученик Л. А. Орбели по Военно-медицинской академии. Им были получены важнейшие результаты, касавшиеся как механизмов возникновения и развития последовательных зрительных образов в норме и при различных патологиях, так и взаимодействия афферентных систем. Во время блокады Ленинграда Л. Т. Загоруйко в сотрудничестве с начальником кафедры физики Военно-медицинской академии Н. Т. Фёдоровым внёс неоценимый вклад в маскировку города и кораблей Балтийского флота от воздушных налётов, благодаря чему потери флота оказались минимальными.

Бурное развитие в стране исследований по физиологии зрения (физиологической оптике) позволило Л. А. Орбели и С. И. Вавилову организовать важнейшую конференцию. Это была Первая Всесоюзная конференция по физиологической оптике. Она состоялась в Ленинграде с 25 по 29 декабря 1934 года в стенах Государственного оптического института. Это принципиально важное событие дало мощный импульс развитию физиологии зрения в Советском Союзе. Конференция созывалась, в первую очередь, для решения практических задач физиологии и психофизики зрения. Речь шла о физиологии зрительного труда, насущных проблемах офтальмологии, вопросах гигиены зрения и военного дела. Конференция собрала почти всех работавших в то время в этой области специалистов. В ней активно участвовали многие сотрудники лабораторий Л. А. Орбели и С. И. Вавилова. Согласно сохранившимся сведениям, на конференции присутствовали 156 делегатов и свыше 200 гостей, было прочитано 55 докладов. Четыре доклада были сделаны учениками Орбели: А. В. Лебединским, Л. Т. Загоруйко, Г. В. Гершуни, А. А. Волковым.

В заключительном слове Л. А. Орбели предвосхитил и сформулировал необходимость комплексного, междисциплинарного подхода к изучению зрения: «Мы сейчас переживаем такой момент, когда представители одной дисциплины оказываются бессильными в разработке целого ряда вопросов... При разрозненном

изучении остаются различные существенные пробелы и взаимное непонимание. Теперь мы становимся на дорогу комплексной работы, на дорогу объединения сил представителей различных специальностей, на путь использования нашего опыта, наших знаний, нашего умения работать для того, чтобы общими силами действительно построить единое серьёзное научное знание» (Орбели 1936). Уже на самой конференции для объединения учёных разных специальностей была создана Ассоциация физиков, физиологов и психологов. Труды конференции были изданы в 1936 году в виде отдельного сборника. В 1940 году по предложению Вавилова и Орбели был создан специальный печатный орган «Проблемы физиологической оптики». Эти сборники оказали огромное влияние на развитие всего комплекса наук о зрении. В 1943 году — в годы войны! — С. И. Вавилов и Л. А. Орбели организуют Комиссию Президиума АН СССР по физиологической оптике (председатель — физиолог Л. А. Орбели, его заместители — президент АН СССР С. И. Вавилов и психофизиолог С. В. Кравков). Помимо издания «Проблем физиологической оптики», комиссия проводила всесоюзные конференции, и, что было жизненно важно, поддерживала, как могла, учёных, работавших в области физиологии зрения. Вторая Всесоюзная, послевоенная конференция по физиологической оптике была проведена 12 лет спустя, в мае 1946 года уже в Москве. Основное внимание на ней, естественно, было уделено вкладу в предвоенные и военные годы всего комплекса наук о зрении в военное и гражданское дело. «Опыт только что пережитой войны, — говорил С. И. Вавилов, открывая конференцию, — показал важность этой области знания, дальнейшее развитие которой требует междисциплинарного подхода, кооперации физиков, физиологов, биохимиков, глазных врачей, инженеров-оптиков, светотехников, гигиенистов, психологов, математиков». В выступлении А. В. Лебединского среди фундаментальных направлений физиологической оптики называлось исследование светочувствительных зрительных пигментов и механизмов преобразования света в зрительное возбуждение, то, что позже получило название «фототрансдукция». Будущее развитие физиологии сенсорных систем, несмотря на трудности и непредвиденные препятствия, оказалось плодотворным.

Начнём с Института физиологии им. И. П. Павлова. После Л. Т. Загорулько лабораторию физиологии зрительного анализатора, переименованную затем в лабораторию физиологии зрения, почти 30 лет (1960–1988) возглавлял его преем-

ник — профессор В. Д. Глезер. Он был одним из пионеров и классиков изучения механизмов кодирования и переработки зрительной информации на разных уровнях зрительной системы. Монография В. Д. Глезера и И. И. Цуккермана «Информация и зрение» 1961 года стала настольной книгой не только физиологов и психологов, но и инженеров при создании цифрового телевидения. В. Д. Глезером были получены принципиально важные данные, касающиеся модульной организации зрительной коры. Им была предложена непротиворечивая модель опознания зрительных образов. Эта модель и её обоснование были представлены в его монографии «Зрение и мышление» (1995), переведённой на английский под названием «Vision and Mind» и получившей мировую известность. Если мышление, по Глезеру, следует рассматривать как создание глобальной модели мира, то зрение — это предметное, конкретное мышление, лежащее в основе высших психических функций и абстрактного мышления.

С 1988 года и по настоящее время эту лабораторию в Институте физиологии им. И. П. Павлова возглавляет ученик В. Д. Глезера — профессор Ю. Е. Шелепин. Основное направление его работ — это механизмы распознавания зрительных образов, построения зрительной картины мира и целенаправленной деятельности человека. За последние годы были получены важные данные о роли фовеолярного зрения в такой деятельности, о механизмах восприятия осознаваемой и неосознаваемой информации. В лаборатории разработаны и внедрены новые технологии, получившие широкое распространение в медицине, эргономике и технике. Несомненным достижением стало создание метода визоконтрастометрии. «Атлас тестовых изображений для визоконтрастометрии» имеется сейчас почти в каждом офтальмологическом кабинете.

Говоря об Институте физиологии им. И. П. Павлова, нельзя не сказать о выдающейся научной школе по физиологии слуха члена-корреспондента АН СССР и РАН Г. В. Гершуни и его ученика, члена-корреспондента РАН Я. А. Альтмана, а также о не менее выдающейся школе по физиологии речи Л. А. Чистович и В. А. Кожевникова.

Г. В. Гершуни — мировой классик в области биоакустики и физиологии слуха. Он принадлежит к орбелиевской школе. Более 35 лет, с 1936 по 1972 год, он заведовал в Институте физиологии им. И. П. Павлова лабораторией физиологии органов чувств, а затем лабораторией физиологии слуха. Ещё в 1930-х годах он описал

телефонный («электрофонический») эффект, а затем зарегистрировал микрофонный потенциал внутреннего уха человека. Эти ранние работы Г. В. Гершуни стали классикой физиологии слуховой системы. Им впервые было показано, что электрическая стимуляция внутреннего уха вызывает слуховые ощущения. Через несколько десятилетий это привело к разработке «электрического протезирования слуха» при помощи кохлеарных имплантов. Г. В. Гершуни впервые описал субсенсорные реакции человека на подпороговые раздражения (1945). Современная аудиометрия тоже основана на работах Г. В. Гершуни и его школы. Им был разработан метод объективной аудиометрии, используемый в клинике при невозможности речевого ответа о звуковом сигнале (1955). Работы Г. В. Гершуни периода его деятельности в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР привели к возникновению ряда новых направлений, таких как исследование регуляции функций слуховой системы, исследование законов восприятия речи и других сложных акустических сигналов.

В начале 1970-х годов в круг интересов Г. В. Гершуни вошли эволюция и сравнительная физиология слуха. В 1971 году он перешёл в Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР, где организовал лабораторию сравнительной физиологии сенсорных систем (1972–1985). Здесь Г. В. Гершуни начал исследования акустической коммуникации, причём не только у млекопитающих, но и у насекомых. Речь, в частности, шла о «семантическом» значении коммуникационных сигналов животных. Это было совершенно новое, оригинальное направление в физиологии и психофизиологии слуховой системы.

После 1985 года лабораторию возглавила И. А. Вартанян. Продолжая сравнительно-физиологическое и эволюционное направление Г. В. Гершуни, она сосредоточилась на исследовании нейрофизиологических и психофизиологических основ слуховой и соматосенсорной систем. В частности, она выдвинула представление об единстве и взаимодействии различных уровней акустико-речевой системы мозга человека. В настоящее время этой лабораторией успешно заведует д-р биол. наук И. Г. Андреева.

Много сделал Г. В. Гершуни и для развития в нашей стране всего направления физиологии сенсорных систем. Им в своё время было инициировано издание «Проблем физиологической акустики»; затем под его редакцией вышло пять сборников «Сенсорные системы» (1977–1987 гг.). В 1987 году Г. В. Гершуни создал журнал «Сен-

сорные системы», главным редактором которого долгие годы был академик РАН М. А. Островский, а в настоящее время — член-корреспондент РАН М. Л. Фирсов.

После перехода Г. В. Гершуни в Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова заведовать лабораторией физиологии слуха в Институте физиологии им. И. П. Павлова стал его ученик член-корреспондент РАН Я. А. Альтман (с 1972 по 2011 г.). Основным направлением его работ было изучение нейрофизиологических механизмов восприятия движущихся источников звука и механизмов формирования акустической виртуальной реальности. С конца 1960-х годов Я. А. Альтманом и его сотрудниками были детально изучены психофизические характеристики восприятия человеком движения образов в трёхмерном пространстве. В экспериментах на животных Я. А. Альтманом был открыт новый класс нейронов — нейронов-детекторов направления движения акустического источника и предложена гипотеза о детекторном принципе локализации звукового источника. Гипотеза эта вошла в литературу как «детекторная теория локализации движения источника звука Я. А. Альтмана». В последние годы жизни основное внимание Я. А. Альтман уделял исследованию восприятия именно движущихся источников звука. За работы в области локализации источника звука в 1994 году он был награждён Золотой медалью им. И. М. Сеченова. Его ранняя монография «Локализация звука: Нейрофизиологические механизмы» (1972) и последующие «Локализация движущегося источника звука» (1983), «Пространственный слух» (2011), «Слуховые вызванные потенциалы человека и локализация источника звука» в соавторстве с С. Ф. Вайтулевич (1992), особенно «Руководство по аудиологии» в соавторстве с Г. А. Таварткиладзе (2003) вошли в круг, что называется, «обязательного чтения» для физиологов и аудиологов, исследующих или интересующихся физиологией и патологией слуховой системы. Работы в этом направлении учениками Я. А. Альтмана активно продолжают. После его кончины лабораторию возглавлял канд. биол. наук Н. И. Никитин, а с 2021 года — д-р биол. наук А. Б. Шестопалова. В лаборатории успешно продолжается изучение пространственного восприятия человеком неподвижных и движущихся источников звука.

Особое место в истории физиологии сенсорных систем занимают работы Л. А. Чистович и В. А. Кожевникова, касающиеся «психоакустики речи». Их монография 1965 года «Речь: артикуляция и восприятие» стала руководством

к действию для многих лабораторий мира. Свидетельство тому — симпозиумы, посвящённые их памяти и развитию их работ и идей. Инициировал создание этого направления Г. В. Гершуни. По существу, это стало новым направлением как в сенсорной физиологии, так и в психолингвистике, получившим в мировой литературе известность как Ленинградская школа психоакустики речи. В течение многих лет созданной в Институте физиологии им. И. П. Павлова лабораторией психофизиологии речи заведовала сама Л. А. Чистович (1961–1985). В настоящее время эти работы успешно продолжают под руководством заведующей этой лабораторией канд. биол. наук Е. А. Огородниковой. Значение работ Л. А. Чистович и её мужа и сподвижника В. А. Кожевникова для последующего и сегодняшнего развития исследований речи трудно переоценить.

С именем Л. А. Орбели связано становление и развитие физиологии сенсорных систем, в первую очередь зрения и слуха, не только в 1930-е годы в Институте физиологии им. И. П. Павлова и Военно-медицинской академии, но и во второй половине 1950-х годов. Речь идёт о созданном для него в 1956 году, после печально известной «павловской сессии» 1950 года, Институте эволюционной физиологии АН СССР. На присвоении институту имени И. М. Сеченова настоял сам Леон Абгарович. При создании нового института эволюция сенсорных систем становится для него одним из приоритетных направлений. В оставшиеся ему два года жизни Л. А. Орбели по крупицам собирает учеников и бывших сотрудников, приглашает в институт лучших, по его мнению, на тот момент учёных. Среди приглашённых морфолог Я. А. Винников, ученик академика А. А. Заварзина и профессора Н. Г. Хлопина. К моменту приглашения в институт для организации лаборатории эволюционной морфологии — Я. А. Винников был уже известным учёным, доктором наук, автором классической монографии «Сетчатка глаза позвоночных» (1947). Для многих молодых учёных и для меня лично эта монография была настольной книгой. Заведуя этой лабораторией с 1956 года, то есть со дня основания Института, и до 1983 года, Я. А. Винников создал блестящую научную школу в области физиологии и эволюции сенсорных рецепторов. Многие ученики его школы внесли выдающийся вклад в эволюционную физиологию и морфологию сенсорной рецепции. Среди них А. А. Бронштейн, Ф. Г. Грибакин, В. И. Говардовский. Многолетние труды Я. А. Винникова охватывают все основные модальности

сенсорной рецепции. Четыре его монографии: «Кортиев орган» (1961) (написана совместно со спутницей жизни Л. К. Титовой), «Рецептор гравитации» (1971), «Цитологические и молекулярные основы рецепции» (1971), «Эволюция рецепторов» (1979) переведены на английский язык и получили мировую известность. Разработанные им представления о жгутиковой природе рецепторных клеток позвоночных, в том числе и фоторецепторных, его классификация сенсорных рецепторов по принципу «первично- и вторичночувствующих» вошли в отечественные и зарубежные руководства по физиологии, морфологии и эволюции сенсорных систем. Полученные им данные о влиянии факторов космического полёта на строение и эмбриональное развитие вестибулярного аппарата стали исключительно востребованными при формировании новой науки — космической биологии.

Пионерские работы в этой лаборатории были выполнены в группе А. А. Бронштейна по морфологии, молекулярной физиологии и эволюции обонятельной рецепции. Его монографию «Обонятельные рецепторы позвоночных» (1977) можно причислить к классическим трудам в этой области сенсорной физиологии.

После Я. А. Винникова заведующим лабораторией эволюции органов чувств (с 1983 по 2000 г.) стал Ф. Г. Грибакин — мировой известности специалист в области физиологии зрения насекомых. Он развил оригинальное представление о фоторецепторных клетках (рабдомах) беспозвоночных, в первую очередь насекомых, как об оптических световодах, возникших на самых ранних стадиях эволюции. Лучшей книги по зрительной рецепции насекомых, чем его монография «Механизмы фоторецепции насекомых» (1981), нет до сих пор.

После кончины Ф. Г. Грибакина лабораторией с 2000 по 2014 год заведовал В. И. Говардовский — один из лидеров в области физиологии и эволюции фоторецепции. Можно сказать, он был эволюционным физиологом в изначальном понимании Л. А. Орбели. Ему принадлежит ряд важнейших работ, среди которых исследование молекулярных механизмов функционирования и эволюции колбочек. Им было выдвинуто представление о независимом происхождении палочек и колбочек от общего предшественника. К достижениям В. И. Говардовского следует отнести создание скоростного поляризационного микроспектрофотометра, с помощью которого он исследовал фотолиз зрительных пигментов в одиночных нативных палочках и колбочках. В. И. Говардовский — один

из наиболее цитируемых российских авторов в области сенсорной физиологии. Его статья «In search of the visual pigment template» (*Visual Neuroscience*, 2000) собрала 1200 цитирований.

После кончины В. И. Говардовского лабораторией эволюции органов чувств с 2014 года по настоящее время заведует его ученик член-корреспондент РАН М. А. Фирсов. Он успешно продолжает исследования происхождения палочек и колбочек, каскада фототрансдукции в этих клетках сетчатки позвоночных. Им показано участие цАМФ как дополнительного к цГМФ мессенджера в регуляции процесса фототрансдукции. В последнее время в лаборатории ведутся интенсивные работы в области оптогенетического протезирования сетчатки.

Помимо винниковской, в Институте эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова была ещё лаборатория биохимических основ рецепции, созданная и возглавляемая с 1967 по 1993 год Р. Н. Этингоф. В этой лаборатории было сделано важнейшее для понимания механизма фототрансдукции открытие: установлен механизм активации одного из ключевых ферментов — фосфодиэстеразы. Было показано, что активация фосфодиэстеразы происходит за счёт «отрыва» двух гамма-субъединиц от её альфа- и бета-субъединиц и «обнажения» вследствие этого активного центра фермента.

С именем Л. А. Орбели связано также создание в 1950 году и вся последующая деятельность лаборатории физиологии анализаторов в Москве, в Институте высшей нервной деятельности, переименованном позже в Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии сначала АН СССР, а затем РАН. Дело в том, что во время войны Л. А. Орбели создаёт в Москве лабораторию авиамедицины. Это было вызвано, в частности, тем, что у лётчиков с подъёмом на высоту возникали проблемы со зрением, исследованием которых активно занимались его сотрудники В. Г. Самсонова и Л. И. Мкртычева. В послевоенные годы эта лаборатория была расформирована, часть её вошла в московский филиал Института физиологии им. И. П. Павлова и продолжала работать под руководством Л. А. Орбели. В 1950 году, почти сразу после «павловской сессии», эта группа была переведена во вновь организованный тогда Институт высшей нервной деятельности, а затем преобразована в лабораторию физиологии анализаторов животных и человека. Заведующей лабораторией стала и продолжала ею быть до 1972 года верная сотрудница и последовательница Л. А. Орбели — В. Г. Самсонова, сохранившая в ней орбелиевский дух

интеллигентности и свободы научного творчества. В самом конце 1950-х годов в эту лабораторию были приняты два аспиранта — И. А. Шевелёв, которому В. Г. Самсонова предложила заниматься центральными механизмами обработки зрительной информации, и М. А. Островский, которому предложила продолжить работы А. В. Лебединского по влиянию центральной нервной системы на сетчатку глаза. Позже, в 1970 году, группа М. А. Островского, занимавшаяся механизмами фоторецепции, перешла в Институт химической физики АН СССР. В 1972 году, с переходом самой В. Г. Самсоновой в тот же Институт химической физики, заведующим лабораторией физиологии анализаторов стал И. А. Шевелёв, который возглавлял её до ухода из жизни в 2010 году.

Труды ставшего затем академиком РАН И. А. Шевелёва внесли большой вклад в понимание нейрофизиологических механизмов обработки зрительной информации и опознавания зрительных образов. Им была выдвинута теория тормозного формирования детекторных свойств нейронов зрительной коры; показано, что кодирование признаков изображения является пространственно-временным, а не чисто пространственным; обнаружен в первичной зрительной коре новый класс нейронов — «детекторов пересечения линий». Монография И. А. Шевелёва «Нейроны — детекторы зрительной коры» (2010), изданная перед самой его кончиной, обобщила результаты многолетних исследований и остаётся настольной книгой для исследователей, занимающихся центральными механизмами обработки зрительной информации.

Группа М. А. Островского, перешедшая в 1970 году из Института высшей нервной деятельности и нейрофизиологии АН СССР в Институт химической физики АН СССР, в 1972 году была преобразована в лабораторию физико-химических основ рецепции. Этой лабораторией академик РАН М. А. Островский заведует до настоящего времени. Теперь эта лаборатория находится в составе Института биохимической физики им. Н. М. Эмануэля РАН, выделившегося в 1994 году из Института химической физики.

Основные направления деятельности этой лаборатории:

- исследование сверхбыстрых прямых и обратных фотохимических реакций зрительного пигмента родопсина;
- исследование супрамолекулярной организации и конформационных изменений молекулы родопсина при действии света

- (в рамках этого направления впервые было показано, что при действии света конформация белковой части молекулы родопсина меняется);
- сравнительно-физиологическое исследование молекулярных механизмов адаптации глаза беспозвоночных (ракообразных) и позвоночных животных к световой среде обитания;
 - исследование механизмов фото- и радиационного повреждения сетчатки и ретинального пигментного эпителия, а также физиологических систем защиты от опасности такого повреждения (в рамках этого направления впервые было показано, что липофусциновые гранулы в клетке ретинального пигментного эпителия обладают фотоактивностью и образуют активные, токсичные формы кислорода; также впервые было выявлено, что экранирующие пигменты глаза позвоночных и беспозвоночных — меланосомы и омомохромы обладают антиоксидантной активностью);
 - разработка новых технологий в офтальмологии (в рамках этого направления было создано новое поколение окрашенных искусственных хрусталиков (интраокулярных линз), защищающих сетчатку от опасности светового повреждения и нашедших широкое применение в офтальмологической практике; был разработан широко применяемый антиоксидантный препарат «Эмоксипин»).

К сильным лабораториям в области сенсорной физиологии, прежде всего зрения, не входящим в орбиту орбелиевского влияния, следует отнести лабораторию обработки сенсорной информации в Институте проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН. Изначально это была лаборатория зрения при АН СССР, руководимая членом-корреспондентом АН СССР и АМН СССР С. В. Кравковым. Будучи заместителем Л. А. Орбели в Комиссии Президиума АН СССР по физиологической оптике, С. В. Кравков много сделал для развития физиологии зрения в нашей стране. После Кравкова заведующим стал Г. К. Гуртовой. Затем эта лаборатория была переведена в Институт биофизики АН СССР, а в начале 1960-х годов — в Институт проблем передачи информации. Заведующими лабораторией обработки сенсорной информации уже в этом Институте последовательно были Н. Д. Ньюберг (1955–1967) → М. М. Бонгард (1967–1971) → А. Л. Бызов (1971–1998).

Н. Д. Ньюберг (математик) был классиком в области цветоведения, колориметрии и цветной репродукции. Одновременно с Р. Лютером он дал полное математическое описание так называемого цветового тела. Термин «цветовое тело Лютера — Ньюберга» вошёл в мировую литературу. Исключительный вклад внёс Н. Д. Ньюберг в описание и понимание феномена «константность цветовосприятия». Суть феномена состоит в том, что на постоянное изменение интенсивности и спектрального состава освещения животные и человек делают неосознанную поправку и в результате видят окраску предметов неизменной. Работы Ньюберга о цветовом теле и константности цветовосприятия продолжил В. В. Максимов. Его монография «Трансформация цвета при изменении освещения» (1984) получила широкую известность. Исследуя цветовое зрение и наличие константности цветовосприятия в поведенческих и электрофизиологических опытах на многих видах животных, В. В. Максимов с соавторами показали, что константность проявляется уже на уровне сетчатки, а именно в реакции цветооппонентных ганглиозных клеток.

Оригинальным направлением в лаборатории было исследование цветового зрения у насекомых. Этим успешно занималась группа, возглавляемая д-ром биол. наук Г. А. Мазохиным-Поршняковым, в будущем заведующим кафедрой энтомологии биологического факультета МГУ. Он открыл, что насекомые обладают ультрафиолетовым приёмником, и показал, что неразличимые для человека окраски прекрасно различаются насекомыми. Книга Г. А. Мазохина-Поршнякова «Зрение насекомых» (1965) стала настольной книгой биологов.

После кончины Н. Д. Ньюберга заведующим лабораторией был избран М. М. Бонгард (физик), один из пионеров теории распознавания образов и моделирования организации поведения. Его монография «Проблема узнавания» (1967) является, на самом деле, одной из первых работ по искусственному интеллекту. М. М. Бонгард трагически погиб в 1971 году на Памире в альпинистской экспедиции.

Яркая страница в истории лаборатории связана с именем А. Л. Ярбуса, который показал, что смещение изображения внешнего мира на сетчатке играет в работе зрительной системы ключевую роль. Его монография «Роль движений глаз в процессе зрения» (1965), четырежды переиздававшаяся под названием «Eye movements and vision», стала настольной книгой для психофизиологов и физиологов зрения. Это направление получило затем в мире

исключительное развитие, свидетелем которого я стал, посетив в 1990-х годах «ярусную» лабораторию в Мэрилендском университете.

После кончины М. М. Бонгарда лабораторию возглавил член-корреспондент РАН А. Л. Бызов. Блестящий экспериментатор, он одним из первых в нашей стране наладил технику микроэлектродных отведений от клеток сетчатки. А. Л. Бызов подробно описал свойства фоторецепторного синапса и горизонтальных клеток, роль обратных связей (латерального торможения) в механизме обработки зрительной информации в сетчатке. Монография А. Л. Бызова «Электрофизиологическое исследование сетчатки» (1966) стала событием в мире сенсорной физиологии.

Ученику А. Л. Бызова Ю. А. Трифонову принадлежит честь важного открытия, касающегося механизма синаптической передачи фоторецепторного сигнала от фоторецепторной к биполярным и горизонтальным клеткам сетчатки. Суть открытия в том, что фоторецепторные клетки позвоночных в темноте деполяризованы и из их пресинаптических окончаний в темноте постоянно выделяется деполяризующий медиатор, а на свету выделение этого медиатора уменьшается или прекращается вовсе. В то время природа медиатора (глутамата) ещё не была установлена. Мне посчастливилось быть соавтором первой опубликованной по этому поводу статьи в журнале «Биофизика», в которой этот феномен был описан (1967). Двумя годами раньше Тсуноэ Томита при внутриклеточном отведении зарегистрировал в ответ на свет гиперполяризационный потенциал колбочек сетчатки золотой рыбки. Из этого следовало, что гиперполяризация в ответ на свет должна приводить к уменьшению скорости или прекращению выделения нейромедиатора из пресинаптического окончания. Это открытие Трифонова — Томита вошло в учебники и руководства по физиологии сенсорных систем.

После кончины А. Л. Бызова лабораторией успешно руководил В. А. Бастаков. В настоящее время ею заведует д-р биол. наук В. Ю. Веденина. Группа В. Ю. Ведениной успешно исследует эволюцию акустической коммуникации у насекомых. Активно продолжают в лаборатории исследования цветового зрения животных и человека. Группой Е. М. Максимовой впервые описаны у рыб три типа ганглиозных клеток с разными свойствами кодирования цвета. П. В. Максимовым предложен оригинальный метод быстрой диагностики дихромазии человека. Г. И. Рожковой и Т. А. Подугольниковой разработаны методы исправления дефектов бинокулярного зрения.

Многолетним сотрудником этой лаборатории О. Ю. Орловым была создана в 1971 году во Владивостоке в ДВНЦ АН СССР лаборатория эволюционной физиологии. Долгое время ею руководил С. Л. Кондрашов. В этой дальневосточной лаборатории велись подробные сравнительно-физиологические исследования механизмов зрения на позвоночных (рыбах, амфибиях) и беспозвоночных. Здесь было открыто новое явление: изменение окраски рога рыбы в зависимости от интенсивности освещения — по существу, физиологический механизм светофильтрующей защиты сетчатки рыб от опасности повреждающего действия яркого света на мелководье. Исследования в этом направлении продолжают. В настоящее время лабораторией руководит И. И. Пуцин.

Ещё одна сильная лаборатория сенсорной физиологии, основное направление которой — сравнительная физиология слуховой и зрительной систем, это лаборатория сенсорных систем позвоночных в Институте проблем экологии и эволюции им А. Н. Северцова РАН. Она была создана в 1967 году как группа по изучению морских млекопитающих, а в 1974 году получила статус лаборатории и нынешнее название. Неизменным руководителем группы, а затем лаборатории с 1967 по 2014 год был профессор А. Я. Супин.

Мировое признание получили работы А. Я. Супина, касающиеся функциональной организации сенсорных систем дельфинов. На примере слуха и зрения дельфинов им были показаны предельные возможности нейрофизиологических механизмов сенсорного анализа. Было показано, что слух дельфинов характеризуется чрезвычайно широким диапазоном воспринимаемых частот — до 200 кГц (против менее чем 20 кГц у человека), что позволяет совместить острую частотную избирательность и высокое временное разрешение. Что же касается зрения, то оно у дельфинов имеет высокое разрешение как в воде, так и в воздухе. Оказалось, что возможно это потому, что в сетчатке глаза дельфина имеется не одна, как у большинства млекопитающих, а две области высокого разрешения. Таким образом, у дельфинов (китообразных) оказалось возможным совместить, казалось бы, несовместимое — высокое частотное и временное разрешение слуха, острое подводное и воздушное зрение. Монографии А. Я. Супина «Электрофизиологические исследования мозга дельфинов» и «The Sensory Physiology of Aquatic Mammals» стали классическими.

В лаборатории было также сделано открытие однополушарного сна у дельфинов. Суть его

состоит в том, что два полушария мозга дельфинов переходят в состояние сна не одновременно, а попеременно: когда одно полушарие спит, другое бодрствует. Открытие однополушарного сна существенно изменило современные представления о регуляции сна и бодрствования и эволюции сна у животных.

С 2014 года лабораторию возглавил и успешно ею руководит ученик А. Я. Супина д-р биол. наук В. А. Попов.

В изучении слуховой системы важное место занимала лаборатория, организованная в начале 1960-х годов в Акустическом институте РАН по инициативе академика Н. Н. Андреева. Руководимая Н. А. Дубровским, она активно занималась изучением слуховой системы дельфинов как поведенческими, так и электрофизиологическими методами. В результате было сформулировано ставшее классическим представление о существовании у этих животных механизмов активного и пассивного слуха. Кроме того, Н. Г. Бибиковым, впоследствии руководителем этой лаборатории, при подробном изучении слуховой системы амфибий и млекопитающих были описаны особенности нейронов стволовых отделов слухового пути позвоночных, в том числе существование нейронов, реагирующих на новизну стимула, нейронов, усиливающих свою активность и улучшающих избирательность при добавлении шумовой составляющей.

Оригинальные исследования по биоакустике насекомых велись с конца 1960-х годов на кафедре энтомологии биологического факультета МГУ. Там профессором Р. Д. Жантиевым были получены важные данные о нейронных сетях, обеспечивающих обработку информации об акустических сигналах, о нейрофизиологических механизмах распознавания насекомыми акустических сигналов. В настоящее время работы в этом направлении продолжаются на кафедре под руководством д-ра биол. наук О. С. Корсунской.

Очень важный вклад в физиологию и биофизику фоторецепции внесла лаборатория биофизики рецепции в Институте биологической физики (Пушино), заведующим которой с 1980 года являлся член-корреспондент РАН Е. Е. Фесенко. В 1985 году из этой лаборатории вышла принципиальная работа Е. Е. Фесенко, С. С. Колесникова и Л. В. Любарского, которая была опубликована в «Nature». В этой работе впервые было показано, что внутриклеточный посредник — циклический нуклеотид (цГМФ) способен непосредственно (!) управлять функциональным состоянием ионного канала плаз-

матической мембраны фоторецепторной клетки. Этот феномен практически сразу получил подтверждение в других лабораториях. Открытие стало составной частью современного представления о механизме фототрансдукции.

После разделения в 1990 году Института биологической физики и образования Института биофизики клетки РАН академик РАН С. С. Колесников возглавил в этом институте лабораторию молекулярной физиологии клетки. В этой лаборатории на самом современном молекулярном и клеточном уровнях исследуются механизмы вкусовой рецепции.

Важнейшее открытие было сделано в 1982 году Ю. А. Овчинниковым, Н. М. Абдулаевым и сотрудниками в Институте биоорганической химии АН СССР в рамках одного из первых междисциплинарных проектов АН СССР «Родопсин». Речь идёт об открытии первичной структуры (полной аминокислотной последовательности) и топографии в фоторецепторной мембране молекулы зрительного пигмента родопсина. Это был первый мембранный белок животного происхождения, структура и топография которого в биологической мембране были установлены. Оно открыло путь для понимания молекулярного механизма запуска процесса фототрансдукции и патогенеза целого ряда дегенеративных заболеваний сетчатки, в первую очередь пигментного ретинита. В более широком, общебиологическом смысле оно открыло путь для понимания структуры и топографии огромного «суперсемейства» G-белок-связывающих рецепторов, типичным представителем которого является зрительный родопсин. Четырьмя годами раньше Ю. А. Овчинников, Н. Г. Абдулаев и сотрудники опубликовали пионерскую работу о полной аминокислотной последовательности (первичной структуре) и топографии другого ретиналь-содержащего мембранного белка — бактериородопсина в пурпурной мембране галобактерий (1978). Лишь почти два десятилетия спустя, в начале 2000-х годов, группе японских и американских авторов удалось кристаллизовать зрительный родопсин и на основе данных рентгеноструктурного анализа представить его пространственную структуру. И снова это была первая, но теперь уже трёхмерная структура мембранного G-белок-связывающего рецептора.

Как показало время, значимость этих открытий в случае зрительного родопсина для фоторецепции в норме и при патологии, а в случае бактериородопсина и других микробных родопсинов для биотехнологии и оптогенетики

трудно переоценить. Они вполне могли бы быть удостоены Нобелевской премии.

Всё вышеизложенное показывает, что физиология сенсорных систем занимает в отечественной и мировой биологической науке достойнейшее место. Огромную роль в этом сыграли предпринятые в своё время усилия и активная поддержка Леона Абгаровича Орбели.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The author declares that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Литература

- Орбели, Л. А. (ред.). (1936) *Труды Первой конференции по физиологической оптике 25–29 декабря 1934 г., созванной Государственным оптическим институтом и Всесоюзным институтом экспериментальной медицины*. М.; Л.: АН СССР, 479 с.
- Островский, М. А. (2011) История развития физиологии зрения в Российской Академии наук. *Вестник Российской Академии наук*, т. 81, № 3, с. 215–222.
- Островский, М. А., Сакина, Н. Л., Федорович, И. Б., Чеснов, В. М. (2001) Физики и световая чувствительность глаза. *Природа*, № 6 (1030), с. 70–77.
- Островский, М. А., Сакина, Н. Л., Федорович, И. Б., Чеснов, В. М. (2002) История становления и развития физиологии органов чувств в России (XVIII в. — 1917 г.). *Вопросы истории естествознания и техники*, т. 23, № 3, с. 448–471.
- Островский, М. А., Сакина, Н. Л., Чеснов, В. М. (2011) Развитие физиологии зрения в России в первые десятилетия Советской власти (1917–1950). *Вопросы истории естествознания и техники*, т. 32, № 2, с. 22–35.

References

- Orbeli, L. A. (ed.). (1936) *Trudy Pervoj konferentsii po fiziologicheskoi optike 25–29 dekabrya 1934 g., sozvannoj Gosudarstvennym opticheskim institutom i Vsesoyuznym institutom eksperimental'noj meditsiny* [Proceedings of the 1st Conference on physiological optics, December 25–29, 1934, convened by the State Optical Institute and the All-Union Institute of Experimental Medicine]. Moscow; Leningrad: Academy of Sciences of the USSR Publ., 479 p. (In Russian)
- Ostrovsky, M. A. (2011) Istorija razvitiya fiziologii zreniya v Rossijskoj Akademii nauk [History of the development of physiology of vision in the Russian Academy of Sciences]. *Vestnik Rossijskoj Akademii nauk*, vol. 81, no. 3, pp. 215–222. (In Russian)
- Ostrovsky, M. A., Sakina, N. L., Chesnov, V. M. (2011) Razvitie fiziologii zreniya v Rossii v pervye desyatiletija Sovetskoj vlasti (1917–1950) [The development of vision physiology in Russia in the first decades of Soviet power (1917–1950)]. *Voprosy istorii estestvoznaniya i tekhniki — Studies in the History of Science and Technology*, vol. 32, no. 2, pp. 22–35. (In Russian)
- Ostrovsky, M. A., Sakina, N. L., Fedorovich, I. B., Chesnov, V. M. (2001) Fiziki i svetovaya chuvstvitel'nost glaza [Physicists and the light sensitivity of the eye]. *Priroda*, no. 6 (1030), pp. 70–77. (In Russian)
- Ostrovsky, M. A., Sakina, N. L., Fedorovich, I. B., Chesnov, V. M. (2002) Istorija stanovleniya i razvitiya fiziologii organov chuvstv v Rossii (XVIII v. — 1917 g.) [The emergence and development of sensory physiology in Russia (18th c. — 1917)]. *Voprosy istorii estestvoznaniya i tekhniki — Studies in the History of Science and Technology*, vol. 23, no. 3, pp. 448–471. (In Russian)



УДК 612.3

EDN ESRERV

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-367-374>

Александр Михайлович Уголев и его роль в развитии современной физиологии пищеварения и питания

Л. В. Громова ¹, Ю. В. Дмитриева ¹

¹Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторах

Людмила Викторовна Громова, SPIN-код: 9680-5011, Scopus AuthorID: 7006258323, ResearcherID: AAD-9645-2022, ORCID: 0000-0002-4390-200X, e-mail: gromovalv@infran.ru

Юлия Владимировна Дмитриева, SPIN-код: 3994-3884, Scopus AuthorID: 57222242067, ResearcherID: AAC-8955-2022, ORCID: 0000-0003-0707-5227, e-mail: dmitrievayv@infran.ru

Для цитирования: Громова, Л. В., Дмитриева, Ю. В. (2025) Александр Михайлович Уголев и его роль в развитии современной физиологии пищеварения и питания. *Интегративная физиология*, т. 6, № 4, с. 367–374. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-367-374> EDN ESRERV

Получена 25 сентября 2025; прошла рецензирование 19 декабря 2025; принята 25 декабря 2025.

Финансирование: Исследование не имело финансовой поддержки.

Права: © Л. В. Громова, Ю. В. Дмитриева (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. В статье рассказывается об основных направлениях деятельности выдающегося учёного академика Александра Михайловича Уголева, руководившего лабораторией физиологии питания в Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН с 1963 по 1991 год. Представлены сведения о его наиболее значимых исследованиях, обогативших отечественную и мировую науку. Известность и мировое признание А. М. Уголев получил за открытие мембранного пищеварения в 1958 году. Это открытие привело к пересмотру ранее существовавших представлений о функционировании пищеварительной системы. Он впервые продемонстрировал возможность исследовать гидролиз и всасывание пищевых веществ в тонкой кишке в условиях, максимально приближенных к естественным. Полученные данные коренным образом изменили прежние представления о скоростях мембранного гидролиза и всасывания пищевых веществ в тонкой кишке. Среди научных достижений А. М. Уголева особое место занимают исследования, посвящённые изучению кишечной гормональной системы и её непещеварительных эффектов. Большое внимание уделялось эволюционным аспектам пищеварения. А. М. Уголев разработал также основные постулаты созданной им теории адекватного питания. Кроме того, А. М. Уголев основал и возглавлял более двух десятилетий академическую школу-семинар «Современные проблемы физиологии и патологии пищеварения».

Ключевые слова: мембранное пищеварение, всасывание пищевых веществ, кишечная гормональная система, эволюционная физиология, адекватное питание

Aleksandr Ugolev and his role in the development of modern digestive and nutritional physiology

L. V. Gromova ¹, Yu. V. Dmitrieva ¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Lyudmila V. Gromova, SPIN: 9680-5011, Scopus AuthorID: 7006258323, ResearcherID: AAD-9645-2022, ORCID: 0000-0002-4390-200X, e-mail: gromovalv@infran.ru

Yulia V. Dmitrieva, SPIN: 3994-3884, Scopus AuthorID: 57222242067, ResearcherID: AAC-8955-2022, ORCID: 0000-0003-0707-5227, e-mail: dmitrievayv@infran.ru

For citation: Gromova, L. V., Dmitrieva, Yu. V. (2025) Aleksandr Ugolev and his role in the development of modern digestive and nutritional physiology. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 4, pp. 367–374. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-367-374> EDN ESRERV

Received 25 September 2025; reviewed 19 December 2025; accepted 25 December 2025.

Funding: The study did not receive any external funding.

Copyright: © L. V. Gromova, Yu. V. Dmitrieva (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. This article describes the principal research contributions of Academician Aleksandr M. Ugolev, an outstanding scientist who headed the Laboratory of Nutritional Physiology at the I. P. Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, from 1963 to 1991. We present an overview of his most significant investigations, which have enriched both Russian and global science. Ugolev achieved international recognition for his discovery of membrane digestion in 1958. This finding fundamentally revised prevailing concepts of digestive system function. He was the first to demonstrate the feasibility of studying nutrient hydrolysis and absorption in the small intestine under conditions approximating the physiological state. The resulting data radically transformed understanding of the rates of membrane hydrolysis and nutrient absorption in the small intestine. Among Ugolev's scientific accomplishments, a special place is occupied by his research on the intestinal hormonal system and its non-digestive effects. He devoted considerable attention to the evolutionary aspects of digestion and also formulated the foundational principles of his theory of adequate nutrition. In addition, Ugolev founded and, for more than two decades, chaired the academic school-seminar Modern Problems of the Physiology and Pathology of Digestion.

Keywords: membrane digestion, nutrient absorption, intestinal hormonal system, evolutionary physiology, adequate nutrition

Александр Михайлович Уголев, выдающийся учёный в области физиологии, родился 9 марта 1926 года в Днепропетровске. В 1948 году он окончил Днепропетровский медицинский институт. С 1949 года А. М. Уголев работал ассистентом на кафедре физиологии Ленинградского стоматологического института и одновременно занимался подготовкой кандидатской диссертации «Условные слюнные рефлексы у кошек и способ добывания пищи», которую защитил в 1951 году. В ней он показал, что у охотящихся кошек отсутствуют натуральные условные пищевые рефлексы, которые есть у молодых, длинношёрстных кошек, не участвующих в охоте. В ходе этих исследований А. М. Уголев впервые успешно выполнил сложные хирургические операции на мелких лабораторных животных по наложению слюнной фистулы.

С 1955 года А. М. Уголев продолжил свою научную деятельность в Москве в Институте нормальной и патологической физиологии

АМН СССР. Здесь в опытах на лабораторных животных он обнаружил адаптацию ферментных систем слюнных, желудочных и поджелудочных желез в зависимости от качества пищи. Эти данные легли в основу его докторской диссертации «Приспособление пищеварительных желез к качеству пищи», которую он защитил в 1958 году. В это же время А. М. Уголев совместно с академиком АМН В. Н. Черниговским и д-ром мед. наук В. Г. Кассилем, который являлся тогда научным сотрудником группы В. Н. Черниговского при Отделении биологии АН СССР, изучал регуляцию пищевого поведения животных, уделяя особое внимание роли интероцептивной сигнализации. На основе этих исследований А. М. Уголев предложил метаболическую теорию регулирования аппетита, которая в дальнейшем получила научное подтверждение.

В конце 1950-х годов А. М. Уголев совершил открытие, которое кардинально изменило существовавшие в то время представления

о пищеварительном процессе. Он обнаружил ранее неизвестный жизненно важный механизм усвоения пищи — мембранное (пристеночное) пищеварение (Уголев 1960; 1961; Ugolev 1960). Этот процесс осуществляется на границе между внеклеточной и внутриклеточной средами с участием ферментов, синтезируемых кишечными клетками, а также панкреатических ферментов, адсорбированных из полости тонкой кишки. Открытие мембранного пищеварения привело к пересмотру ранее существовавших представлений о функционировании пищеварительной системы: вместо двухзвенной схемы: полостное пищеварение — всасывание была предложена трехзвенная схема: полостное пищеварение — мембранное пищеварение — всасывание. В последующие годы оно завоевало признание на международной арене (Константинова 1986; Ноздрачев 2008; Iezuitova, Yaroshevsky 1989).

С 1960 года А. М. Уголев начал работать в Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН. В 1963 году он был назначен заведующим лабораторией физиологии питания и в этой должности проработал до конца своей жизни (рис. 1).

В ходе многолетних исследований, проведенных как в лаборатории физиологии питания под руководством А. М. Уголева, так и его учениками (рис. 2), изучались организация мембранного пищеварения, его пространственная топография вдоль тонкой кишки и в системе крипта-ворсинка, а также организация и регуляция полисубстратных процессов в тонкой кишке. Кроме того, уделялось внимание механизмам развития некоторых видов патологии желудочно-кишечного тракта, связанных с нарушением мембранного пищеварения.

За вклад в развитие современной теории пищеварения и питания А. М. Уголев был удостоен премий имени И. П. Павлова (1963) и имени И. М. Сеченова (1986) от Академии наук СССР. В 1984 году его избрали действительным членом Академии наук СССР.

Важное место в научной деятельности А. М. Уголева занимали исследования мембранного гидролиза и всасывания пищевых веществ в тонкой кишке в условиях, максимально приближенных к естественным. Эти исследования стали возможными благодаря разработке А. М. Уголевым совместно с Б. З. Зариповым (Уголев, Зарипов 1979) оригинальной методики перфузии изолированного участка тонкой кишки крыс с использованием различных субстратов в условиях хронического эксперимента *in vivo* (рис. 3). В отличие от традиционной методики перфузии участка кишки в остром



Рис. 1. Академик Александр Михайлович Уголев (1926–1991)

Fig. 1. Academician Alexander M. Ugolev (1926–1991)

опыте на анестезированном животном, в хроническом опыте наблюдались более высокие скорости гидролиза пищевых веществ в тонкой кишке, а также тесная связь этого процесса с всасыванием образующихся продуктов. В дальнейшем эта методика была значительно усовершенствована и завоевала признание за рубежом. В частности, исследования, включающие хронические эксперименты и их анализ с применением математического моделирования и иммуноцитохимических методов, позволили выявить относительную роль различных механизмов транспорта глюкозы через апикальную мембрану энтероцитов в естественных условиях (Gromova et al. 2021; Gruzdkov et al. 2012).

В дальнейшем в лаборатории физиологии питания была разработана новая методика оценки всасывательной способности тонкой кишки в отношении глюкозы в условиях, наиболее близких к естественным (Груздков и др. 2015). С применением этой методики было продемонстрировано повышенное всасывание глюкозы в тонкой кишке крыс при хроническом иммобилизационном стрессе (Громова и др. 2020) и при экспериментальном диабете 2-го типа (Gromova et al. 2019; 2021). Было показано также, что эти повышения обусловлены главным образом увеличением уровня активного транспорта глюкозы



Рис. 2. А. М. Уголев с сотрудниками лаборатории физиологии питания, 1988 г.

Fig. 2. Academician Alexander M. Ugolev with the staff of the Laboratory of Nutritional Physiology, 1988

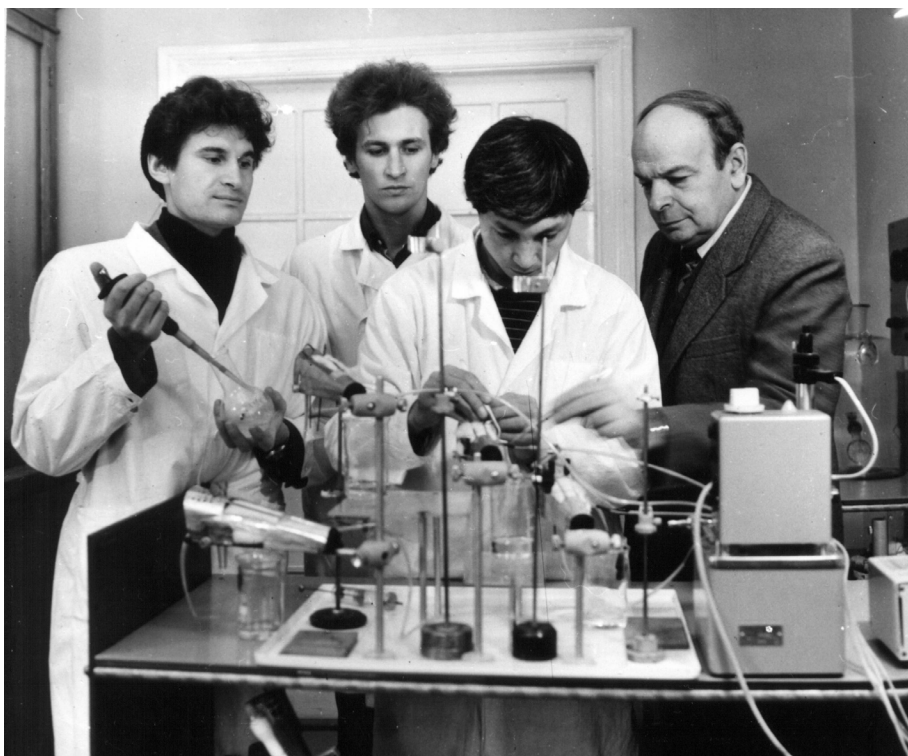


Рис. 3. А. М. Уголев с сотрудниками лаборатории при проведении хронических опытов на крысах, 1989 г.

Fig. 3. Academician Alexander M. Ugolev with the laboratory staff during chronic experiments on rats, 1989

с участием транспортера глюкозы SGLT1 в апикальной мембране энтероцитов. Эти результаты подтвердили предположение о том, что транспортер SGLT1 является основной мишенью в регуляции всасывания глюкозы в тонкой кишке и в контроле гипергликемии при диабете 2-го типа. Кроме того, с применением данной методики была установлена способность пробиотического штамма *Enterococcus faecium* L3 и аутопробиотических энтерококков снижать всасывание глюкозы в тонкой кишке, а также активность ключевых мембранных ферментов, участвующих в гидролизе крахмала, у крыс с экспериментальным диабетом 2-го типа (Громова и др. 2021; Дмитриева и др. 2023).

С первых шагов изучения мембранного пищеварения его значимость в онтогенезе стала ключевым аспектом исследований лаборатории физиологии питания. После ухода из жизни А. М. Уголева его ученики, включая Н. М. Тимофееву, Н. Н. Иезуитову, В. В. Егорову и А. А. Никитину, внесли значительный вклад в развитие этой области. Они впервые показали, что раннее метаболическое программирование пищеварительных ферментных систем может существенно влиять на функционирование этих систем на протяжении всей жизни организма и даже у его потомков (Егорова и др. 2005; Тимофеева и др. 2004).

Среди направлений работы А. М. Уголева особое место занимают исследования, посвящённые изучению кишечной гормональной системы и её непиварительных эффектов. В начале 1950-х годов А. М. Уголев впервые в мире провёл операцию по удалению двенадцатиперстной кишки у кошек и собак. В результате этой операции у животных развилось эндокринное заболевание, которое учёный назвал «синдромом дуоденальной недостаточности». Этот синдром проявлялся в истощении организма, которое впоследствии сменялось ожирением гипоталамического типа. На основе этих данных А. М. Уголев пришёл к выводу, что эндокринные клетки двенадцатиперстной кишки вырабатывают гормоны, влияющие не только на пищеварительную систему, но и на функционирование других органов и систем.

Одним из ключевых направлений научной деятельности А. М. Уголева на протяжении почти всей его карьеры были эволюционные исследования. Изучая мембранное пищеварение с эволюционной точки зрения, он показал, что оно является одним из основных типов пищеварения у всех использованных объектов (млекопитающие, птицы, рыбы и беспозвоночные). В 1985 году вышла монография А. М. Уголева

«Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Элементы современного функционализма» (Уголев 1985), в которой были обобщены многолетние исследования в этой области. В своей монографии А. М. Уголев предложил концепцию универсальных функциональных блоков, согласно которой клеточные и органые функции осуществляются за счёт стандартных функциональных блоков — молекул и надмолекулярных структур, выполняющих элементарные функции. При этом он предположил, что эволюция, начиная с определённого момента, представляет собой поиск новых комбинаций этих блоков, которые сами остаются неизменными. Универсальные функциональные блоки, распределяясь в различных количествах и в разных отделах клеток и органов, обеспечивают их специализацию. На основе этой концепции объясняются побочные эффекты лекарственных препаратов и сложности в создании избирательно действующих веществ, например, для борьбы с сорняками, насекомыми-вредителями и паразитами сельскохозяйственных растений без токсического воздействия на человека. В 1990 году заслуги А. М. Уголева в области эволюционной физиологии были отмечены Золотой медалью имени И. И. Мечникова АН СССР.

А. М. Уголев разработал также единую междисциплинарную науку — трофологию, которая включает целый ряд направлений: питание на уровне клеток и тканей, гастроэнтерологию, науку о питании, иммунологию, экологию, а также определённые аспекты, связанные с сельским хозяйством и технологическими науками. Кроме того, трофология включает в себя изучение таких пограничных вопросов, как физиология аппетита, функции депо и трофические функции нервной системы. В последние годы основные принципы трофологии получили дальнейшее развитие как в нашей стране, так и за её пределами.

В рамках трофологии А. М. Уголев обозначил основные принципы своей теории адекватного питания (Уголев 1991). Эта теория включает положения ранее известной концепции сбалансированного питания, но учитывает также и эволюционные особенности функционирования пищеварительной системы. Важным аспектом адекватного питания является поддержание нормального состояния микрофлоры кишечника. Микрофлора не только улучшает процессы пищеварения и всасывания, но и оказывает положительное влияние на функционирование других систем организма. Современное использование пробиотиков и пребиотиков в медицине и здравоохранении

основано именно на теории адекватного питания.

Ярким примером практического применения теоретических знаний является работа А. М. Уголева в Институте медико-биологических проблем, где он выступал в роли ведущего консультанта по вопросам питания космонавтов. За вклад в обеспечение космических полётов А. М. Уголев был удостоен диплома имени Юрия Гагарина в 1981 году. В 1990 году его избрали членом Международной академии астронавтики, а в 1991 году он участвовал в международном совещании в США, посвящённом медико-биологическому сопровождению пилотируемых миссий на Марс.

В 1968 году А. М. Уголев основал академическую школу-семинар «Современные проблемы физиологии и патологии пищеварения», которую возглавлял более двух десятилетий. За это время он подготовил около 60 кандидатов наук и 40 докторов наук.

А. М. Уголев оставил значительное научное наследие. Он опубликовал около 300 научных работ, включая обзорные статьи и монографии, многие из которых были изданы за границей. Две его монографии вышли на английском языке.

За свои достижения А. М. Уголев был награждён правительственными наградами (орден Трудового Красного Знамени, орден Дружбы народов). Он был удостоен многих научных званий, таких как почётный член Британского

общества гастроэнтерологов, а также член Чехословацкого общества имени Пуркинье и Венгерского гастроэнтерологического общества, член президиума Санкт-Петербургского научного центра, член президиума Всесоюзного общества физиологов им. И. П. Павлова. Среди его наград — медаль имени Ю. А. Гагарина и медаль Гиппократа.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Вклад авторов

- a. Громова Людмила Викторовна — идея работы, написание и редактирование статьи;
- б. Дмитриева Юлия Владимировна — подбор источников, рисунков, написание статьи.

Author Contributions

- a. Lyudmila V. Gromova — conceptualization, manuscript writing and editing;
- b. Yulia V. Dmitrieva — resources, visualization, manuscript writing.

Литература

- Громова, Л. В., Полозов, А. С., Ермоленко, Е. И. и др. (2021) Введение *Enterococcus faecium* L3 способствует коррекции микробиоты и снижению всасывания глюкозы в кишечнике у крыс с диабетом 2 типа. *Гастроэнтерология Санкт-Петербурга*, № 3–4, с. 17–18.
- Громова, Л. В., Савочкина, Е. В., Алексеева, А. С. и др. (2020) Мембранный гидролиз углеводов и всасывание глюкозы в тонкой кишке крыс при хроническом иммобилизационном стрессе. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 106, № 11, с. 1421–1435. <https://doi.org/10.31857/S0869813920100040>
- Груздков, А. А., Громова, Л. В., Дмитриева, Ю. В., Алексеева, А. С. (2015) Скорость свободного потребления крысами раствора глюкозы как критерий оценки ее всасывания в тонкой кишке (Экспериментальное исследование и математическое моделирование). *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 101, № 6, с. 708–720.
- Дмитриева, Ю. В., Алексеева, А. С., Полозов, А. С. и др. (2023) Влияние индигенных энтерококков на гомеостаз глюкозы и её всасывание в тонкой кишке у крыс при диабете типа 2. В кн.: *Интегративная физиология. Всероссийская конференция с международным участием: тезисы докладов*. СПб.: Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, с. 22.
- Егорова, В. В., Никитина, А. А., Тимофеева, Н. М. (2005) Функционирование ферментных систем пищеварительных и непищеварительных органов у взрослых крыс зависит от качества питания в раннем онтогенезе. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, т. 41, № 6, с. 514–519.
- Константинова, И. Г. (сост.). (1986) Секреты «живой лаборатории». В кн.: *На пороге XXI века. Интервью с ленинградскими академиками*. Л.: Лениздат, с. 183–202.
- Ноздрачев, А. Д. (2008) Он с детства не любил овал, он с детства угол рисовал. К 50-летию открытия мембранного пищеварения. *Вестник Российской академии наук*, т. 78, № 9, с. 820–829.

- Тимофеева, Н. М., Егорова, В. В., Никитина, А. А. (2004) Качество питания лактирующих самок изменяет функционирование ферментных систем пищеварительных и непещеварительных органов у потомства второго поколения. *Доклады Академии наук*, т. 399, № 1, с. 126–129.
- Уголев, А. М. (1960) О существовании пристеночного (контактного) пищеварения. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, т. 49, № 1, с. 12–17.
- Уголев, А. М. (1961) *Пищеварение и его приспособительная эволюция*. М.: Высшая школа, 306 с.
- Уголев, А. М. (1985) *Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Элементы современного функционализма*. Л.: Наука, 543 с.
- Уголев, А. М. (1991) *Теория адекватного питания и трофология*. СПб.: Наука, 270 с.
- Уголев, А. М., Зарипов, Б. З. (1979) Методические приемы для изучения мембранного пищеварения и всасывания в тонкой кишке в условиях хронического эксперимента на крысах и некоторых других животных. *Физиологический журнал СССР*, т. 65, № 12, с. 1849–1853.
- Gromova, L. V., Fetissov, S. O., Gruzdkov, A. A. (2021) Mechanisms of glucose absorption in the small intestine in health and metabolic diseases and their role in appetite regulation. *Nutrients*, vol. 13, no. 7, article 2474. <https://doi.org/10.3390/nu13072474>
- Gromova, L. V., Polozov, A. S., Korniyushin, O. V. et al. (2019) Vsasyvanie glyukozy v tonkoj kishke krysa pri eksperimental'nom diabete tipa 2 [Glucose absorption in the rat small intestine under experimental type 2 diabetes mellitus]. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 55, no. 2, pp. 155–157. <https://doi.org/10.1134/S0022093019020091>
- Gruzdkov, A. A., Gromova, L. V., Grefner, N. M., Komissarchik, Ya. Yu. (2012) Kinetics and mechanisms of glucose absorption in the rat small intestine under physiological conditions. *Journal of Biophysical Chemistry*, vol. 3, no. 2, pp. 191–200. <http://dx.doi.org/10.4236/jbpc.2012.32021>
- Iezuitova, N. N., Yaroshevsky, M. G. (1989) Discovery of membrane digestion and its development. In: A. M. Ugolev (ed.). *Membrane digestion. New facts and concepts*. Moscow: Mir Publ., pp. 11–38.
- Ugolev, A. M. (1960) Influence of the surface of the small intestine on enzymatic hydrolysis of starch by enzymes. *Nature*, vol. 188, no. 4750, pp. 588–589. <https://doi.org/10.1038/188588b0>

References

- Dmitrieva, Yu. V., Alekseeva, A. S., Polozov, A. S. et al. (2023) Vliyanie indigennykh enterokokkov na gomeostaz glyukozy i ee vsasyvanie v tonkoj kishke u krysa pri diabete tipa 2 [The effect of indigenous enterococci on glucose homeostasis and its absorption in the small intestine of rats with type 2 diabetes mellitus]. In: *Integrativnaya fiziologiya. Vserossiyskaya konferentsiya s mezhdunarodnym uchastiem: tezisy dokladov [Integrative physiology. All-Russian conference with international participation: Abstracts]*. Saint Petersburg: Pavlov Institute of Physiology RAS Publ., p. 22. (In Russian)
- Egorova, V. V., Nikitina, A. A., Timofeeva, N. M. (2005) Funktsionirovanie fermentnykh sistem pishchevaritel'nykh i nepishchevaritel'nykh organov u vzroslykh krysa zavisit ot kachestva pitaniya v rannem ontogeneze [Functioning of enzyme systems of digestive and non-digestive organs in adult rats depends on quality of nutrition in early ontogenesis]. *Zhurnal evolyutsionnoj biokhimii i fiziologii*, vol. 41, no. 6, pp. 514–519. (In Russian)
- Gromova, L. V., Fetissov, S. O., Gruzdkov, A. A. (2021) Mechanisms of glucose absorption in the small intestine in health and metabolic diseases and their role in appetite regulation. *Nutrients*, vol. 13, no. 7, article 2474. <https://doi.org/10.3390/nu13072474> (In English)
- Gromova, L. V., Polozov, A. S., Ermolenko, E. I. et al. (2021) Vvedenie *Enterococcus faecium* L3 sposobstvuet korrektsii mikrobioty i snizheniyu vsasyvaniya glyukozy v kishchevode u krysa s diabedom 2 tipa [Administration of *Enterococcus faecium* L3 promotes microbiota correction and reduces intestinal glucose absorption in rats with type 2 diabetes mellitus]. *Gastroenterologiya Sankt-Peterburga*, no. 3–4, pp. 17–18. (In Russian)
- Gromova, L. V., Polozov, A. S., Korniyushin, O. V. et al. (2019) Vsasyvanie glyukozy v tonkoj kishke krysa pri eksperimental'nom diabete tipa 2 [Glucose absorption in the rat small intestine under experimental type 2 diabetes mellitus]. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 55, no. 2, pp. 155–157. <https://doi.org/10.1134/S0022093019020091> (In English)
- Gromova, L. V., Savochkina, E. V., Alekseeva, A. S. et al. (2020) Membrannyj gidroliz uglevodov i vsasyvanie glyukozy v tonkoj kishke krysa pri khronicheskom immobilizatsionnom stresse [Membrane hydrolysis of carbohydrates and glucose absorption in the rat small intestine under chronic immobilization stress]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 106, no. 11, pp. 1421–1435. <https://doi.org/10.31857/S0869813920100040> (In Russian)
- Gruzdkov, A. A., Gromova, L. V., Dmitrieva, Yu. V., Alekseeva, A. S. (2015) Skorost' svobodnogo potrebleniya krysam rastvora glyukozy kak kriterij otsenki ee vsasyvaniya v tonkoj kishke (Eksperimental'noe issledovanie i matematicheskoe modelirovanie) [Free consumption of glucose solution by rats as a criterion for evaluation its absorption in the small intestine (Experimental study and mathematical modeling)]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 101, no. 6, pp. 708–720. (In Russian)

- Gruzdov, A. A., Gromova, L. V., Grefner, N. M., Komissarchik, Ya. Yu. (2012) Kinetics and mechanisms of glucose absorption in the rat small intestine under physiological conditions. *Journal of Biophysical Chemistry*, vol. 3, no. 2, pp. 191–200. <http://dx.doi.org/10.4236/jbpc.2012.32021> (In English)
- Iezuitova, N. N., Yaroshevsky, M. G. (1989) Discovery of membrane digestion and its development. In: A. M. Ugolev (ed.). *Membrane digestion. New facts and concepts*. Moscow: Mir Publ., pp. 11–38. (In English)
- Konstantinova, I. G. (comp.). (1986) Sekrety “zhivoj laboratorii” [Secrets of the “living laboratory”]. In: *Na poroge XXI veka. Interv’yu s leningradskimi akademikami* [On the threshold of the twenty-first century. Interviews with Leningrad academicians]. Leningrad: Lenizdat Publ., pp. 183–202. (In Russian)
- Nozdrachev, A. D. (2008) On s detstva ne lyubil oval, on s detstva ugol risoval. K 50-letiyu otkrytiya membrannogo pishchevareniya [He thought good ovals dull and rife; He drew sharp angles all his life. On the 50th anniversary of the discovery of membrane digestion]. *Vestnik Rossijskoj akademii nauk*, vol. 78, no. 9, pp. 820–829. (In Russian)
- Timofeeva, N. M., Egorova, V. V., Nikitina, A. A. (2004) Kachestvo pitaniya laktiruyushchikh samok izmenyaet funkcionirovanie fermentnykh sistem pishchevaritel’nykh i nepishchevaritel’nykh organov u potomstva vtorogo pokoleniya [Female nutrition quality during lactation changes the functions of enzyme systems in digestive and nondigestive organs of the second-generation progeny]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 399, no. 1, pp. 126–129. (In Russian)
- Ugolev, A. M. (1960a) O sushchestvovanii pristenochnogo (kontaktnogo) pishchevareniya [On the existence of parietal (contact) digestion]. *Byulleten’ eksperimental’noj biologii i meditsiny*, vol. 49, no. 1, pp. 12–17. (In Russian)
- Ugolev, A. M. (1960b) Influence of the surface of the small intestine on enzymatic hydrolysis of starch by enzymes. *Nature*, vol. 188, no. 4750, pp. 588–589. <https://doi.org/10.1038/188588b0> (In English)
- Ugolev, A. M. (1961) *Pishchevarenie i ego prisposobitel’naya evolyutsiya* [Digestion and its adaptive evolution]. Moscow: Vysshaya shkola Publ., 306 p.
- Ugolev, A. M. (1985) *Evolyutsiya pishchevareniya i printsipy evolyutsii funktsij. Elementy sovremennogo funktsionalizma* [Evolution of digestion and principles of the evolution of functions: Elements of modern functionalism]. Leningrad: Nauka Publ., 543 p. (In Russian)
- Ugolev, A. M. (1991) *Teoriya adekvatnogo pitaniya i trofologiya* [Theory of adequate nutrition and trophology]. Saint Petersburg: Nauka Publ., 270 p. (In Russian)
- Ugolev, A. M., Zaripov, B. Z. (1979) Metodicheskie priemy dlya izucheniya membrannogo pishchevareniya i vsasyvaniya v tonkoj kishke v usloviyakh khronicheskogo eksperimenta na krysakh i nekotorykh drugikh zhivotnykh [Methodologic approaches to studying membrane digestion and absorption in the small intestine during chronic experiments on rats and certain other animals]. *Fiziologicheskij zhurnal imeni I. M. Sechenova — Sechenov Physiological Journal of the USSR*, vol. 65, no. 12, pp. 1849–1853. (In Russian)



УДК 612.85

EDN HBIWXF

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-375-387>

Яков Абрамович Альтман — ученый с мировым именем

Н. И. Никитин ¹

¹Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторе

Николай Иванович Никитин, SPIN-код: [2399-5665](https://orcid.org/0000-0002-7472-8403), Scopus AuthorID: [7006741121](https://orcid.org/7006741121), ORCID: [0000-0002-7472-8403](https://orcid.org/0000-0002-7472-8403), e-mail: nikitinni@infran.ru

Для цитирования: Никитин, Н. И. (2025) Яков Абрамович Альтман — ученый с мировым именем. *Интегративная физиология*, т. 6, № 4, с. 375–387. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-375-387> EDN HBIWXF

Получена 19 августа 2025; прошла рецензирование 20 ноября 2025; принята 23 ноября 2025.

Финансирование: Исследование не имело финансовой поддержки.

Права: © Н. И. Никитин (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Аннотация. В обзорной статье о научном наследии члена-корреспондента РАН Якова Абрамовича Альтмана приведены краткая научная биография Я. А. Альтмана, основные направления его исследований, важнейшие результаты, научные разработки и достижения, вклад в области изучения пространственного слуха и физиологии слуха. Основное направление исследований Якова Абрамовича связано с изучением слуховой пространственной ориентации человека и животных. При исследовании механизмов локализации источника звука в горизонтальной плоскости обнаружены закономерности преобразования афферентной импульсации по ходу слухового пути, впервые описан открытый им новый класс специализированных нейронов — детекторов направления движения источника звука. В психоакустических исследованиях установлены базовые характеристики восприятия человеком движения источника звука. В поведенческих экспериментах на животных показана ключевая роль слуховой области коры мозга в локализации неподвижных и движущихся источников звуков. При обследовании больных с нарушением деятельности полушарий головного мозга выявлена ведущая роль правого полушария у человека в обеспечении пространственной слуховой ориентации. На основании электрофизиологических исследований ряда мозговых структур, участвующих в формировании двигательной активности при локализационном поведении, сформулировано положение о том, что окончательное опознание пространственного положения источника звука осуществляется за пределами слуховой системы в «неспецифических» структурах мозга. При изучении слуховых вызванных потенциалов человека проанализированы особенности отражения в этих потенциалах пространственных характеристик неподвижного и движущегося источников звука в тишине и в условиях слуховой маскировки. Последние годы научной деятельности Якова Абрамовича были посвящены изучению закономерностей восприятия человеком движения звукового образа в вертикальной плоскости и при его приближении и удалении, изучению влияния движущегося источника звука на поздние реакции человека и разработке вопросов создания акустической виртуальной реальности.

Ключевые слова: физиология слуха, слуховая система, пространственный слух, локализация источника звука, движущийся звук, нейрофизиология и психоакустика пространственного слуха

A world-renowned scientist: Yakov Altman

N. I. Nikitin ✉¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Nikolay I. Nikitin, SPIN: [2399-5665](https://orcid.org/0000-0002-7472-8403), Scopus AuthorID: [7006741121](https://orcid.org/7006741121), ORCID: [0000-0002-7472-8403](https://orcid.org/0000-0002-7472-8403), e-mail: nikitinni@infran.ru

For citation: Nikitin, N. I. (2025) A world-renowned scientist: Yakov Altman. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 4, pp. 375–387. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-375-387> EDN [HBIWXF](https://orcid.org/HBIWXF)

Received 19 August 2025; reviewed 20 November 2025; accepted 23 November 2025.

Funding: The study did not receive any external funding.

Copyright: © N. I. Nikitin (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. This review article examines the scientific legacy of Yakov A. Altman, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences. We present Altman's brief scientific biography, outline the principal directions of his research, summarize his most important results and scientific achievements, and highlight his contributions to the study of spatial hearing and auditory physiology. The primary focus of his research was auditory spatial orientation in humans and animals. Through investigations of sound source localization mechanisms in the horizontal plane, he established the patterns of afferent impulse transformation along the auditory pathway. He discovered and characterized a new class of specialized neurons — detectors of sound source motion direction. In psychoacoustic studies, he identified the fundamental characteristics of human perception of moving sound sources. Behavioral experiments in animals demonstrated the essential role of the auditory cortex in localizing both stationary and moving sound sources. Studies of patients with impaired cerebral hemisphere function revealed the critical involvement of the right hemisphere in human spatial auditory orientation. On the basis of electrophysiological investigations of brain structures engaged in motor activity during localization behavior, he proposed that the final recognition of sound source spatial position occurs outside the auditory system, within 'nonspecific' brain structures. Research on human auditory evoked potentials demonstrated that these potentials reflect the spatial characteristics of stationary and moving sound sources, both in silence and under conditions of auditory masking. In his later years, Altman's scientific activity focused on the perception of sound sources moving in the vertical plane and along approaching/receding trajectories, the influence of moving sound on human motor control, and the development of acoustic virtual reality.

Keywords: physiology of hearing, auditory system, spatial hearing, sound source localization, moving sound, neurophysiology of spatial hearing, psychoacoustics of spatial hearing

Яков Абрамович Альтман — ведущий учёный в области физиологии сенсорных систем, член-корреспондент Российской академии наук, заслуженный деятель науки РФ, профессор, доктор медицинских наук (рис. 1).

Яков Абрамович родился в Кишиневе 15 июля 1930 года. В 1954 году закончил медицинский институт в г. Орджоникидзе. После окончания института три года работал ординатором и заведующим отделением Костромской психоневрологической больницы. В 1957 году поступил в аспирантуру Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР в Ленинграде. В 1961 году защитил диссертацию на соискание учёной степени кандидата медицинских наук в лаборатории физиологии слуха, возглавляемой членом-корреспондентом АН СССР Г. В. Гершуни (рис. 2). В диссертационной работе были исследованы нейрофизиологические механизмы адаптации

слуховой системы при регистрации электрических ответов нейронов на разных уровнях слуховой системы животных.

В последующие годы приоритетным в работе Якова Абрамовича стало всестороннее изучение нейрофизиологических механизмов пространственного слуха. В 1971 году он защитил диссертацию на соискание учёной степени доктора медицинских наук. Его работа стала первым систематическим исследованием основных этапов последовательного преобразования пространственной информации в восходящем слуховом пути. На основе регистрации импульсной активности одиночных нейронов животных были установлены закономерности изменений локализационной функции нейронов при переходе от первого уровня бинауральной конвергенции слуховой афферентации (верхней оливы) к вышележащим центрам слуховой



Рис. 1. Яков Абрамович Альтман после присвоения звания члена-корреспондента Российской академии наук, 1997 г. (из личного архива Я. А. Альтмана)

Fig. 1. Yakov A. Altman upon being awarded the title of the Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences (from the personal archive of Ya. A. Altman)



Рис. 2. Яков Абрамович Альтман в молодые годы (из личного архива Я. А. Альтмана)

Fig. 2. Yakov A. Altman in his youth (from the personal archive of Ya. A. Altman)

системы, включая слуховую кору. Не в последнюю очередь успеху проведения исследований способствовал разработанный Я. А. Альтманом метод дихотической звуковой стимуляции серий щелчков, моделирующий действие неподвижного и движущегося источников звука. Результаты проведённых им исследований получили мировое признание как приоритетные в области пространственного слуха.

Значительное влияние на развитие исследований пространственного слуха оказало открытие Я. А. Альтманом в 1968 году нового класса специализированных нейронов — детекторов направления движения источника звука (Altman 1968). Открытие детекторного принципа кодирования движения звука в слуховой системе легло в основу представления о возможности описания параметров движения звука в популяции нейронов, избирательных к движению источника звука. Сформированное представление получило широкий отклик в мировой литературе и послужило отправной точкой

к проведению многочисленных исследований, продолжающихся по настоящее время. В историю исследований слуха Я. А. Альтман вошёл как основоположник детекторного принципа кодирования параметров движения источника звука.

В 1972 году вышла первая монография Якова Абрамовича «Локализация звука. Нейрофизиологические механизмы» (Альтман 1972). С присущей автору широтой охвата в ней представлены известные на тот период времени достижения в области изучения пространственного слуха человека и животных по самым разным направлениям исследований, начиная с истории развития представлений о локализации звука и заканчивая модельными представлениями о механизмах пространственного слуха. В разделах монографии излагаются вопросы участия периферического отдела слуховой системы, включая ушные раковины в локализации источника звука, рассматриваются морфология путей и центров бинауральной слуховой

системы, закономерности локализации человеком источника звука в норме и при различных поражениях головного мозга, нарушения локализационной функции при экспериментальных повреждениях различных структур слуховой системы животных. Основное место в монографии занимают собственные данные о закономерностях преобразования афферентной импульсации по ходу слухового пути при локализации источника звука. Впервые показано, что основу этого преобразования составляет переход от монотонного типа реакции нейронов, отражающей траекторию движения источника звука, к избирательному типу, выделяющему определённый сектор движения, и последующему формированию на этой основе реакции детекторного типа, избирательной к движению источника звука. На долгие годы монография стала настольной книгой для специалистов, занимающихся изучением пространственного слуха. Благодаря широкой известности работ Альтмана монография была переведена на английский язык и опубликована в США (Altman 1978).

В 1972 году Яков Абрамович возглавил лабораторию физиологии слуха Института физиологии им. И. П. Павлова. Определяющим курсом работы лаборатории стало изучение механизмов пространственного слуха человека и животных, и в первую очередь — закономерностей локализации движущегося источника звука как нового раздела в исследованиях слуховой функции. Отличительной особенностью исследований, выполненных под руководством Я. А. Альтмана, являлось всестороннее изучение проблемы с использованием разнообразных методов и подходов к решению основной задачи — установлению механизмов локализации неподвижных и движущихся источников звука. Пути решения этой задачи определили разные направления исследований: психофизические исследования с участием людей, поведенческие эксперименты на животных, электрофизиологические работы на животных и человеке, клинические исследования. Итогом первого этапа изучения механизмов локализации движущегося источника звука стала вышедшая в 1983 году вторая монография Якова Абрамовича «Локализация движущегося источника звука» (Альтман 1983).

При проведении психофизических исследований были установлены граничные условия формирования ощущения человеком движения звукового образа, определены дифференциальные пороги скорости движения источника звука и субъективные шкалы оценки человеком скорости движения звукового образа в гори-

зонтальной плоскости и при приближении и удалении источника звука (Альтман 1981; 1983; Altman, Viskov 1977), получены характеристики бинаурального освобождения от маскировки при обнаружении движущегося звукового образа (Альтман и др. 1982). Результаты исследований позволили прийти к заключению об инерционности механизма формирования ощущения движения звука, связанного с наличием «временного окна», интегрирующего последовательные перемещения источника звука во времени (Альтман 1983). Действие инерционного механизма объясняет важное свойство восприятия движущегося источника звука, состоящее в снижении пространственной разрешающей способности по сравнению с восприятием неподвижного источника звука.

С начала 1980-х годов в лаборатории впервые стали проводиться электрофизиологические исследования длиннолатентных слуховых вызванных потенциалов (ДСВП) человека. Уже первые результаты показали, что амплитуда и скрытый период ДСВП существенно различны при предъявлении неподвижных и движущихся звуковых образов (Altman et al. 1982). Последующие исследования выявили наличие межполушарной асимметрии в характеристиках слуховых вызванных потенциалов (Альтман и др. 1985). Показаны изменения характеристик ДСВП в условиях слуховой маскировки, а также особенности отражения в этих характеристиках психофизического феномена бинаурального освобождения от маскировки при действии неподвижного и движущегося звуковых стимулов (Альтман и др. 1988). Обнаружено, что увеличение скорости движения стимула вызывает увеличение амплитуды ДСВП и сокращение его скрытого периода (Altman, Vaitulevich 1990). Описаны изменения характеристик ДСВП у больных височной эпилепсией с поражением височных областей коры и её медиобазальных образований, в частности гиппокампа. Установлена отчётливая корреляция между деградацией ДСВП, степенью нарушения пространственного слуха и тяжестью эпилептогенного процесса. Материалы начального этапа исследований ДСВП человека в лаборатории вошли в вышедшую в 1992 году монографию, написанную Яковым Абрамовичем совместно с сотрудником лаборатории канд. биол. наук С. Ф. Вайтулевич, проводившей эти исследования (Альтман, Вайтулевич 1992).

В исследованиях на животных с регистрацией вызванных потенциалов вне- и внутриклеточной активности одиночных нейронов были изучены нейрофизиологические механизмы,

обеспечивающие различные свойства пространственного слуха. Установлены закономерности отражения межшумных различий стимуляции по фазе в задних холмах (Альтман и др. 1980), особенности обработки информации о направлении и скорости движения звука в разных центрах слуховой системы: в задних холмах (Альтман и др. 1983), медиальном коленчатом теле (Альтман и др. 1981b) и слуховой коре (Альтман, Никитин 1985).

В работах с экспериментальным повреждением центральных отделов слуховой системы животных выявлена различная степень дефицита локализационной функции в зависимости от уровня повреждения слуховой системы. Установлена критическая роль слуховой области коры в обеспечении функции локализации неподвижных и движущихся источников звуков. Показано, что одностороннее удаление слуховой коры снижает способность животных не только различать сигналы от неподвижного и движущегося источников звука, но также определять направление движения источника звука. Ещё более глубокие нарушения локализационной функции были выявлены при двустороннем удалении слуховой коры (Альтман 1983; Altman, Kalmikova 1986).

Помимо исследований на животных, повышенный интерес проявлял Яков Абрамович к изучению локализационной функции человека при нарушении деятельности полушарий головного мозга. В исследовании больных с очаговыми поражениями больших полушарий головного мозга, выполненном совместно с отоларингологом д-ром мед. наук А. С. Розенблюмом (НИИ уха, горла, носа и речи), была установлена ведущая роль правого полушария в оценке движения источника звука (Альтман и др. 1979; Altman et al. 1987). О наличии специализации полушарий к локализации источника звука свидетельствовали результаты другого исследования, проведённого в сотрудничестве с видными отечественными физиологами и психиатрами профессорами В. Д. Деглиным и Л. Я. Балоновым (Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова) с использованием метода временного выключения одного из полушарий головного мозга у человека. В то время метод временного отключения полушарий мозга широко использовался В. Д. Деглиным и Л. Я. Балоновым с целью изучения их специализации в разных функциях слуховой системы. Суть метода состояла в использовании процедуры одностороннего электросудорожного припадка, который с терапевтической целью применялся в клинике при лечении ряда пси-

хических заболеваний. Исследование с временным выключением полушарий мозга показало, что пространственный слух сохраняется неизменным при выключении левого полушария и резко нарушается при выключении правого полушария. При этом нарушение носит своеобразный характер: как неподвижный, так и движущийся источники звука воспринимаются в узком секторе правой части слухового пространства независимо от того, с какой стороны предъявляется звук (Альтман и др. 1981a; Altman et al. 1979). На поведенческом уровне нарушение, вызванное выключением правого полушария, проявлялось в необычной ориентировочной реакции на звук. На предъявление звука (речь, хлопок, стук) с левой стороны больной реагировал поворотом головы в противоположную от источника звука правую сторону, тогда как в ответ на звук справа он поворачивал голову в ту же, правую, сторону.

Клинические исследования позволили сделать два важных вывода относительно роли полушарий мозга человека в локализации источников звука: о ведущей роли правого полушария в пространственном слухе и наличии синдрома «игнорирования» человеком части субъективного слухового пространства (слуховой пространственной агнозии) при нарушении его деятельности.

По результатам клинических исследований Яков Абрамович выдвинул теоретическое положение о том, что расстройства пространственного слуха при нарушении деятельности правого полушария связаны с искажением координат в субъективной системе пространственного отсчёта — сдвигом начала координат в сторону поражённой, правой, части слухового пространства и его сжатием. Концептуально это положение укладывалось в предложенное им представление об участии в локализации источника звука мозговых структур, не относящихся к классическим отделам слуховой системы. Нейрофизиологическим обоснованием для такого представления стали проведённые под его руководством исследования активности нейронов ядер и коры мозжечка (Altman et al. 1976; Bechtërev et al. 1975), сенсомоторной области коры и красного ядра, показавшие наличие пространственного слухового представительства в этих структурах мозга животных (Альтман 1978; 1983). На этом основании было сформулировано положение о том, что окончательное опознание пространственного положения источника звука осуществляется за пределами слуховой системы в «неспецифических» структурах мозга. Сообразно этому положению,

в интегративных структурах мозга происходит согласование данных слуховой системы о внешнем акустическом пространстве со схемой тела, представляющей субъективные координаты пространственного отсчёта.

Выдвинутое положение получило подтверждение в дальнейших исследованиях, инициированных Яковом Абрамовичем. В сотрудничестве с лабораторией члена-корреспондента РАН И. Б. Козловской на базе Института медико-биологических проблем (Москва) проведено исследование влияния трёхсуточной гипокинезии на способность человека правильно локализовать источник звука. Показано, что длительная гипокинезия приводит к значительному снижению остроты пространственного слуха (Альтман и др. 1989). В другом исследовании, проведённом совместно с сотрудниками лаборатории академика РАН В. С. Гурфинкеля (Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН, Москва), было показано влияние движения звукового образа на поздние реакции человека (Альтман и др. 2003b). Наконец, в исследовании,

проведённом в лаборатории Якова Абрамовича, было установлено, что движение звукового стимула в вертикальной плоскости вызывает изменения положения центра тяжести в сагитальной плоскости (Агаева и др. 2005).

В 90-е годы прошлого и начале нынешнего столетий работы Я. А. Альтмана и руководимого им коллектива были посвящены изучению разных аспектов деятельности слуховой системы при локализации источника звука (рис. 3). В ходе электрофизиологических исследований с участием человека и животных получены данные, характеризующие нейрофизиологические механизмы последовательной и обратной слуховых маскировок (Альтман, Вайтулевич 1999; Альтман и др. 1997), бинауральной фазовой чувствительности (Альтман и др. 2003a), избирательные свойства нейронов слуховой системы в реакциях на направление и скорость движения источника звука и их топографию (Альтман, Радионова 2007). Получены данные об участии нейронов гиппокампа в локализации движущегося источника звука (Альтман и др.



Рис. 3. Я. А. Альтман с сотрудниками лаборатории. 2005 г. Слева направо: Я. А. Альтман, М. Ю. Агаева, С. В. Миронов, О. В. Варягина, Л. Б. Шестопалова, С. Ф. Вайтулевич, Н. И. Никитин, А. Л. Варфоломеев (из архива лаборатории физиологии слуха)

Fig. 3. Yakov A. Altman with laboratory staff, 2005. From left to right: Ya. A. Altman, M. Yu. Agaeva, S. V. Mironov, O. V. Varyagina, L. B. Shestopalova, S. F. Vaitulevich, N. I. Nikitin, A. L. Varfolomeev (from the archive of the auditory physiology laboratory)

1990). При исследовании слуховых вызванных потенциалов основное внимание было уделено изучению характеристик потенциала «несовпадения» (mismatch negativity), служащего объективным показателем дифференциальной чувствительности слуховой системы. Показаны изменения этого потенциала при изменении положения неподвижного звукового образа и при варьировании направления и скорости его движения (Альтман и др. 2004; Altman et al. 2005; 2010).

В ходе психофизических исследований проведён количественный анализ взаимодействия бинауральных признаков локализации человеком источника звука — междушумных различий стимуляции по времени и интенсивности — при движении звукового образа (Altman et al. 1999). При локализации человеком движущегося источника звука в вертикальной плоскости измерены дифференциальные пороги по скорости движения и количественные характеристики эффекта предшествования (Агаева, Альтман 2007; Agaeva, Altman 2004). Определены пороговая длительность и дифференциальные пороги по скорости движения при приближении и удалении звукового образа (Андреева, Альтман 2001; Altman, Andreeva 2004). Были предприняты шаги в собственной разработке вопросов создания акустической виртуальной реальности (Агаева и др. 1999; Альтман 2005; Малинина и др. 2007).

Завершением обширных исследований Якова Абрамовича в области пространственного слуха стала его последняя монография, вышедшая в 2011 году (Альтман 2011). В ней рассмотрен широкий круг вопросов по физиологии и психофизике пространственного слуха. Представлены данные большого числа работ, выполненных как под его руководством, так и другими научными коллективами. Кроме того, в монографию вошли новые разделы, посвящённые вопросам сравнительной и эволюционной физиологии пространственного слуха и становлению локализационной функции в онтогенезе.

Важно отметить, что научный круг интересов Я. А. Альтмана не ограничивался исключительно изучением пространственного слуха. Под его руководством были проведены оригинальные исследования передаточной функции периферического слухового аппарата рыб с использованием метода лазерной голографической интерферометрии (Altman et al. 1984). Совместно с НИИ гриппа (Ленинград) в хронических экспериментах на животных проведено исследование патологических изменений улитки внутреннего уха при поражении вирусом гриппа

с использованием метода сканирующей электронной микроскопии и регистрацией рецепторных потенциалов (Altman et al. 1995). Показано, что вирусное поражение может приводить к деструктивным изменениям морфологии слуховых рецепторов (волосковых клеток) с одновременным падением рецепторного (микрофонного) потенциала и потенциала действия слухового нерва. В клинических исследованиях, выполненных совместно с известным наркологом д-ром мед. наук Б. М. Гузиковым (Медицинский центр «БЕХТЕРЕВ», Санкт-Петербург), установлены грубые нарушения эмоционального восприятия музыки больными с маниакально-депрессивным психозом (Альтман и др. 2000). Проведён цикл работ, посвящённых разработке метода электростимуляции улитки внутреннего уха с целью его использования в слухопротезировании (Альтман, Бехтерев 2011). Совместно с профессором д-ром мед. наук Г. А. Таварткиладзе (директором Российского научно-практического центра аудиологии и слухопротезирования, Москва) написана монография, посвящённая вопросам теоретической и практической аудиологии (Альтман, Таварткиладзе 2003). Уникальной в научном отношении стала публикация Якова Абрамовича, посвящённая физиологическим основам поэтического вдохновения (Альтман 1994). Появлению этого оригинального труда способствовали не только его глубокие знания физиологии нервной системы, но также широкое знакомство с русской и зарубежной поэзией и прозой.

Я. А. Альтман получил международное признание как ведущий специалист по физиологии слуха. На протяжении многих лет он поддерживал научные контакты с ведущими зарубежными и отечественными специалистами по физиологии слуха. Неоднократно читал лекции и проводил семинары по физиологии пространственного слуха, принимал активное участие в работе научных конференций (рис. 4).

Он является автором и соавтором более 350 работ, в том числе шести монографий, две из которых опубликованы за рубежом (в США), а также многих глав в учебниках и руководствах по физиологии сенсорных систем, в том числе изданных под его общей редакцией. Под руководством Якова Абрамовича выполнены 20 кандидатских и две докторские диссертации. Он являлся постоянным членом редколлегии журнала «Сенсорные системы», Российского физиологического журнала им. И. М. Сеченова, Журнала эволюционной биохимии и физиологии, двух специализированных советов по защите диссертаций. В 1994 году за цикл работ



Рис. 4. Яков Абрамович Альтман на V Всероссийской конференции-школе по физиологии слуха и речи, Санкт-Петербург, 2008 г. (из личного архива Я. А. Альтмана)

Fig. 4. Yakov A. Altman at the 5th National Conference-School on the Physiology of Hearing and Speech, Saint Petersburg, 2008 (from the personal archive of Ya. A. Altman)

«Нейрофизиологические механизмы локализации источника звука» Я. А. Альтману была присуждена Золотая медаль имени И. М. Сеченова, в 1995 году присвоено звание «Заслуженный деятель науки Российской Федерации». В 1997 году Яков Абрамович был избран членом-корреспондентом РАН, в 2006 году награждён орденом Дружбы.

Яков Абрамович ушел из жизни 16 февраля 2011 года. Оставленное им обширное научное наследие является неопределимым вкладом в раз-

витие представлений о пространственном слухе человека и животных.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The author declares that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Литература

- Агаева, М. Ю., Альтман, Я. А. (2007) Пороги эха для сигналов в вертикальной сагиттальной плоскости. *Сенсорные системы*, т. 21, № 3, с. 215–219.
- Агаева, М. Ю., Альтман, Я. А., Кириллова, И. Ю. (2005) Влияние движущегося в вертикальной плоскости звукового образа на поздние реакции человека. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 91, № 7, с. 810–820.
- Агаева, М. Ю., Альтман, Я. А., Никитин, Н. И. (1999) Характеристики восприятия движения источника звука как основа создания акустической вертикали. *Авиакосмическая и экологическая медицина*, т. 33, № 5, с. 30–36.
- Альтман, Я. А. (1972) *Локализация звука. Нейрофизиологические механизмы*. Л.: Наука, 214 с.
- Альтман, Я. А. (1978) О соотношении классических центров слухового пути и некоторых «неспецифических» структур мозга в организации слуховой функции животных. В кн.: Г. В. Гершуни (ред.). *Сенсорные системы. Нейрофизиологические и биофизические исследования*. Л.: Наука, с. 3–17.
- Альтман, Я. А. (1981) Пространственный слух: локализация неподвижных и движущихся источников звука. *Успехи физиологических наук*, т. 12, № 4, с. 28–51.

- Альтман, Я. А. (1983) *Локализация движущегося источника звука*. Л.: Наука, 176 с.
- Альтман, Я. А. (1994) *Психофизиологический анализ поэтического вдохновения*. М.: Фолиум, 48 с.
- Альтман, Я. А. (2005) Акустическая виртуальная реальность. Физиологические основы. *Вестник Российской Академии наук*, т. 75, № 7, с. 613–621.
- Альтман, Я. А. (2011) *Пространственный слух*. СПб.: Институт физиологии им. И. П. Павлова, 311 с.
- Альтман, Я. А., Алянчикова, Ю. О., Гузиков, Б. М., Захарова, Л. Е. (2000) Особенности оценки коротких музыкальных фрагментов в норме и при стойких нарушениях эмоционального состояния депрессивного характера. *Физиология человека*, т. 26, № 5, с. 53–58.
- Альтман, Я. А., Балонов, А. Я., Деглин, В. Л., Меншуткин, В. В. (1981a) О роли доминантного и недоминантного полушарий в организации пространственного слуха. *Физиология человека*, т. 7, № 1, с. 12–19.
- Альтман, Я. А., Белов, И. М., Вайтулевич, С. Ф., Мальцева, Н. В. (1982a) Характеристики слуховых вызванных потенциалов человека при латерализации движущегося звукового образа. *Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова*, т. 32, № 3, с. 472–479.
- Альтман, Я. А., Бехтерев, Н. Н. (2011) Реакции слуховой коры кошки на локализационные признаки сигнала в условиях электрической стимуляции слухового нерва и звукового раздражения. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 97, № 10, с. 1039–1047.
- Альтман, Я. А., Бехтерев, Н. Н., Вайтулевич, С. Ф., Никитин, Н. И. (2003a) Роль фазовых изменений в звуковом сигнале при локализации звукового образа. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 89, № 3, с. 271–279.
- Альтман, Я. А., Бехтерев, Н. Н., Котеленко, Л. М., Кудрявцева, И. Н. (1981b) Реакции нейронов ВКТ кошки на скорость имитируемого движения источника звука. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 67, № 5, с. 665–671.
- Альтман, Я. А., Вайтулевич, С. Ф. (1992) *Слуховые вызванные потенциалы человека и локализация источника звука*. СПб.: Наука, 136 с.
- Альтман, Я. А., Вайтулевич, С. Ф. (1999) Проявление в длиннотентных слуховых вызванных потенциалах человека феномена последовательной обратной маскировки. *Физиология человека*, т. 25, № 1, с. 35–42.
- Альтман, Я. А., Вайтулевич, С. Ф., Варфоломеев, А. Л., Шестопалова, Л. Б. (2004) Исследование феномена негативности рассогласования при действии неподвижных и движущихся звуковых образов. *Физиология человека*, т. 30, № 1, с. 70–81.
- Альтман, Я. А., Вайтулевич, С. Ф., Гехман, Б. И., Пак, С. П. (1988) Отражение бинаурального освобождения от маскировки в длиннотентных слуховых вызванных потенциалах человека. *Сенсорные системы*, т. 2, № 2, с. 187–194.
- Альтман, Я. А., Вайтулевич, С. Ф., Пак, С. П. (1985) Межполушарная асимметрия слуховых вызванных потенциалов человека и локализация источника звука. В кн.: Г. В. Гершуни, О. Б. Ильинский (ред.). *Сенсорные системы: сенсорные процессы и асимметрия полушарий*. Л.: Наука, с. 88–99.
- Альтман, Я. А., Васильева, М. Ю., Котеленко, Л. М. (1990) Реакции нейронов гиппокампа при действии сигналов, имитирующих различное пространственное положение источника звука. *Сенсорные системы*, т. 4, № 4, с. 407–414.
- Альтман, Я. А., Гурфинкель, В. С., Варягина, О. В., Левик, Ю. С. (2003b) Влияние движущегося звукового образа на поздние реакции и иллюзию поворота головы у человека. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 89, № 6, с. 756–761.
- Альтман, Я. А., Кудрявцева, И. Н., Радионова, Е. А. (1983) К изучению закономерностей реакции задних холмов кошки на движение источника звука. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 69, № 2, с. 182–189.
- Альтман, Я. А., Никитин, Н. И. (1985) Тормозные процессы в реакциях нейронов слуховой области коры кошки при дихотической стимуляции. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, т. 21, № 5, с. 463–469.
- Альтман, Я. А., Никитин, Н. И., Шахшаев, С. А. (1989) Латерализация звукового образа человеком в условиях иммерсионной гипокинезии. *Сенсорные системы*, т. 3, № 4, с. 402–410.
- Альтман, Я. А., Никитин, Н. И., Шестопалова, Л. Б. (1997) Последовательная маскировка в вызванных ответах слуховой коры морских свинок при интерауральных временных и фазовых различиях стимуляции. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 83, № 5–6, с. 40–65.
- Альтман, Я. А., Радионова, Е. А. (2007) Пространственный слух. В кн.: В. О. Самойлов (ред.). *Биофизика сенсорных систем*. 2-е изд. СПб.: ИнформМед, с. 123–150.
- Альтман, Я. А., Радионова, Е. А., Шмигидина, Г. Н. (1980) Влияние интерауральных различий по фазе на активность задних холмов при бинауральной стимуляции тональными сигналами. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 66, № 4, с. 480–488.
- Альтман, Я. А., Розенблюм, А. С., Львова, В. Г. (1979) Восприятие движущегося субъективного звукового образа у больных с поражением височной доли. *Физиология человека*, т. 5, № 1, с. 55–58.
- Альтман, Я. А., Романов, В. П., Шахшаев, С. А. (1982b) Особенности бинаурального освобождения от маскировки при движении звукового образа. *Физиология человека*, т. 8, № 4, с. 537–541.

- Альтман, Я. А., Таварткиладзе, Г. А. (2003) *Руководство по аудиологии*. М.: ДМК Пресс, 360 с.
- Андреева, И. Г., Альтман, Я. А. (2001) О восприятии человеком скорости приближения и удаления звукового образа, движущегося под разными азимутальными углами. *Сенсорные системы*, т. 15, № 4, с. 295–300.
- Малинина, Е. С., Андреева, И. Г., Альтман, Я. А. (2007) Восприятие вертикального движения звукового образа, имитируемого при помощи неиндивидуализированных передаточных функций головы. *Сенсорные системы*, т. 21, № 3, с. 226–236.
- Агаева, М. Ю., Алтман, Я. А. (2004) Differentsial'nye porogi po skorosti pri dvizhenii zvukovogo obraza v vertikal'noj ploskosti [Differential velocity thresholds for an auditory target moving in the vertical plane]. *Acoustical Physics*, vol. 50, no. 3, pp. 278–287. <https://doi.org/10.1134/1.1739496>
- Altman, J. A. (1968) Are there neurons detecting direction of sound source motion? *Experimental Neurology*, vol. 22, no. 2, pp. 13–25. [https://doi.org/10.1016/0014-4886\(68\)90016-2](https://doi.org/10.1016/0014-4886(68)90016-2)
- Altman, J. A. (1978) *Sound localization: Neurophysiological mechanisms*. Chicago: Beltone Institute for Hearing Research Publ., 189 p.
- Altman, J. A., Andreeva, I. G. (2004) Monaural and binaural perception of approaching and withdrawing auditory images in humans. *International Journal of Audiology*, vol. 43, no. 4, pp. 227–235. <https://doi.org/10.1080/14992020400050031>
- Altman, J. A., Balonov, L. J., Deglin, V. L. (1979) Effects of unilateral disorder of the brain hemisphere function in man on directional hearing. *Neuropsychologia*, vol. 17, no. 3–4, pp. 295–301. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(79\)90075-7](https://doi.org/10.1016/0028-3932(79)90075-7)
- Altman, J. A., Bechterev, N. N., Radionova, E. A. et al. (1976) Electrical responses of the auditory area of the cerebellar cortex to acoustic stimulation. *Experimental Brain Research*, vol. 26, no. 3, pp. 285–298. <https://doi.org/10.1007/BF00234933>
- Altman, J. A., Butusov, M. M., Vaitulevich, S. F., Sokolov, A. V. (1984) Responses of the swimbladder of the carp to sound stimulation. *Hearing Research*, vol. 14, no. 2, pp. 145–153. [https://doi.org/10.1016/0378-5955\(84\)90013-3](https://doi.org/10.1016/0378-5955(84)90013-3)
- Altman, J. A., Kalmykova, I. V. (1986) Role of the dog's auditory cortex in discrimination of sound signals simulating sound source movement. *Hearing Research*, vol. 24, no. 3, pp. 243–253. [https://doi.org/10.1016/0378-5955\(86\)90023-7](https://doi.org/10.1016/0378-5955(86)90023-7)
- Altman, J. A., Nikitin, N. I., Ivanov, V. I. et al. (1995) Damage to the guinea pig cochlea following experimental infection with influenza A virus. *Journal of the Primary Sensory Neuron*, vol. 1, no. 1, pp. 27–39.
- Altman, J. A., Rosenblum, A. S., Lvova, V. G. (1987) Lateralization of a moving auditory image in patients with focal damage of the brain hemispheres. *Neuropsychologia*, vol. 25, no. 2, pp. 435–442. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(87\)90031-5](https://doi.org/10.1016/0028-3932(87)90031-5)
- Altman, J. A., Vaitulevich, S. F. (1990) Auditory image movement in evoked potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, vol. 75, no. 4, pp. 323–333. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(90\)90110-6](https://doi.org/10.1016/0013-4694(90)90110-6)
- Altman, J. A., Vaitulevich, S. Ph., Shestopalova, L. B., Petropavlovskaja, E. A. (2010) How does mismatch negativity reflect auditory motion? *Hearing Research*, vol. 268, no. 1–2, pp. 194–201. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2010.06.001>
- Altman, J. A., Vaitulevich, S. Ph., Shestopalova, L. B., Varfolomeev, A. L. (2005) Mismatch negativity evoked by stationary and moving auditory images of different azimuthal positions. *Neuroscience Letters*, vol. 384, no. 3, pp. 330–335. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2005.05.002>
- Altman, J. A., Variaguina, O. V., Nikitin, N. I., Radionova, E. A. (1999) Lateralization of a moving auditory image: Interrelation of interaural time and intensity differences. *The Journal of the Acoustical Society of America*, vol. 105, no. 1, pp. 366–376. <https://doi.org/10.1121/1.424603>
- Altman, J. A., Viskov, O. V. (1977) Discrimination of perceived movement velocity for fused auditory image in dichotic stimulation. *The Journal of the Acoustical Society of America*, vol. 61, no. 3, pp. 816–819. <https://doi.org/10.1121/1.381371>
- Bechtërev, N. N., Syka, J., Altman, J. A. (1975) Responses of cerebellar units to stimuli simulating sound source movement and visual moving stimuli. *Experientia*, vol. 31, no. 7, pp. 819–821. <https://doi.org/10.1007/BF01938484>

References

- Агаева, М. Ю., Алтман, Я. А. (2004) Differentsial'nye porogi po skorosti pri dvizhenii zvukovogo obraza v vertikal'noj ploskosti [Differential velocity thresholds for an auditory target moving in the vertical plane]. *Acoustical Physics*, vol. 50, no. 3, pp. 278–287. <https://doi.org/10.1134/1.1739496> (In English)
- Агаева, М. Ю., Алтман, Я. А. (2007) Porogi ekha dlya signalov v vertikal'noj sagittal'noj ploskosti [Echo thresholds for signals in the vertical sagittal plane]. *Sensornye sistemy — Sensory Systems*, vol. 21, no. 3, pp. 215–219. (In Russian)
- Агаева, М. Ю., Алтман, Я. А., Кириллова, И. Ю. (2005) Vliyanie dvizhushchegosya v vertikal'noj ploskosti zvukovogo obraza na poznye reaksii cheloveka [Effects of a sound source moving in a vertical plane on postural responses in humans]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 91, no. 7, pp. 810–820. (In Russian)

- Agaveva, M. Yu., Altman, Ya. A., Nikitin, N. I. (1999) Kharakteristiki vospriyatiya dvizheniya istochnika zvuka kak osnova sozdaniya akusticheskoy vertikali [Characteristics of perception of the sound source movement as a basis for construction of the acoustic vertical]. *Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina*, vol. 33, no. 5, pp. 30–36. (In Russian)
- Altman, J. A. (1968) Are there neurons detecting direction of sound source motion? *Experimental Neurology*, vol. 22, no. 2, pp. 13–25. [https://doi.org/10.1016/0014-4886\(68\)90016-2](https://doi.org/10.1016/0014-4886(68)90016-2) (In English)
- Altman, J. A. (1972) *Lokalizatsiya zvuka. Nejfiziologicheskie mekhanizmy* [Sound localization. Neurophysiological mechanisms]. Leningrad: Nauka Publ., 214 p. (In Russian)
- Altman, J. A. (1978a) *Sound localization: Neurophysiological mechanisms*. Chicago: Beltone Institute for Hearing Research Publ., 189 p. (In English)
- Altman, J. A. (1978b) O sootnoshenii klassicheskikh tsentrov slukhovogo puti i nekotorykh “nespetsificheskikh” struktur mozga v organizatsii slukhovej funktsii zhivotnykh [Relations between the classical centers of the auditory pathway and some ‘nonspecific’ brain structures in the organization of auditory function in animals]. In: G. V. Gershuni (ed.). *Sensornye sistemy. Nejfiziologicheskie i biofizicheskie issledovaniya* [Sensory systems. Neurophysiological and biophysical research]. Leningrad: Nauka Publ., pp. 3–17. (In Russian)
- Altman, J. A. (1981) Prostranstvennyy slukh: lokalizatsiya nepodvizhnykh i dvizhushchikhsya istochnikov zvuka [Spatial hearing: Location of stationary and moving sources of sound]. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk — Progress in Physiological Science*, vol. 12, no. 4, pp. 28–51. (In Russian)
- Altman, J. A. (1983) *Lokalizatsiya dvizhushchegosya istochnika zvuka* [Localization of a moving sound source]. Leningrad: Nauka Publ., 176 p. (In Russian)
- Altman, J. A. (1994) *Psikhofiziologicheskij analiz poeticheskogo vdokhnoveniya* [Psychophysiological analysis of poetic inspiration]. Moscow: Folium Publ., 48 p. (In Russian)
- Altman, J. A. (2005) Akusticheskaya virtual'naya real'nost'. Fiziologicheskie osnovy [Acoustic virtual reality]. *Vestnik Rossijskoj Akademii nauk*, vol. 75, no. 7, pp. 613–621. (In Russian)
- Altman, J. A. (2011) *Prostranstvennyy slukh* [Spatial hearing]. Saint Petersburg: Pavlov Institute of Physiology Publ., 311 p. (In Russian)
- Altman, J. A., Alyanchikova, Yu. O., Guzikov, B. M., Zakharova, L. E. (2000) Osobennosti otsenki korotkikh muzykal'nykh fragmentov v norme i pri stojkikh narusheniyakh emotsional'nogo sostoyaniya depressivnogo kharaktera [Estimation of short musical fragments in normal subjects and patients with chronic depression]. *Fiziologiya cheloveka*, vol. 26, no. 5, pp. 53–58. (In Russian)
- Altman, J. A., Andreeva, I. G. (2004) Monaural and binaural perception of approaching and withdrawing auditory images in humans. *International Journal of Audiology*, vol. 43, no. 4, pp. 227–235. <https://doi.org/10.1080/14992020400050031> (In English)
- Altman, J. A., Balonov, L. J., Deglin, V. L. (1979) Effects of unilateral disorder of the brain hemisphere function in man on directional hearing. *Neuropsychologia*, vol. 17, no. 3–4, pp. 295–301. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(79\)90075-7](https://doi.org/10.1016/0028-3932(79)90075-7) (In English)
- Altman, J. A., Balonov, L. Ya., Deglin, V. L., Menshutkin, V. V. (1981a) O roli dominantnogo i nedominantnogo polusharij v organizatsii prostranstvennogo slukha [Role of the dominant and nondominant hemispheres in the organization of spatial hearing]. *Fiziologiya cheloveka*, vol. 7, no. 1, pp. 12–19. (In Russian)
- Altman, J. A., Bekhterev, N. N. (2011) Reaktsii slukhovej kory koshki na lokalizatsionnye priznaki signala v usloviyakh elektricheskoy stimulyatsii slukhovogo nerva i zvukovogo razdrzheniya [The cat acoustic cortex response to the signal localised signs under conditions of electrical stimulation of the acoustic nerve and sound stimulation]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 97, no. 10, pp. 1035–1047. (In Russian)
- Altman, J. A., Bekhterev, N. N., Kotelenko, L. M., Kudriavtseva, I. N. (1981b) Reaktsii nejronov VKT koshki na skorost' imitiruemogo dvizheniya istochnika zvuka [Responses of the cat medial geniculate body neurons to velocity of simulated motion of the sound source]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 67, no. 5, pp. 665–671. (In Russian)
- Altman, J. A., Bekhterev, N. N., Radionova, E. A. et al. (1976) Electrical responses of the auditory area of the cerebellar cortex to acoustic stimulation. *Experimental Brain Research*, vol. 26, no. 3, pp. 285–298. <https://doi.org/10.1007/BF00234933> (In English)
- Altman, J. A., Bekhterev, N. N., Vaitulevich, S. F., Nikitin, N. I. (2003a) Rol' fazovykh izmenenij v zvukovom signale pri lokalizatsii zvukovogo obraza [Role of phasic changes in sound signal in localization of auditory image]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 89, no. 3, pp. 271–279. (In Russian)
- Altman, J. A., Belov, I. M., Vaitulevich, S. F., Mal'tseva, N. V. (1982a) Kharakteristiki slukhovykh vyzvannykh potentsialov cheloveka pri lateralizatsii dvizhushchegosya zvukovogo obraza [Characteristics of human auditory evoked potentials during lateralization of a “moving” acoustic image]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti imeni I. P. Pavlova*, vol. 32, no. 3, pp. 472–479. (In Russian)
- Altman, J. A., Butusov, M. M., Vaitulevich, S. F., Sokolov, A. V. (1984) Responses of the swimbladder of the carp to sound stimulation. *Hearing Research*, vol. 14, no. 2, pp. 145–153. [https://doi.org/10.1016/0378-5955\(84\)90013-3](https://doi.org/10.1016/0378-5955(84)90013-3) (In English)

- Altman, J. A., Gurfinkel, V. S., Variagina, O. V., Levik, I. S. (2003b) Vliyanie dvizhushchegosya zvukovogo obraza na poznye reaksii i illyuziyu povorota golovy u cheloveka [Effect of the moving auditory image on the posture reaction and the illusion of the head turning in human]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 89, no. 6, pp. 756–761. (In Russian)
- Altman, J. A., Kalmykova, I. V. (1986) Role of the dog's auditory cortex in discrimination of sound signals simulating sound source movement. *Hearing Research*, vol. 24, no. 3, pp. 243–253. [https://doi.org/10.1016/0378-5955\(86\)90023-7](https://doi.org/10.1016/0378-5955(86)90023-7) (In English)
- Altman, J. A., Kudriavtseva, I. N., Radionova, E. A. (1983) K izucheniyu zakonomernostej reaksii zadnikh kholmov koshki na dvizhenie istochnika zvuka [Studying the regularities of the cat posterior colliculus response to source sound movement]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR imeni I. M. Sechenova*, vol. 69, no. 2, pp. 182–189. (In Russian)
- Altman, J. A., Nikitin, N. I. (1985) Tormoznye protsessy v reaksiyakh neyronov slukhovoju oblasti kory koshki pri dikhoticheskoj stimulyatsii [Inhibitory processes in neuronal reactions of the auditory cortex in the cat undergoing dichotic stimulation]. *Zhurnal evolyutsionnoj biokhīmii i fiziologii*, vol. 21, no. 5, pp. 463–469. (In Russian)
- Altman, J. A., Nikitin, N. I., Ivanov, V. I. et al. (1995) Damage to the guinea pig cochlea following experimental infection with influenza A virus. *Journal of the Primary Sensory Neuron*, vol. 1, no. 1, pp. 27–39. (In English)
- Altman, J. A., Nikitin, N. I., Shakhshae, S. A. (1989) Lateralizatsiya zvukovogo obraza chelovekom v usloviyakh immersionnoj gipokinezii [Lateralization of a sound image under immersion hypokinesia in humans]. *Sensornye sistemy — Sensory Systems*, vol. 3, no. 4, pp. 402–410. (In Russian)
- Altman, J. A., Nikitin, N. I., Shestopalova, L. B. (1997) Posledovatel'naya maskirovka v vyzvannykh otvetakh slukhovoju kory morskich svinok pri interaural'nykh vremennykh i fazovykh razlichiyakh stimulyatsii [Forward masking in the evoked responses of the guinea pig auditory cortex: Effects of variation of the interaural time and phase differences]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 83, no. 5–6, pp. 40–65. (In Russian)
- Altman, J. A., Radionova, E. A. (2007) Prostranstvennyj slukh [Spatial hearing]. In: V. O. Samojlov (ed.). *Biofizika sensornykh sistem [Biophysics of sensory systems]*. 2nd ed. Saint Petersburg: InformMed Publ., pp. 123–150. (In Russian)
- Altman, J. A., Radionova, E. A., Shmigidina, G. N. (1980) Vliyanie interaural'nykh razlichij po faze na aktivnost' zadnikh kholmov pri binaural'noj stimulyatsii tonal'nymi signalami [Activity of the inferior colliculus following binaural tonal stimulation with interaural phase differences]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR imeni I. M. Sechenova Sechenova*, vol. 66, no. 4, pp. 480–488. (In Russian)
- Altman, J. A., Romanov, V. P., Shakhshae, S. A. (1982b) Osobennosti binaural'nogo osvobozhdeniya ot maskirovki pri dvizhenii zvukovogo obraza [Specific binaural release from masking during auditory image motion]. *Fiziologiya cheloveka*, vol. 8, no. 4, pp. 537–541. (In Russian)
- Altman, J. A., Rosenblum, A. S., Lvova, V. G. (1979) Vospriyatie dvizhushchegosya sub'ektivnogo zvukovogo obraza u bol'nykh s porazheniem visochnoj doli [Perception of a moving subjective acoustic pattern by patients with temporal brain lesions]. *Fiziologiya cheloveka*, vol. 5, no. 1, pp. 55–58. (In Russian)
- Altman, J. A., Rosenblum, A. S., Lvova, V. G. (1987) Lateralization of a moving auditory image in patients with focal damage of the brain hemispheres. *Neuropsychologia*, vol. 25, no. 2, pp. 435–442. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(87\)90031-5](https://doi.org/10.1016/0028-3932(87)90031-5) (In English)
- Altman, J. A., Tavartkiladze, G. A. (2003) *Rukovodstvo po audiologii [Handbook on audiology]*. Moscow: DMK Press, 360 p. (In Russian)
- Altman, J. A., Vaitulevich, S. F. (1990) Auditory image movement in evoked potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, vol. 75, no. 4, pp. 323–333. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(90\)90110-6](https://doi.org/10.1016/0013-4694(90)90110-6) (In English)
- Altman, J. A., Vaitulevich, S. F. (1992) *Slukhovyje vyzvannye potentsialy cheloveka i lokalizatsiya istochnika zvuka [Human auditory evoked potentials and localization of the sound source]*. Saint Petersburg: Nauka Publ., 136 p. (In Russian)
- Altman, J. A., Vaitulevich, S. F. (1999) Proyavlenie v dlinnolatenykh slukhovykh vyzvannykh potentsialakh cheloveka fenomena posledovatel'noj obratnoj maskirovki [Representation of the phenomenon of backward masking in long-latency evoked potentials in humans]. *Fiziologiya cheloveka — Human Physiology*, vol. 25, no. 1, pp. 35–42. (In Russian)
- Altman, J. A., Vaitulevich, S. F., Gekhman, B. I., Pack, S. P. (1988) Otrazhenie binaural'nogo osvobozhdeniya ot maskirovki v dlinnolatenykh slukhovykh vyzvannykh potentsialakh cheloveka [Effects of binaural release from masking on long-latency auditory evoked potentials]. *Sensornye sistemy — Sensory Systems*, vol. 2, no. 2, pp. 187–194. (In Russian)
- Altman, J. A., Vaitulevich, S. F., Pack, S. P. (1985) Mezhpolutsharnaya asimmetriya slukhovykh vyzvannykh potentsialov cheloveka i lokalizatsiya istochnika zvuka [Interhemispheric asymmetry of the human auditory evoked potentials and localization of the sound source]. In: G. V. Gershuni, O. B. Il'inskij (eds.). *Sensornye sistemy: sensornye protsessy i asimmetriya polusharij [Sensory systems: Sensory processes and hemispheric asymmetry]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 88–99. (In Russian)

- Altman, J. A., Vaitulevich, S. F., Shestopalova, L. B., Petropavlovskaja, E. A. (2010) How does mismatch negativity reflect auditory motion? *Hearing Research*, vol. 268, no. 1–2, pp. 194–201. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2010.06.001> (In English)
- Altman, J. A., Vaitulevich, S. F., Shestopalova, L. B., Varfolomeev, A. L. (2005) Mismatch negativity evoked by stationary and moving auditory images of different azimuthal positions. *Neuroscience Letters*, vol. 384, no. 3, pp. 330–335. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2005.05.002> (In English)
- Altman, J. A., Vaitulevich, S. F., Varfolomeev, A. L., Shestopalova, L. B. (2004) Issledovanie fenomena negativnosti rassoglasovaniya pri dejstvii nepodvizhnykh i dvizhushchikhsya zvukovykh obrazov [Mismatch negativity during exposure to acoustic stimuli simulating fused auditory images]. *Fiziologiya cheloveka*, vol. 30, no. 1, pp. 70–81. (In Russian)
- Altman, J. A., Variaguina, O. V., Nikitin, N. I., Radionova, E. A. (1999) Lateralization of a moving auditory image: Interrelation of interaural time and intensity differences. *The Journal of the Acoustical Society of America*, vol. 105, no. 1, pp. 366–376. <https://doi.org/10.1121/1.424603> (In English)
- Altman, J. A., Vasil'eva, M. Yu., Kotelenko, L. M. (1990) Reaktsii neyronov gippokampa pri dejstvii signalov, imitiruyushchikh razlichnoe prostranstvennoe polozhenie istochnika zvuka [Response of hippocampal neurons to signals simulating the spatial location of a sound source]. *Sensornye sistemy — Sensory Systems*, vol. 4, no. 4, pp. 407–414. (In Russian)
- Altman, J. A., Viskov, O. V. (1977) Discrimination of perceived movement velocity for fused auditory image in dichotic stimulation. *The Journal of the Acoustical Society of America*, vol. 61, no. 3, pp. 816–819. <https://doi.org/10.1121/1.381371> (In English)
- Andreeva, I. G., Altman, Ya. A. (2001) O vospriyatii chelovekom skorosti priblizheniya i udaleniya zvukovogo obraza, dvizhushchegosya pod raznymi azimutal'nymi uglami [On human perception of the speed of approach and removal of a sound image moving at different azimuthal angles]. *Sensornye sistemy — Sensory Systems*, vol. 15, no. 4, pp. 295–300. (In Russian)
- Bechtërev, N. N., Syka, J., Altman, J. A. (1975) Responses of cerebellar units to stimuli simulating sound source movement and visual moving stimuli. *Experientia*, vol. 31, no. 7, pp. 819–821. <https://doi.org/10.1007/BF01938484> (In English)
- Malinina, E. S., Andreeva, I. G., Al'tman, Ya. A. (2007) Vospriyatie vertikal'nogo dvizheniya zvukovogo obraza, imitiruemogo pri pomoshchi neindividualizirovannykh peredatochnykh funktsij golovy [Perception of vertical motion of a sound image simulated by non-individualized head-related transfer functions]. *Sensornye sistemy — Sensory Systems*, vol. 21, no. 3, pp. 226–236. (In Russian)



УДК 612

EDN HMJBRF

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-388-403>

От прижизненной нейроморфологии до гипоксического прекондиционирования: научный путь профессора Михаила Олеговича Самойлова

Д. Г. Семенов¹, Е. И. Тюлькова^{✉1}, Е. А. Рыбникова¹

¹Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторах

Дмитрий Германович Семенов, SPIN-код: 5789-2794, Scopus AuthorID: 7005939597, ResearcherID: J-8060-2018, ORCID: 0000-0002-8622-9839, e-mail: dsem50@rambler.ru

Екатерина Иосифовна Тюлькова, SPIN-код: 2953-4748, Scopus AuthorID: 6507357581, ResearcherID: AAO-6029-2021, ORCID: 0000-0001-7539-652X, e-mail: TyulkovaE@infran.ru

Елена Александровна Рыбникова, SPIN-код: 9663-4704, Scopus AuthorID: 6603870901, ResearcherID: N-1801-2017, ORCID: 0000-0002-8956-726X, e-mail: rybnikovaeva@infran.ru

Для цитирования: Семенов, Д. Г., Тюлькова, Е. И., Рыбникова, Е. А. (2025) От прижизненной нейроморфологии до гипоксического прекондиционирования: научный путь профессора Михаила Олеговича Самойлова.

Интегративная физиология, т. 6, № 4, с. 388–403. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-388-403> EDN HMJBRF

Получена 15 октября 2025; прошла рецензирование 11 декабря 2025; принята 20 декабря 2025.

Финансирование: Работа выполнена за счёт средств федерального бюджета в рамках государственного задания ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН (№ 1023032400236-8-3.1.4).

Права: © Д. Г. Семенов, Е. И. Тюлькова, Е. А. Рыбникова (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии СС BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Аннотация. Творческий путь Михаила Олеговича Самойлова был неразрывно связан с Институтом физиологии им. И. П. Павлова РАН. В конце 1980-х годов Михаилом Олеговичем были заложены основы методологии прижизненной микроскопии головного мозга. Под его руководством *in situ* на препарате коры мозга кошки, *in vitro* на переживающих срезах обонятельной коры крысы и *in vivo* в модели гипобарической гипоксии, создаваемой в барокамере, был впервые описан феномен гипоксического прекондиционирования нейронов и охарактеризованы молекулярно-клеточные механизмы, реализующие его нейропротективные эффекты. Было убедительно показано, что кальциевая, глутаматергическая и полифосфоинозитидная системы, а также кооперативная активация транскрипционных факторов играют ключевую роль в механизмах адаптации нейронов мозга к патологическому воздействию гипоксии. На основании многолетних фундаментальных исследований был разработан способ гипобарического пре- и посткондиционирования, при котором умеренная периодическая гипоксия (три сеанса по два часа с интервалом в 24 часа, 360 мм рт. ст., что соответствует «высоте» 5000 м, 10% O₂) оказывала широкий спектр проадаптивного действия, повышая устойчивость мозга и организма к повреждающим факторам, предотвращая и корректируя формирование постгипоксических и постстрессорных патологий. Развитие исследований гипоксического пре- и посткондиционирования как основы для создания новых биомедицинских технологий сбережения и восстановления здоровья и сегодня продолжает оставаться ключевой тематикой лаборатории регуляции функций нейронов мозга, созданной М. О. Самойловым и возглавляемой им более 20 лет.

Ключевые слова: нейропротекция, прижизненная микроскопия мозга, гипоксическое прекондиционирование, аноксия, гипобарическая гипоксия, молекулярно-клеточные механизмы

From intravital neuromorphology to hypoxic preconditioning: The scientific path of Prof. Mikhail Samoilov

D. G. Semenov¹, E. I. Tyulkova^{✉1}, E. A. Rybnikova¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Dmitry G. Semenov, SPIN: 5789-2794, Scopus AuthorID: 7005939597, ResearcherID: J-8060-2018, ORCID: 0000-0002-8622-9839, e-mail: dsem50@rambler.ru

Ekaterina I. Tyulkova, SPIN: 2953-4748, Scopus AuthorID: 6507357581, ResearcherID: AAO-6029-2021, ORCID: 0000-0001-7539-652X, e-mail: TyulkovaE@infran.ru

Elena A. Rybnikova, SPIN: 9663-4704, Scopus AuthorID: 6603870901, ResearcherID: N-1801-2017, ORCID: 0000-0002-8956-726X, e-mail: rybnikova@infran.ru

For citation: Semenov, D. G., Tyulkova, E. I., Rybnikova, E. A. (2025) From intravital neuromorphology to hypoxic preconditioning: The scientific path of Prof. Mikhail Samoilov. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 4, pp. 388–403. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-388-403> EDN H MJBRF

Received 15 October 2025; reviewed 11 December 2025; accepted 20 December 2025.

Funding: The work was carried out at the expense of the federal budget within the framework of the state assignment of the Pavlov Institute of Physiology RAS (No. 1023032400236-8-3.1.4).

Copyright: © D. G. Semenov, E. I. Tyulkova, E. A. Rybnikova (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. Prof. Samoilov's creative career was inextricably linked with the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences. In the late 1980s, he established methodological foundations for intravital brain microscopy. Under his leadership, the phenomenon of hypoxic neuronal preconditioning was described for the first time — *in situ* on feline cerebral cortex preparation, *in vitro* on surviving sections of rat olfactory cortex, and *in vivo* in a hypobaric hypoxia model in a pressure chamber — and the molecular and cellular mechanisms mediating its neuroprotective effects were characterized. Convincing evidence demonstrated that the calcium, glutamatergic, and polyphosphoinositide systems, together with cooperative activation of transcription factors, play a key role in the adaptive responses of brain neurons to hypoxic insult. On the basis of many years of fundamental research, a method of hypobaric pre- and postconditioning was developed, in which moderate periodic hypoxia (three 2-hour sessions at 24-hour intervals, 360 mm Hg, corresponding to an altitude of 5,000 m, 10% O₂) exerted a broad spectrum of adaptive effects, increasing both cerebral and systemic resistance to damaging factors and preventing or mitigating the development of posthypoxic and poststress pathologies. The continued development of research on hypoxic pre- and postconditioning as a foundation for novel biomedical technologies aimed at preserving and restoring health remains a central focus of the Laboratory for the Regulation of Brain Neuron Functions, established by M. O. Samoilov and led by him for more than two decades.

Keywords: neuroprotection, intravital brain microscopy, hypoxic preconditioning, anoxia, hypobaric hypoxia, molecular and cellular mechanisms

Михаил Олегович Самойлов пришёл в Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН в 1968 году, поступив в аспирантуру к научному руководителю, профессору Виктору Николаевичу Майорову. В лаборатории функциональной нейроморфологии, возглавляемой в те годы В. Н. Майоровым, были развёрнуты работы по прижизненному морфологическому исследованию структуры и функций периферической нервной системы холоднокровных. Специфика такого подхода требовала выбора оптически прозрачного объекта и подбора прижизненных красителей для контрастирования нейронов. Эти работы послужили основой для дальнейшего шага: поиска методики прижизненно-мор-

фологического исследования нейронов коры головного мозга млекопитающего (кошки и кролика). Для разработки такой методики М. О. Самойлову, уже ставшему тогда канд. мед. наук, и аспиранту Д. Г. Семенову предстояло решить три сложные задачи: первая из них — разработка нейрохирургического подхода к поперечному срезу коры мозга наркотизированного животного; вторая — подбор микроскопической техники, работающей не в проходящем, а в отражённом свете, и третья — выбор витального красителя, обладающего избирательным контрастированием нервных структур и одновременно служащего индикатором их функционального состояния.

Если решение последней задачи было уже подготовлено коллегами и заключалось в применении метиленового синего, то первые две задачи представлялись крайне сложными. Их решение потребовало нескольких лет упорного труда, полного надежд и разочарований, однако завершённого бесспорным успехом создания нового уникального метода, не повторённого до сих пор ни в одной лаборатории мира. М. О. Са-

мойлов, закончивший Актюбинский медицинский институт по специальности нейрохирургия, предложил и реализовал блестящую идею неполного хирургического выделения участка сенсомоторной коры кошки, который, будучи повернут на 90 градусов, предоставлял для микроскопии свой поперечный срез, включающий всю кору и часть белого вещества (рис. 1). Важной особенностью этого «живого препарата

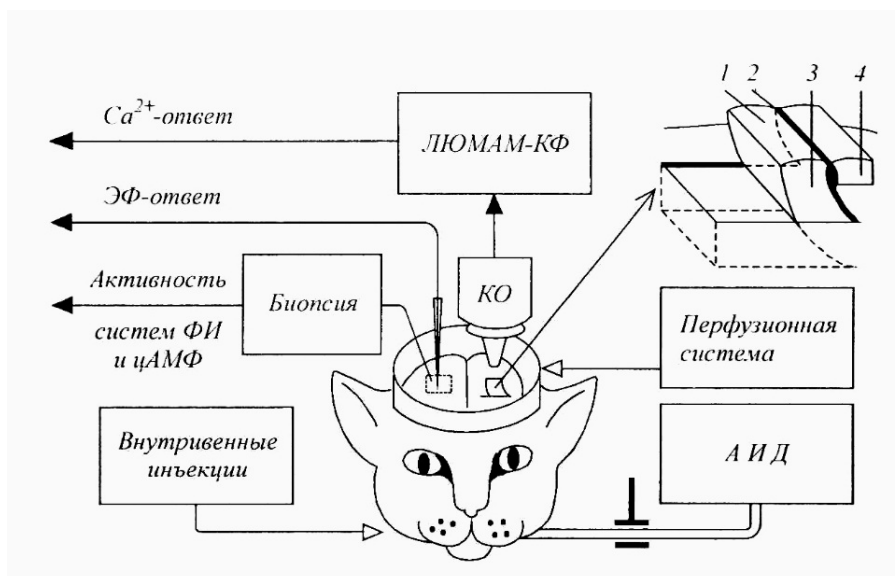


Рис. 1. Схема комплексного исследования молекулярно-клеточных реакций коры головного мозга на аноксию. ЛЮМAM-KФ — люминесцентный микроскоп с контактным объективом (КО); АИД — аппарат искусственного дыхания; ФИ — фосфоинозитиды; цАМФ — циклический аденозинмонофосфат; ЭФ-ответ — электрофизиологический ответ; Ca²⁺-ответ — флуоресцентный сигнал маркера внутриклеточного Ca²⁺. Справа вверху — схема живого препарата коры: 1 — поверхность препарата; 2 — пимальная оболочка; 3 — препарат; 4 — лоскут препарата. Рисунок Д. Г. Семенова (Самойлов 1999)

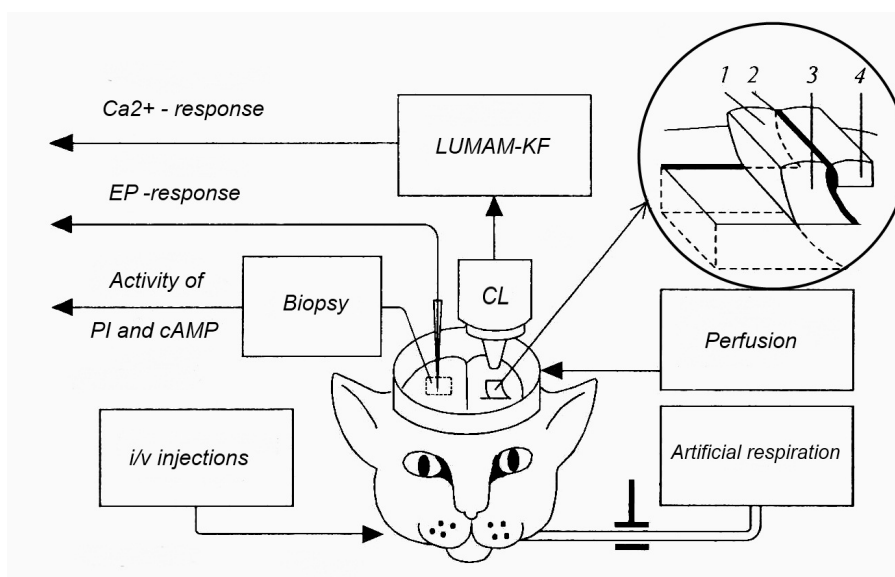


Fig. 1. Schematic representation of the integrated study of molecular and cellular responses of the cerebral cortex to anoxia. LUMAM-KF — luminescent microscope with contact lens (CL); PI — phosphoinositides; cAMP — cyclic adenosine monophosphate; EP-response — electrophysiological response; Ca²⁺-response — fluorescent signal of intracellular Ca²⁺ marker. Upper right: diagram of a living cortex preparation: 1 — surface of the preparation; 2 — pial membrane; 3 — preparation; 4 — preparation flap. Figure by D. G. Semenov (Samoilov 1999)

кору» была сохранность внутритканевого кровоснабжения, обеспеченная тем, что разрезы проходили параллельно внутрикорковым артериолам и венулам, покидающим пиальную сеть сосудов под прямым углом (Самойлов, Семенов 1978).

Вторая задача была решена с помощью сотрудников Ленинградского оптико-механического объединения (ЛОМО), которые предоставили для испытаний свою новую разработку — микроскоп ЛЮМАМ-К. Этот микроскоп, оснащённый контактными объективами и опак-иллюминатором, позволял просматривать живую ткань в отражённом свете на глубину до 100 мкм без изменения положения объектива (Самойлов и др. 1982). Новые возможности описанного метода были достигнуты путём применения микроэлектродной техники для регистрации внутриклеточных биопотенциалов отдельных, наблюдаемых нейронов коры, что также являлось приоритетным и неповторённым приёмом (Евдокимов и др. 1976; Семенов 1978). Наконец, ещё одним источником физиологической информации о состоянии нейронов коры стал флуоресцентный сигнал маркера связанного внутриклеточного Ca^{2+} (хлортетрациклина), который через ЛЮМАМ-К регистрировался самописцем (Lazarewicz et al. 1987).

При дополнительной подрезке препарата, не травмирующей пиальную оболочку, образовывался отдельный объект исследования — «лоскут препарата», который, в отличие от основной части препарата, был лишён вертикальных нервных связей, хотя сохранял гуморальную связь с организмом через кровь. Противоположное полушарие мозга было доступно для внеклеточной микроэлектродной регистрации электрофизиологического ответа и взятия биоптата для исследования *ex vivo* активности фосфоинозитидной и цАМФ систем внутриклеточной регуляции (рис. 1).

Этим завершились основные этапы разработки описанной уникальной методологии, и с 1980-х годов начался этап её применения для экспериментальных исследований механизмов реагирования нейронов коры головного мозга кошки на нарушения их кислородно-субстратного снабжения, давших материал для нескольких диссертаций сотрудников Института физиологии им. И. П. Павлова РАН.

В 1986 году под руководством Михаила Олеговича была создана группа «регуляции функций нейронов мозга», в которую, помимо самого Михаила Олеговича и его коллеги Д. Г. Семенова (рис. 2), вошли сотрудники лаборатории

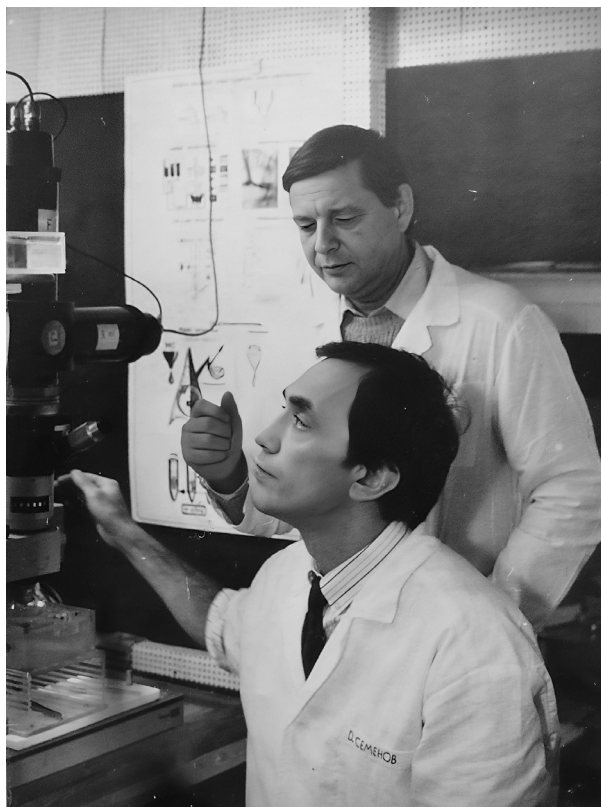


Рис. 2. Михаил Олегович Самойлов и Дмитрий Германович Семенов (начало 1990-х годов) (из архива Института физиологии им. И. П. Павлова)

Fig. 2. Mikhail O. Samoilov and Dmitry G. Semenov (early 1990s) (from the archive of the Pavlov Institute of Physiology)

регуляции метаболизма мозга, сохранившие при этом традиционную для коллектива тематику исследований, связанную с изучением регуляции метаболизма в нервной ткани при различных изменениях функционального состояния, вызванных воздействиями разнообразных физиологических и патологических факторов.

Одним из направлений исследований группы, которое получило впоследствии мощное развитие в лаборатории, было изучение эффектов аноксии на функциональное состояние нейронов коры. В этих экспериментах на наркотизированных и обездвиженных кошках создавали аноксию/реоксигенацию, используя аппарат искусственного дыхания. Применялась кратковременная (КА, 1,5–2,5 мин) или длительная (ДА, 5 мин) аноксия. Результаты показали существенные различия в динамике измеряемых характеристик в соответствующих периодах постаноксической реоксигенации. Если после первого воздействия все измеряемые функции нейронов через определённые этапы нормализовались в течение одного-двух часов, то реоксигенация после второго варианта аноксии приводила к необратимому угасанию этих

функций. В одном из экспериментов 1988–1989 годов животному были предъявлены оба воздействия с интервалом 90 мин. К удивлению авторов, вместо предполагаемого кумулятивного эффекта произошло отчётливое нейропротективное воздействие предшествующей КА на состояние коры, подвергнутой последующей ДА. Это открытие, заключающееся в том, что кратковременное гипоксическое воздействие «подготавливает» ткань мозга к последующей более длительной гипоксии, стало поворотной точкой для группы, преобразованной впоследствии в лабораторию регуляции функций нейронов мозга, поскольку так, впервые в Институте физиологии, было открыто явление «прекондиционирования кратковременной аноксией» *in vivo*, описаны его воздействия на электрогенез и редокс-состояние нейронов, а затем и на динамику внутриклеточного кальциевого и фосфоинозитидного обмена, а также были установлены временные рамки эффективности такого прекондиционирования и предложены механизмы его реализации в используемой модели (Самойлов и др. 1994а; 1994b). Параллельно в это же время аналогичное открытие сделал американский учёный К. Мюррей с коллегами для кардиомиоцитов в модели ишемии сердца собаки (Murry et al. 1986). Мюррей и коллеги назвали этот феномен ишемическим «прекондиционированием», и с этого момента термин прижился, стал широко использоваться в литературе и положил начало терминологии для всего спектра феноменов «кондиционирования», включая пост- и интеркондиционирование. Открытие ишемического прекондиционирования не сердца, а нейронов мозга было сделано зарубежными учёными спустя пять лет (Kirino et al. 1991), поэтому работы М. О. Самойлова и коллег середины 1980-х годов, описывающие, по сути, феномен гипоксического (аноксического) прекондиционирования мозга, были пионерскими, хотя термин «прекондиционирование» стал авторами употребляться лишь с начала 2000-х годов.

С целью углубления представлений о триггерных молекулярно-клеточных механизмах воздействия аноксии на нейроны мозга в лаборатории приступили к новому этапу исследований на моделях *in vitro*. Работы проводили на срезах пириформной коры, инкубируемых в проточной питательной среде с возможностью менять её состав и газовое насыщение. Было установлено, что сама КА (1,5–2 мин) вызывала некоторый выброс Ca^{2+} из связывающих его секвестров, гидролиз трифосфоинозитидов (Semenov et al. 2000b) и, как показано в отдель-

ной серии, кратковременно повышала амплитуду возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП) в ответ на стимуляцию ольфакторного тракта (Самойлов, Мокрушин 1997). Для периода реоксигенации после КА характерными были, напротив, усиление Ca^{2+} -связывающих процессов, активация полифосфоинозитидного обмена и развитие стойкой активации нейронов, выраженной в повышении амплитуды и длительности ВПСП, в основном их NMDA-компонента. Такая комплексная постаноксическая гиперактивность поддерживалась около часа и во многом напоминала обнаруженные ранее эффекты в модели *in vivo*. ДА (10 мин), в отличие от КА, приводила к значительному накоплению свободного Ca^{2+} в цитозоле («кальциевая перегрузка») как за счёт его высвобождения из внутриклеточных депо (эндоплазматический ретикулум, митохондрии), так и за счёт его входа через NMDA-ассоциированные ионные каналы (Тюлькова и др. 1998; Semenov et al. 2000a), что отражает глутамат-опосредованный эксайтотоксический процесс, приводящий в период реоксигенации к активации внутриклеточных сигнальных путей клеточной гибели. Применение КА за 90 мин до ДА в этой модели обеспечивало нейропротективный эффект, не позволяющий развиваться кальциевой перегрузке.

Модель *in vitro* позволила обнаружить ещё одно важное явление. В качестве прекондиционирующего воздействия вместо КА была применена аппликация перфузата от срезодоноров, подвергавшихся КА, на срезы-реципиенты перед предъявлением им ДА. Такой приём вызвал нейропротективный эффект, как если бы срезы были непосредственно подвергнуты КА-прекондиционированию. Было доказано, что нейропротективные субстанции, содержащиеся в донорском перфузате, имеют пептидную природу и синтезируются в нем *de novo* после КА, попадая в перфузат не ранее, чем через 60 мин реоксигенации. Таким образом, эта модель позволила сделать важное заключение о существовании и роли «объёмной передачи» проадаптивного белкового сигнала в механизмах прекондиционирования (Самойлов, Мокрушин 1999).

Представления о Ca^{2+} -опосредованных механизмах аноксического воздействия на срезы коры мозга удалось значительно развить с помощью микрофлуориметрии содержания свободного Ca^{2+} (индикатор fura-2AM) и сопоставления с флуоресцентным сигналом Ca^{2+} , связанного внутриклеточными доменами (индикатор хлортетрациклин). Эти измерения

в период аноксии/реоксигенации после КА или ДА были также проведены при воздействии реагентов, влияющих на состояние нейротрансмиссии различной эргичности.

Большой вклад в успех этих исследований был сделан благодаря плодотворному межкаademicкому сотрудничеству лаборатории с Медицинским исследовательским центром им. М. Масаковского Польской Академии наук в Варшаве. В период этого многолетнего сотрудничества было установлено, что ДА, как и любые тяжёлые гипоксические/ишемические атаки, исследованные другими авторами на других экспериментальных моделях (Bickler, Hansen 1994), вызывают губительную «эксайтотоксическую кальциевую перегрузку» нейронов, возникающую из-за быстрого накопления межклеточного глутамата с последующей активацией ионотропных глутаматных рецепторов и их каналов (прежде всего NMDA), что пропускает внеклеточный Ca^{2+} по градиенту в цитозоль. Применение прекондиционирования блокировало этот эффект и сохраняло нормальный баланс секвестрирования и высвобождения Ca^{2+} плазмалеммой, митохондриями и эндоплазматическим ретикуломом. Как оказалось, ведущую роль также играют метаболитные глутаматные рецепторы 1-го и 5-го подтипов (mGluR1, mGluR5). Именно они в ответ на КА посылают внутриклеточный сигнал эндоплазматическому ретикулуму и через его рецепторы к инозитолтрифосфату инициируют высвобождение некоторой порции внутриклеточного Ca^{2+} . Такой кальциевый ответ на КА блокирует NMDA-опосредованный вход внеклеточного Ca^{2+} при последующей ДА. По своей нейропротективной эффективности прекондиционирование с помощью КА не уступало превентивной фармакологической блокаде ионотропных глутаматных (NMDA и AMPA) рецепторов перед ДА (Семенов и др. 1999; Semenov et al. 2000a; 2002).

Описанные *in vitro* модели сыграли важную роль в раскрытии ранних механизмов реагирования мозга на дефицит кислорода и позволили предположить дальнейшую цепь событий, обеспечивающих более стойкую и долговременную толерантность нейронов к тяжёлой гипоксии. Вместе с тем подобные модели имеют типичный недостаток, связанный с ограниченным временем жизни среза. Кроме того, они относительно далеки от реальных ситуаций гипоксии целого организма, которые разворачиваются с участием системных механизмов адаптации. В связи с этим были разработаны методические протоколы по выявлению прекондиционирующего потенциала умеренной гипоксии на целый ор-

ганизм, подвергаемый тяжёлой гипоксии *in vivo*, с последующим мониторингом функционального состояния животного и применением биохимических и иммуноцитохимических методов на фиксированных препаратах мозга.

С целью сравнительного анализа выявленных молекулярно-клеточных механизмов адаптивных реакций мозга на гипоксию с механизмами формирования нейропластичности М. О. Самойловым были проведены совместные исследования со специалистами Института нормальной физиологии им. П. К. Анохина В. П. Никитиным, С. А. Козыревым и профессором В. В. Шерстневым. Исследования проводились на классических моделях ассоциативного и неассоциативного обучения в простых нервных системах (виноградная улитка). В этих исследованиях впервые на улитке были совмещены электрофизиологические методики и прижизненная флуориметрическая оценка кальциевого обмена в наблюдаемых под микроскопом идентифицированных нейронах ганглия улитки. Как и в случае реакций на гипоксию, выявлена важная роль активации цАМФ и кальциевой систем регуляции на ранних этапах выработки сенситизации и ассоциативного обучения, детально охарактеризованы различия кальций-зависимых нейрональных механизмов при выработке сенситизации, привыкания и обусловливания, что позволило установить не только общность, но и специфику изучаемых процессов (Никитин и др. 1989; 1992). На основании проведённых исследований М. О. Самойловым была сформулирована концепция об универсальном характере «проявления базисных молекулярно-клеточных и генетических механизмов адаптации мозга к факторам окружающей среды», как экстремальным, так и связанным с приобретением новых навыков (Самойлов 1999).

Другим важнейшим направлением исследований созданной научной группы стало исследование метаболизма интереснейших представителей фосфолипидов — полифосфоинозитидов (ПФИ) мозга. Начало изучения особой роли фосфоинозитидов в реакциях нейронов мозга на экстремальные воздействия в лаборатории регуляции метаболизма мозга было положено ещё в конце 1960-х годов под руководством ученика Г. Е. Владимирова профессора Д. А. Четверикова (Дворкин и др. 1969; Дворкин, Четвериков 1970). Под руководством М. О. Самойлова начинаются исследования участия ПФИ и других внутриклеточных компонентов в реакциях нейронов мозга на воздействия гипоксической природы — ишемии мозга (Павлинова

и др. 1986), аноксии (Samoilov et al. 1992), тяжёлой гипобарической гипоксии на крысах (Семенов и др. 1995). Было установлено, что адаптивные изменения состояния регуляторных систем модифицируют механизмы внутриклеточной сигнальной трансдукции (Самойлов и др. 1992). Материалы этих исследований были обобщены М. О. Самойловым в первой и второй монографиях (Самойлов 1985; 1999).

Эти многолетние фундаментальные исследования руководимого М. О. Самойловым научного коллектива легли в основу разработки принципов и способов гипоксического прекондиционирования — ключевого направления лаборатории, активно развивающегося и по сей день, причём не только в фундаментальном, но и в прикладном аспекте.

С начала 2000-х годов вектор методологии исследований М. О. Самойлова полностью изменился в сторону исследований *in vivo*, в которых не только мозг, но и весь организм экспериментальных животных целиком подвергался гипоксическому воздействию, создаваемому при имитации «подъёма» на высоту в барокамере. В этих исследованиях был разработан эффективный способ гипоксического гипобарического прекондиционирования, состоящего из трёхкратной умеренной гипобарической гипоксии (соответствует высоте 5000 м, 360 мм рт. ст., эквивалентно 10% нормобарического O₂), предъявляемой трижды по два часа с интервалом в 24 часа за сутки до тяжёлой гипоксии (Рыбникова и др. 2004). В качестве повреждающего (тяжёлого) гипоксического воздействия использовали «подъём» крыс в барокамере на высоту 10 000 м (160–180 мм рт. ст., 5% O₂) на три часа. При такой методике смертность животных составляла более 50%, однако смертность после тяжёлой гипоксии с предварительными сеансами прекондиционирования составляла менее 15%. Были проведены эксперименты по влиянию тяжёлой гипобарической гипоксии на различные формы поведения и способность к обучению крыс, выявившие корректирующий эффект трёхкратных прекондиционирующих сеансов умеренной гипоксии (Ватаева и др. 2004а; 2004б; Rybnikova et al. 2005). В поведенческих исследованиях был замечен выраженный анксиолитический эффект гипоксического прекондиционирования, который было решено протестировать в моделях постстрессорных тревожно-депрессивных расстройств у крыс. В результате было установлено, что разработанный способ прекондиционирования не только индуцирует гипоксическую толерантность мозга и организма, но и повы-

шает устойчивость к психоэмоциональным стрессам, предотвращая формирование стрессиндуцированной депрессии или посттравматического стрессового расстройства (Рыбникова и др. 2006; 2007).

Большой пласт исследований касался изучения молекулярных и гормональных механизмов, вовлекающихся в реализацию нейропротективных и проадаптивных эффектов гипоксического прекондиционирования. Было показано, что именно многократные, в отличие от однократных, сеансы прекондиционирования индуцируют механизмы формирования гипоксической толерантности мозга (экспрессию продуктов проадаптивных генов, белков-нейропротекторов, оптимальную активацию гипоталамо-гипофизарно-адренкортикальной системы и др.). С применением молекулярно-биологических методов были проведены исследования влияния тяжёлой гипобарической гипоксии и эффектов предварительного прекондиционирующего воздействия умеренной гипоксии на функционирование глутаматергической системы и кальциевой внутриклеточной регуляции в различных областях мозга (Самойлов и др. 2001а; Semenov et al. 2009), процессы перекисного окисления липидов (Кислин и др. 2013), экспрессию цитозольных и митохондриальных пептидных антиоксидантов (Stroev et al. 2004а; 2004б). Обнаружено, что трёхкратное гипобарическое прекондиционирование выражено модифицирует в гиппокампе и неокортексе активность ряда внутриклеточных факторов регуляции процессов выживания/гибели нейронов вслед за предъявлением тяжёлой гипоксии — ранних генов *zif268*, *c-fos* и их продуктов — транскрипционных факторов (NGFI-A, c-Fos) (Рыбникова и др. 2004; Самойлов и др. 2001б; Rybnikova et al. 2002; 2005), факторов — регуляторов апоптоза семейства генов *bcl-2* (*Bcl-2*, *Bcl-xL*, *Bax*) (Самойлов и др. 2005; Rybnikova et al. 2005), нейротрофического фактора BDNF (Баранова и др. 2015), а также митоген-активируемых протеинкиназ (MAP/ERK, JNK, p38) (Samoilov et al. 2007).

Особое внимание в исследованиях было уделено роли гипоксия-индуцибельного фактора HIF-1, которому отводится функция ключевого регулятора адаптации к гипоксии. Было установлено, что активация фактора HIF-1 играет двойственную роль: с одной стороны, она ассоциирована с нейропротективным и антистрессорным действием гипоксического пре- и посткондиционирования, с другой стороны, инъекция ингибитора HIF-1 перед тяжёлой гипоксией предотвращает развитие апоптотических процессов и окислительного

стресса (Ветровой и др. 2014; 2017; Rybnikova et al. 2015; Vetrovoy et al. 2019).

Выявление ключевого значения кооперативной активации транскрипционных факторов в механизмах гипоксического гипобарического прекоондиционирования привлекло внимание Михаила Олеговича к влиянию прекоондиционирования на эпигенетический статус чувствительных к гипоксии нейронов мозга. Было очевидно, что для экспрессии проадаптивных генов, необходимой для обусловленной прекоондиционированием нейропротекции, только активации транскрипционных факторов недостаточно, требуется также подготовка генома, а именно его релаксация, с открытием доступа к промоторам генов — мишеней для транскрипционных факторов. И действительно, было показано, что прекоондиционирование комплексно воздействует на процессы ацетилирования и метилирования гистонов, метилирование ДНК, обеспечивая ту самую подготовку генома к транскрипционной деятельности (Самойлов и др. 2016; 2017; Samoilov et al. 2016).

Отдельное направление исследований под руководством Михаила Олеговича было связано с вовлечением в механизмы кондиционирования главной нейроэндокринной оси адаптации — гипоталамо-гипофизарно-адренкортикальной системы (ГГАС). Было установлено, что прекоондиционирование вызывает многоуровневую модификацию гипоталамических и экстрагипоталамических механизмов регуляции ГГАС, которая приводит к умеренному повышению стрессореактивности системы и потенциации глюкокортикоидной обратной связи, связанной прежде всего с экспрессией и балансом кортикостероидных рецепторов гиппокампа (Рыбникова и др. 2008; Самойлов, Рыбникова 2012).

В 2012 году от изучения эффектов и механизмов прекоондиционирования научные интересы М. О. Самойлова переключились на феномен посткондиционирования. Проведенные эксперименты показали, что используемое в качестве прекоондиционирования трёхкратное умеренное гипобарическое воздействие способно не только предотвращать патологии, но и корректировать их в случае предъявления после патогенных воздействий, как гипоксических, так и стрессорных (Rybnikova, Samoilov 2015; Vetrovoy et al. 2017).

Обобщая вышеизложенное, следует отметить, что проведённые под руководством М. О. Самойлова многолетние фундаментальные исследования эффектов и механизмов гипоксического пре- и посткондиционирования, несомненно, продемонстрировали высокий

инновационный потенциал этих методов, для успешного раскрытия которого необходимо проанализировать возможные ограничения их применения в медицинской практике. Экспериментальный анализ показал, что критически важным условием для реализации нейропротективного действия пре- и посткондиционирования является трёхкратность воздействия с интервалом 24 ч, поскольку варьирование данных параметров приводило к ослаблению проадаптивных эффектов. Других важных аспектов в экспериментах выявлено не было, однако, учитывая особенности трансляции экспериментальных результатов, к прогнозируемым ограничениям применения методов у человека, очевидно, могут быть отнесены индивидуальная непереносимость воздействия и наличие хронических неврологических заболеваний. Однако окончательный ответ на данный вопрос может быть получен только в рандомизированных клинических исследованиях метода на человеке.

Вошедшая в 1990-х годах в состав лаборатории приматологическая группа под руководством К. Н. Дудкина развивала методическую и теоретическую базу изучения когнитивных функций нечеловекообразных приматов, что представляет особую ценность для трансляционных исследований в области психофизиологии и патологии человека. Направление исследований в этой области было унаследовано и продолжает развиваться как приматологическая тематика лаборатории. В частности, к макакам-резус различного возраста и пола была применена процедура умеренной гипобарической гипоксии. Оказалось, что такого рода гипоксическое посткондиционирование возрастных когнитивных расстройств пожилых обезьян вызывает в целом стойкое (в течение нескольких месяцев) улучшение показателей их когнитивного статуса (различительной способности, скорости реакции, мотивированности, рабочей пространственной памяти и др.). Вместе с тем особи с различным исходным когнитивным статусом проявили разную степень восприимчивости к психокорректирующему действию гипоксического посткондиционирования (Беяков, Семенов 2018; Беяков и др. 2018).

Начиная с 2000 года в лаборатории Михаила Олеговича стали проводиться исследования действия тяжёлой гипобарической гипоксии в различные сроки пренатального онтогенеза на развитие потомства. В результате этого направления работ, инициированного Е. И. Тюльковой, было показано, что воздействие гипоксического стресса в критические для развития

мозга периоды (созревание структур гиппокампа и неокортекса) приводит к нарушениям поведения и способности к обучению у взрослого потомства и в итоге к раннему старению и смертности. В основе этих нарушений лежат эпигенетические модификации, которые, в отличие от влияния гипоксии на взрослых крыс, сохраняются в течение всей жизни. Такие модификации эпигенетического статуса влекут за собой нарушения соотношения про- и антиоксидантных систем, перестройку функционирования глюкокортикоидной и глутаматергических систем мозга, которые сохраняются вплоть до старости (Тюлькова и др. 2010; Vetrovoy et al. 2021a; 2021b).

На современном этапе (рис. 3) под руководством Е. А. Рыбниковой, принявшей заведование лабораторией в 2017 году, активно продолжают исследования по разработке способов повышения устойчивости организма к неблагоприятным факторам с применением умеренных гипоксических воздействий и изучению отдалённых негативных последствий экспозиции гипоксии на ранних этапах онтогенеза. Принципы кондиционирования были успешно перенесены на модель периодической нормобарической гипоксии, создаваемой путём вдыхания гипоксических газовых смесей в интервальном

режиме. Было доказано, что нормобарическое гипоксическое кондиционирование активирует те же ключевые механизмы, что и гипобарическое, включая активацию фактора HIF-1 и апрегуляцию глюкокортикоидных рецепторов (Rybnikova et al. 2025). Новым аспектом фундаментальных и прикладных исследований лаборатории на грызунах и приматах стал интерес к роли гипоксии в механизмах старения и её возможному применению в качестве основы для разработки подходов к геропротекции — замедлению процессов старения и снижению бремени возраст-ассоциированных заболеваний.

Остаётся только глубоко сожалеть, что Михаил Олегович рано ушёл из жизни, и коллектив лаборатории, как и всего института, сегодня отмечает вековой юбилей со дня основания института без него. Помимо весомого вклада в успешное развитие научных исследований института, Михаил Олегович более 25 лет жизни посвятил административной и научно-организационной работе, в том числе и на ответственном посту заместителя директора по науке, отдавая все силы на благо и процветание родного института. Много усилий было предпринято в борьбе за благополучие и развитие научного городка И. П. Павлова в Колтушах,



Рис. 3. Коллектив лаборатории в 2024 году. Стоят: М. В. Воронова, А. А. Мусулайнен, А. А. Мокрушин, А. В. Беляков, Д. Г. Семенов, М. Ю. Зенько, Е. А. Рыбникова, К. А. Баранова, А. А. Благинин, А. В. Чурилова, И. А. Ситник, В. А. Стратилов, М. Ю. Осипова, О. В. Ветровой, С. С. Потапова, сидят: Е. А. Зуган, М. П. Кулялина, Е. И. Тюлькова, О. В. Воробьева, Г. П. Смирнова (из архива Института физиологии им. И. П. Павлова)

Fig. 3. Laboratory staff in 2024. Standing: M. V. Voronova, A. A. Musulainen, A. A. Mokrushin, A. V. Belyakov, D. G. Semenov, M. Yu. Zenko, E. A. Rybnikova, K. A. Baranova, A. A. Blaginin, A. V. Churilova, I. A. Sitnik, V. A. Stratilov, M. Yu. Osipova, O. V. Vetrovoy, S. S. Potapova. Seated: E. A. Zugan, M. P. Kulyalina, E. I. Tyulkova, O. V. Vorobyova, G. P. Smirnova (from the archive of the Pavlov Institute of Physiology)

особенно в сложные для страны 1990–2000 годы. Труды М. О. Самойлова, самоотверженное служение отечественной науке, институту и Колтушам заложили прочный фундамент для развития, которое успешно продолжается. Лаборатория по своему приборному и методическому оснащению не уступает современному мировому уровню, как и публикации коллектива, в составе которого, продолжая заложенные Михаилом Олеговичем традиции, до сих пор трудятся и его опытные соратники, и присоединившаяся позднее талантливая молодёжь. На современном этапе научный городок в Колтушах, наконец, получил значительное финансирование для капитального ремонта лабораторных зданий института и реставрацию мемориального комплекса. Все это является достойным развитием наследия Михаила Олеговича Самойлова и продолжением его славных дел.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Вклад авторов

- а. Семенов Дмитрий Германович — описание исторической части работы;
- б. Тюлькова Екатерина Иосифовна — описание исторической части работы, доработка текста;
- в. Рыбникова Елена Александровна — описание исторической части работы и современных исследований, доработка текста.

Author Contributions

- a. Dmitry G. Semenov — historical account;
- b. Ekaterina I. Tyulkova — historical account, manuscript revision;
- c. Elena A. Rybnikova — historical account and contemporary research, manuscript revision.

Литература

- Баранова, К. А., Рыбникова, Е. А., Самойлов, М. О. (2015) Нейротрофин BDNF вовлекается в формирование и предотвращение постстрессовых психопатологий. *Нейрохимия*, т. 32, № 2, с. 131–139. <https://doi.org/10.7868/S102781331502003X>
- Беляков, А. В., Семенов, Д. Г. (2018) Стимуляция когнитивных способностей пожилых макак умеренной гипобарической гипоксией. *Успехи геронтологии*, т. 31, № 6, с. 966–972.
- Беляков, А. В., Семенов, Д. Г., Самойлов, М. О. (2018) Опыт исследования и коррекции когнитивных функций макак. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 68, № 2, с. 163–175. <https://doi.org/10.7868/S004446771802003X>
- Ватаева, Л. А., Тюлькова, Е. И., Самойлов, М. О. (2004а) Влияние предварительного воздействия умеренной гипоксии на нарушения выработки и воспроизведения условной реакции пассивного избегания, вызываемые тяжелой гипобарической гипоксией у крыс. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 54, № 6, с. 835–841.
- Ватаева, Л. А., Тюлькова, Е. И., Самойлов, М. О. (2004б) Влияние тяжелой гипоксии на эмоциональное поведение крыс: корректирующий эффект прекондicionирования. *Доклады Академии наук*, т. 395, № 3, с. 415–417.
- Ветровой, О. В., Рыбникова, Е. А., Глущенко, Т. С. и др. (2014) Умеренная гипобарическая гипоксия в режиме посткондicionирования повышает экспрессию HIF-1α и эритропоэтина в CA1 поле гиппокампа крыс, переживших тяжелую гипоксию. *Нейрохимия*, т. 31, № 2, с. 134–139. <https://doi.org/10.7868/S1027813314020137>
- Ветровой, О. В., Рыбникова, Е. А., Самойлов, М. О. (2017) Церебральные механизмы гипоксического/ишемического посткондicionирования. *Биохимия*, т. 82, № 3, с. 542–551.
- Дворкин, В. Я., Четвериков, Д. А. (1970) Фосфоинозитиды в нервной системе. *Успехи современной биологии*, т. 70, № 3, с. 397–412.
- Дворкин, В. Я., Четвериков, Д. А., Шмелев, А. А. (1969) Обмен фосфоинозитидов в головном мозге крыс при остром кислородном голодании организма. *Доклады Академии наук СССР*, т. 185, № 1, с. 218–220.
- Евдокимов, С. А., Самойлов, М. О., Семенов, Д. Г. (1976) Микроэлектродное отведение реакций визуально наблюдаемых нейронов коры мозга кошки. *Нейрофизиология*, т. 8, № 12, с. 122–125.
- Кислин, М. С., Строев, С. А., Глущенко, Т. С. и др. (2013) Гипоксическое прекондicionирование модифицирует активность про- и антиоксидантных систем гиппокампа крыс. *Биомедицинская химия*, т. 59, № 6, с. 673–681. <https://doi.org/10.18097/PBMC20135906673>
- Никитин, В. П., Козырев, С. А., Самойлов, М. О. (1992) Обусловливание и сенситизация у виноградной улитки: нейрофизиологические и метаболические особенности. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 42, № 6, с. 1260–1270.

- Никитин, В. П., Самойлов, М. О. (1989) Участие кальцийсвязывающих мембранных компонентов в нейрофизиологических механизмах привыкания у виноградной улитки. *Нейрофизиология*, т. 21, № 5, с. 605–612.
- Павлинова, А. И., Тюлькова, Е. И., Гастева, С. В. (1986) Содержание и обмен полифосфоинозитидов мозга крыс при ишемии и в период рециркуляции. *Патологическая физиология и экспериментальная терапия*, т. 30, № 5, с. 34–37.
- Рыбникова, Е. А., Миронова, В. И., Пивина, С. Г. и др. (2006) Гипоксическое прекондиционирование предотвращает развитие постстрессорных депрессивных состояний у крыс. *Доклады Академии наук*, т. 411, № 1, с. 122–125.
- Рыбникова, Е. А., Миронова, В. И., Пивина, С. Г. и др. (2008) Гормональные механизмы нейропротективных эффектов гипоксического прекондиционирования у крыс. *Доклады Академии наук*, т. 421, № 5, с. 713–715.
- Рыбникова, Е. А., Самойлов, М. О., Миронова, В. И. и др. (2007) Возможности использования гипоксического прекондиционирования для профилактики постстрессовых депрессивных эпизодов. *Журнал неврологии и психиатрии им. С. С. Корсакова*, т. 107, № 7, с. 43–48.
- Рыбникова, Е. А., Хожай, А. И., Тюлькова, Е. И. и др. (2004) Влияние гипобарической гипоксии на экспрессию белков ранних генов и структурные изменения нейронов мозга: корректирующий эффект прекондиционирования. *Морфология*, т. 125, № 2, с. 10–15.
- Самойлов, М. О. (1985) *Реакции нейронов мозга на гипоксию*. Л.: Наука, 190 с.
- Самойлов, М. О. (1999) *Мозг и адаптация: молекулярно-клеточные механизмы*. СПб.: Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 271 с.
- Самойлов, М. О., Лазаревич, Е. В., Семенов, Д. Г. и др. (2001а) Адаптивные эффекты гипоксического прекондиционирования нейронов мозга. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 87, № 6, с. 714–729.
- Самойлов, М. О., Майоров, В. Н., Бодрова, Л. В., Семенов, Д. Г. (1982) Применение контактной микроскопии в прижизненных исследованиях мозга. *Цитология*, т. 24, № 1, с. 119–123.
- Самойлов, М. О., Мокрушин, А. А. (1997) Пептидная модуляция синаптической пластичности, индуцируемая аноксией. *Доклады Академии наук*, т. 357, № 4, с. 565–567.
- Самойлов, М. О., Мокрушин, А. А. (1999) Роль объемной передачи адаптогенных сигналов в формировании приспособительных реакций мозга. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 85, № 1, с. 4–20.
- Самойлов, М. О., Рыбникова, Е. А. (2012) Молекулярно-клеточные и гормональные механизмы индуцированной толерантности мозга к экстремальным факторам среды. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 98, № 1, с. 108–126.
- Самойлов, М. О., Рыбникова, Е. А., Тюлькова, Е. И. и др. (2001b) Влияние гипобарической гипоксии на поведенческие реакции и экспрессию ранних генов в мозге крыс: корректирующий эффект прекондиционирующего воздействия. *Доклады Академии наук*, т. 381, № 1, с. 136–138.
- Самойлов, М. О., Рыбникова, Е. А., Чурилова, А. В. (2012) Сигнальные молекулярные и гормональные механизмы формирования протективных эффектов гипоксического прекондиционирования. *Патологическая физиология и экспериментальная терапия*, т. 56, № 3, с. 3–10.
- Самойлов, М. О., Семенов, Д. Г. (1978) Прижизненное морфологическое исследование коры больших полушарий мозга. В кн.: В. Н. Майоров, В. Г. Лукашин, Л. А. Подольская и др. *Прижизненная микроскопия нейрона*. Л.: Наука, с. 58–72.
- Самойлов, М. О., Семенов, Д. Г., Тюлькова, Е. И., Болехан, Е. А. (1992) Вовлечение внутриклеточных регуляторных систем в механизмы восстановления активности нейронов коры головного мозга после аноксии. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 78, № 6, с. 11–17.
- Самойлов, М. О., Семенов, Д. Г., Тюлькова, Е. И., Болехан, Е. А. (1994а) Влияние краткосрочной аноксии на механизмы внутриклеточной сигнальной трансдукции в коре головного мозга. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 80, № 11, с. 37–43.
- Самойлов, М. О., Семенов, Д. Г., Тюлькова, Е. И., Болехан, Е. А. (1994b) Молекулярно-клеточные механизмы протектирующего эффекта краткосрочной аноксии. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 80, № 12, с. 71–75.
- Самойлов, М. О., Ситник, Н. А., Рыбникова, Е. А. и др. (2005) Особенности экспрессии про- и антиапоптотических белков Вах и Bcl-2 в нейронах мозга крыс в ответ на тяжелую гипобарическую гипоксию: корректирующий эффект гипоксического прекондиционирования. *Доклады Академии наук*, т. 402, № 4, с. 563–565.
- Самойлов, М. О., Чурилова, А. В., Глущенко, Т. С., Рыбникова, Е. А. (2016) Особенности влияния различных режимов гипобарической гипоксии на содержание эпигенетических факторов в нейронах неокортекса крыс. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, т. 162, № 12, с. 686–690.
- Самойлов, М. О., Чурилова, А. В., Глущенко, Т. С., Рыбникова, Е. А. (2017) Влияние различных режимов гипобарической гипоксии на метилирование гистона H3 в нейронах неокортекса и гиппокампа крыс. *Нейрохимия*, т. 34, № 3, с. 218–226. <https://doi.org/10.7868/S102781331702011X>

- Семенов, Д. Г. (1978) Мембранный потенциал переживающего нейрона коры головного мозга. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 64, № 3, с. 410–413.
- Семенов, Д. Г., Тюлькова, Е. И., Самойлов, М. О. (1995) Внутриклеточные механизмы глутамат- и холинергической сигнальной трансдукции, вовлекаемые в адаптивные реакции коры головного мозга. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 81, № 8, с. 51–56.
- Семенов, Д. Г., Тюлькова, Е. И., Самойлов, М. О., Лазаревич, Е. В. (1999) Участие внутриклеточных регуляторных систем в адаптивных эффектах краткосрочной аноксии *in vitro*. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 85, № 1, с. 137–145.
- Тюлькова, Е. И., Ватаева, Л. А., Самойлов, М. О., Отеллин, В. А. (2010) Механизмы формирования реакций мозга на действие гипобарической гипоксии в различные сроки пренатального периода развития у крыс. *Журнал акушерства и женских болезней*, т. 59, № 4, с. 99–110.
- Тюлькова, Е. И., Семенов, Д. Г., Самойлов, М. О. (1998) Участие кальциевой и фосфоинозитидной систем внутриклеточной регуляции в адаптации нейронов срезов обонятельной коры к гипоксии *in vitro*. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, т. 125, № 3, с. 259–262.
- Bickler, P. E., Hansen, B. M. (1994) Causes of calcium accumulation in rat cortical brain slices during hypoxia and ischemia: Role of ion channels and membrane damage. *Brain Research*, vol. 665, no. 2, pp. 269–276. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(94\)91347-1](https://doi.org/10.1016/0006-8993(94)91347-1)
- Kirino, T., Tsujita, Y., Tamura, A. (1991) Induced tolerance to ischemia in gerbil hippocampal neurons. *Journal of Cerebral Blood Flow & Metabolism*, vol. 11, no. 2, pp. 299–307. <https://doi.org/10.1038/jcbfm.1991.62>
- Lazarewicz, J. W., Samoilo, M. O., Semenov, D. G. (1987) Changes of intracellular calcium homeostasis in brain cortical structures during anoxia *in vivo* and *in vitro*. *Resuscitation*, vol. 15, no. 4, pp. 245–255. [https://doi.org/10.1016/0300-9572\(87\)90003-7](https://doi.org/10.1016/0300-9572(87)90003-7)
- Murry, C. E., Jennings, R. B., Reimer, K. A. (1986) Preconditioning with ischemia: A delay of lethal cell injury in ischemic myocardium. *Circulation*, vol. 74, no. 5, pp. 1124–1136. <https://doi.org/10.1161/01.cir.74.5.1124>
- Rybnikova, E. A., Baranova, K. A., Gluschenko, T. S. et al. (2015) Role of HIF-1 in neuronal mechanisms of adaptation to psychoemotional and hypoxic stress. *International Journal of Physiology and Pathophysiology*, vol. 6, no. 1, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1615/IntJPhysPathophys.v6.i1.10>
- Rybnikova, E. A., Baranova, K. A., Zenko, M. Y. (2025) Effect of intermittent hypoxia on the expression of glucocorticoid receptors and hypoxia-inducible factor in rat brain. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, vol. 179, no. 1, pp. 94–98. <https://doi.org/10.1007/s10517-025-06436-5>
- Rybnikova, E. A., Samoilo, M. O. (2015) Current insights into the molecular mechanisms of hypoxic pre- and postconditioning using hypobaric hypoxia. Review. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 9, article 388. <http://dx.doi.org/10.3389/fnins.2015.00388>
- Rybnikova, E., Sitnik, N., Gluschenko, T. et al. (2006) The preconditioning modified neuronal expression of apoptosis-related proteins of Bcl-2 superfamily following severe hypobaric hypoxia in rats. *Brain Research*, vol. 1089, no. 1, pp. 195–202. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.03.053>
- Rybnikova, E., Tulkova, E., Pelto-Huikko, M., Samoilo, M. (2002) Mild preconditioning hypoxia modifies nerve growth factor-induced gene A messenger RNA expression in the rat brain induced by severe hypoxia. *Neuroscience Letters*, vol. 329, no. 1, pp. 49–52. [https://doi.org/10.1016/s0304-3940\(02\)00577-3](https://doi.org/10.1016/s0304-3940(02)00577-3)
- Rybnikova, E., Vataeva, L., Tyulkova, E. et al. (2005) Mild hypoxia preconditioning prevents impairment of passive avoidance learning and suppression of brain NGFI-A expression induced by severe hypoxia. *Behavioural Brain Research*, vol. 160, no. 1, pp. 107–114. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.11.023>
- Samoilo, M., Churilova, A., Gluschenko, T. et al. (2016) Acetylation of histones in neocortex and hippocampus of rats exposed to different modes of hypobaric hypoxia: Implications for brain hypoxic injury and tolerance. *Acta Histochemica*, vol. 118, no. 2, pp. 80–89. <https://doi.org/10.1016/j.acthis.2015.11.008>
- Samoilo, M. O., Rybnikova, E. A., Sitnik, N. A. et al. (2007) Preconditioning modifies the activities of mitogen-activated protein kinases and c-Jun transcription factor in rat hippocampus after severe hypobaric hypoxia. *Neurochemical Journal*, vol. 1, no. 3, pp. 219–226. <https://doi.org/10.1134/S1819712407030087>
- Samoilo, M. O., Semenov, D. G., Tyulkova, E. I., Lazarewicz, J. W. (1992) Early postanoxic changes of polyphosphoinositides and bound Ca²⁺ content in relation to neuronal activity in brain cortex. *Resuscitation*, vol. 23, no. 1, pp. 33–43. [https://doi.org/10.1016/0300-9572\(92\)90160-e](https://doi.org/10.1016/0300-9572(92)90160-e)
- Semenov, D. G., Samoilo, M. O., Lazarewicz, J. W. (2002) Calcium transients in the model of rapidly induced anoxic tolerance in rat cortical slices: Involvement of NMDA receptors. *Neurosignals*, vol. 11, no. 6, pp. 329–335. <https://doi.org/10.1159/000068255>
- Semenov, D. G., Samoilo, M. O., Lazarewicz, J. W. (2009) Preconditioning reduces hypoxia-evoked alterations in glutamatergic Ca²⁺ signaling in rat cortex. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, vol. 68, no. 2, pp. 169–179. <https://doi.org/10.55782/ane-2008-1686>
- Semenov, D. G., Samoilo, M. O., Zielonka, P., Lazarewicz, J. W. (2000a) Responses to reversible anoxia of intracellular free and bound Ca²⁺ in rat cortical slices. *Resuscitation*, vol. 44, no. 3, pp. 207–214. [https://doi.org/10.1016/s0300-9572\(00\)00136-2](https://doi.org/10.1016/s0300-9572(00)00136-2)

- Semenov, D., Tyul'kova, E. I., Samoilov, M. O., Lazarevich, E. V. (2000b). Involvement of intracellular regulatory systems in the adaptive effects of transient anoxia *in vitro*. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 30, no. 3, pp. 357–363. <https://doi.org/10.1007/BF02471790>
- Stroev, S. A., Tjul'kova, E. I., Gluschenko, T. S. et al. (2004a) The augmentation of brain thioredoxin-1 expression after severe hypobaric hypoxia by the preconditioning in rats. *Neuroscience Letters*, vol. 370, no. 2–3, pp. 224–229. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2004.08.022>
- Stroev, S. A., Gluschenko, T. S., Tjul'kova, E. I. et al. (2004b) Preconditioning enhances the expression of mitochondrial antioxidant thioredoxin-2 in the forebrain of rats exposed to severe hypobaric hypoxia. *Journal of Neuroscience Research*, vol. 78, no. 4, pp. 563–569. <https://doi.org/10.1002/jnr.20282>
- Vetrovoy, O., Sarieva, K., Galkina, O. et al. (2019) Neuroprotective mechanism of hypoxic post-conditioning involves HIF1-associated regulation of the pentose phosphate pathway activity in rat brain. *Neurochemical Research*, vol. 44, no. 6, pp. 1425–1436. <https://doi.org/10.1007/s11064-018-2681-x>
- Vetrovoy, O., Sarieva, K., Lomert, E. et al (2020) Pharmacological HIF1 inhibition eliminates downregulation of the pentose phosphate pathway and prevents neuronal apoptosis in rat hippocampus caused by severe hypoxia. *Journal of Molecular Neuroscience*, vol. 70, no. 5, pp. 635–646. <https://doi.org/10.1007/s12031-019-01469-8>
- Vetrovoy, O., Stratilov, V., Nimiritsky, P. et al. (2021a) Prenatal hypoxia induces premature aging accompanied by impaired function of the glutamatergic system in rat hippocampus. *Neurochemical Research*, vol. 46, no. 3, pp. 550–563. <https://doi.org/10.1007/s11064-020-03191-z>
- Vetrovoy, O., Tulkova, E., Sarieva, K. et al. (2017) Neuroprotective effect of hypobaric hypoxic postconditioning is accompanied by DNA protection and lipid peroxidation changes in rat hippocampus. *Neuroscience Letters*, vol. 639, pp. 49–52. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2016.12.054>
- Vetrovoy, O., Tyulkova, E., Stratilov, V. et al. (2021b) Long-term effects of prenatal severe hypoxia on central and peripheral components of the glucocorticoid system in rats. *Developmental Neuroscience*, vol. 42, no. 2-4, pp. 145–158. <https://doi.org/10.1159/000512223>

References

- Baranova, K. A., Rybnikova, E. A., Samoilov, M. O. (2015) Nejtrotrofin BDNF vovlekaetsya v formirovanie i predotvrashchenie poststressovykh psichopatologij [The neurotrophin BDNF is involved in the development and prevention of stress-induced psychopathologies]. *Nejrokhimiya*, vol. 32, no. 2, pp. 131–139. <https://doi.org/10.7868/S102781331502003X> (In Russian)
- Belyakov, A. V., Semenov, D. G. (2018) Stimulyatsiya kognitivnykh sposobnostej pozhilykh makak umerennoj gipobaricheskoj gipoksiej [Stimulation of cognitive abilities in aged macaques by moderate hypobaric hypoxia]. *Uspekhi gerontologii — Advances in Gerontology*, vol. 31, no. 6, pp. 966–972. (In Russian)
- Belyakov, A. V., Semenov, D. G., Samoilov, M. O. (2018) Opyt issledovaniya i korrektsii kognitivnykh funktsij makak [The experience of investigation and correction of cognitive functions of macaca mulatta]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 68, no. 2, pp. 163–175. <https://doi.org/10.7868/S004446771802003X> (In Russian)
- Bickler, P. E., Hansen, B. M. (1994) Causes of calcium accumulation in rat cortical brain slices during hypoxia and ischemia: Role of ion channels and membrane damage. *Brain Research*, vol. 665, no. 2, pp. 269–276. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(94\)91347-1](https://doi.org/10.1016/0006-8993(94)91347-1) (In English)
- Dvorkin, V. Ia., Chetverikov, D. A. (1970) Fosfoinozitydy v nervnoj sisteme [Phosphoinositides in the nervous system]. *Uspekhi sovremennoj biologii*, vol. 70, no. 3, pp. 397–412. (In Russian)
- Dvorkin, V. Ya., Chetverikov, D. A., Shmelev, A. A. (1969) Obmen fosfoinozitivov v golovnom mozge krysa pri ostrom kislородnom golodanii organizma [Phosphoinositide metabolism in the rat brain during acute oxygen starvation]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 185, no. 1, pp. 218–220. (In Russian)
- Evdokimov, S. A., Samoilov, M. O., Semenov, D. G. (1976) Mikroelektroodnoe otvedenie reaktsij vizual'no nablyudaemykh nejronov kory mozga koshki [Microelectrode recording of the reactions of visually observed neurons of the cat cerebral cortex]. *Nejrofiziologiya*, vol. 8, no. 12, pp. 122–125. (In Russian)
- Kirino, T., Tsujita, Y., Tamura, A. (1991) Induced tolerance to ischemia in gerbil hippocampal neurons. *Journal of Cerebral Blood Flow & Metabolism*, vol. 11, no. 2, pp. 299–307. <https://doi.org/10.1038/jcbfm.1991.62> (In English)
- Kislin, M. S., Stroev, S. A., Gluschenko, T. S. et al. (2013) Gipoksicheskoe preconditionirovanie modifitsiruet aktivnost' pro- i antioksidantnykh sistem gippokampa krysa [Hypoxic preconditioning modifies the activity of pro- and antioxidant systems in rat hippocampus]. *Biomeditsinskaya khimiya*, vol. 59, no. 6, pp. 673–681. <https://doi.org/10.18097/PBMC20135906673> (In Russian)
- Lazarewicz, J. W., Samoilov, M. O., Semenov, D. G. (1987) Changes of intracellular calcium homeostasis in brain cortical structures during anoxia *in vivo* and *in vitro*. *Resuscitation*, vol. 15, no. 4, pp. 245–255. [https://doi.org/10.1016/0300-9572\(87\)90003-7](https://doi.org/10.1016/0300-9572(87)90003-7) (In English)
- Murry, C. E., Jennings, R. B., Reimer, K. A. (1986) Preconditioning with ischemia: A delay of lethal cell injury in ischemic myocardium. *Circulation*, vol. 74, no. 5, pp. 1124–1136. <https://doi.org/10.1161/01.cir.74.5.1124> (In English)

- Nikitin, V. P., Kozyrev, S. A., Samoilov, M. O. (1992) Obuslovlivanie i sensitizatsiya u vinogradnoj ulitki: neirofiziologicheskie i metabolicheskie osobennosti [Conditioning and sensitization in the snail: Neurophysiological and metabolic characteristics]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 42, no. 6, pp. 1260–1270. (In Russian)
- Nikitin, V. P., Samoilov, M. O. (1989) Uchastie kal'tsijsvyazyvayushchikh membrannykh komponentov v neirofiziologicheskikh mekhanizмах privykaniya u vinogradnoj ulitki [Involvement of calcium-binding membrane components in neurophysiological mechanics of habituation in *Helix pomatia*]. *Nejrofiziologiya*, vol. 21, no. 5, pp. 605–612. (In Russian)
- Pavlinova, L. I., Tiul'kova, E. I., Gasteva, S. V. (1986) Soderzhanie i obmen polifosfoinozitolov mozga krysa pri ishemii i v period retsirkulyatsii [Polyphosphatidylinositol level and metabolism in the brain in ischemia and in the recirculation period]. *Patologicheskaya fiziologiya i eksperimental'naya terapiya*, vol. 30, no. 5, pp. 34–37. (In Russian)
- Rybnikova, E. A., Baranova, K. A., Gluschenko, T. S. et al. (2015) Role of HIF-1 in neuronal mechanisms of adaptation to psychoemotional and hypoxic stress. *International Journal of Physiology and Pathophysiology*, vol. 6, no. 1, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1615/IntJPhysPathophys.v6.i1.10> (In English)
- Rybnikova, E. A., Baranova, K. A., Zenko, M. Y. (2025) Effect of intermittent hypoxia on the expression of glucocorticoid receptors and hypoxia-inducible factor in rat brain. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, vol. 179, no. 1, pp. 94–98. <https://doi.org/10.1007/s10517-025-06436-5> (In English)
- Rybnikova, E. A., Khozhai, L. I., Tiul'kova, E. I. et al. (2004) Vliyanie gipobaricheskoy gipoksii na ekspressiyu belkov rannikh genov i strukturnye izmeneniya neyronov mozga: korrektruyushchij effekt prekontsionirovaniya [Early genes expression, structural neuron changes in hypobaric hypoxia and correcting effect of preconditioning]. *Morfologiya — Morphology*, vol. 125, no. 2, pp. 10–15. (In Russian)
- Rybnikova, E. A., Mironova, V. I., Pivina, S. G. et al. (2006) Gipoksicheskoe prekontsionirovanie predotvrashchaet razvitiye poststressornykh depressivnykh sostoyanij u krysa [Hypoxic preconditioning prevents development of post-stress depressions in rats]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 411, no. 1, pp. 122–125. (In Russian)
- Rybnikova, E. A., Mironova, V. I., Pivina, S. G. et al. (2008) Gormonal'nye mekhanizmy neiroprotektivnykh effektov gipoksicheskogo prekontsionirovaniya u krysa [Hormonal mechanisms of neuroprotective effects of the mild hypoxic preconditioning in rats]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 421, no. 5, pp. 713–715. (In Russian)
- Rybnikova, E. A., Samoilov, M. O. (2015) Current insights into the molecular mechanisms of hypoxic pre- and postconditioning using hypobaric hypoxia. Review. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 9, article 388. <http://dx.doi.org/10.3389/fnins.2015.00388> (In English)
- Rybnikova, E. A., Samoilov, M. O., Mironova, V. I. et al. (2007) Vozmozhnosti ispol'zovaniya gipoksicheskogo prekontsionirovaniya dlya profilaktiki poststressovykh depressivnykh epizodov [The feasible applications of hypoxic preconditioning for prevention of post-stress depressive episodes]. *Zhurnal nevrologii i psikiatrii im. S. S. Korsakova — S. S. Korsakov Journal of Neurology and Psychiatry*, vol. 107, no. 7, pp. 43–48. (In Russian)
- Rybnikova, E., Sitnik, N., Gluschenko, T. et al. (2006) The preconditioning modified neuronal expression of apoptosis-related proteins of Bcl-2 superfamily following severe hypobaric hypoxia in rats. *Brain Research*, vol. 1089, no. 1, pp. 195–202. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.03.053> (In English)
- Rybnikova, E., Tulkova, E., Peltto-Huikko, M., Samoilov, M. (2002) Mild preconditioning hypoxia modifies nerve growth factor-induced gene A messenger RNA expression in the rat brain induced by severe hypoxia. *Neuroscience Letters*, vol. 329, no. 1, pp. 49–52. [https://doi.org/10.1016/s0304-3940\(02\)00577-3](https://doi.org/10.1016/s0304-3940(02)00577-3) (In English)
- Rybnikova, E., Vataeva, L., Tyulkova, E. et al. (2005) Mild hypoxia preconditioning prevents impairment of passive avoidance learning and suppression of brain NGFI-A expression induced by severe hypoxia. *Behavioural Brain Research*, vol. 160, no. 1, pp. 107–114. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.11.023> (In English)
- Samoilov, M. O. (1985) *Reaktsii neyronov mozga na gipoksiyu [Reactions of brain neurons to hypoxia]*. Leningrad: Nauka Publ., 190 p. (In Russian)
- Samoilov, M. O. (1999) *Mozg i adaptatsiya: molekulyarno-kletochnye mekhanizmy [Brain and adaptation. Molecular-cellular mechanisms]*. Saint Petersburg: Pavlov Institute of Physiology RAS Publ., 271 p. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Churilova, A. V., Glushchenko, T. S., Rybnikova, E. A. (2016) Osobennosti vliyaniya razlichnykh rezhimov gipobaricheskoy gipoksii na soderzhanie epigeneticheskikh faktorov v neyronakh neokorteksa krysa [Effects of different modes of hypobaric hypoxia on the content of epigenetic factors in the rat in neurons of rat neocortex]. *Byulleten' eksperimental'noj biologii i meditsiny*, vol. 162, no. 12, pp. 686–690. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Churilova, A. V., Glushchenko, T. S., Rybnikova, E. A. (2017) Vliyanie razlichnykh rezhimov gipobaricheskoy gipoksii na metilirovanie gistona N3 v neyronakh neokorteksa i gippokampa krysa [The influence of different types of hypobaric hypoxia on histone H3 methylation in rat neocortical and hippocampal neurons]. *Nejrokhimiya*, vol. 34, no. 3, pp. 218–226. <https://doi.org/10.7868/S102781331702011X> (In Russian)
- Samoilov, M., Churilova, A., Gluschenko, T. et al. (2016) Acetylation of histones in neocortex and hippocampus of rats exposed to different modes of hypobaric hypoxia: Implications for brain hypoxic injury and tolerance. *Acta Histochemica*, vol. 118, no. 2, pp. 80–89. <https://doi.org/10.1016/j.acthis.2015.11.008> (In English)
- Samoilov, M. O., Lazarevich, E. V., Semenov, D. G. et al. (2001a) Adaptivnyye efekty gipoksicheskogo prekontsionirovaniya neyronov mozga [Adaptive effects of hypoxic preconditioning in brain neurons]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 87, no. 6, pp. 714–729. (In Russian)

- Samoilov, M. O., Maiorov, V. N., Bodrova, L. V., Semenov, D. G. (1982) Primenenie kontaktnoj mikroskopii v prizhiznennykh issledovaniyakh mozga [Use of contact microscopy in intravital studies of the neurons]. *Tsitologiya*, vol. 24, no. 1, pp. 119–123. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Mokrushin, A. A. (1997) Peptidnaya modulyatsiya sinapticheskoy plastichnosti, indutsiruemaya anoksiej [Peptide modulation of synaptic plasticity induced by anoxia]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 357, no. 4, pp. 565–567. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Mokrushin, A. A. (1999) Rol' ob'emnoj peredachi adaptogennykh signalov v formirovanii prisposobitel'nykh reaktsij mozga [The role of volume transmission of the adaptogenic signals in the formation of adaptive brain responses]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 85, no. 1, pp. 4–20. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Rybnikova, E. A. (2012) Molekulyarno-kletochnye i gormonal'nye mekhanizmy indutsirovannoj tolerantnosti mozga k ekstremal'nym faktoram sredy [Molecular-cellular and hormonal mechanisms of induced brain tolerance of extreme factors]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 98, no. 1, pp. 108–126. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Rybnikova, E. A., Churilova, A. V. (2012) Signal'nye molekulyarnye i gormonal'nye mekhanizmy formirovaniya protektivnykh effektov gipoksicheskogo prekonditsionirovaniya [Signal molecular and hormonal mechanisms of formation of the hypoxic preconditioning protective effects]. *Patologicheskaya fiziologiya i eksperimental'naya terapiya — Pathological Physiology and Experimental Therapy*, vol. 56, no. 3, pp. 3–10. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Rybnikova, E. A., Sitnik, N. A. et al. (2007) Preconditioning modifies the activities of mitogen-activated protein kinases and c-Jun transcription factor in rat hippocampus after severe hypobaric hypoxia. *Neurochemical Journal*, vol. 1, no. 3, pp. 219–226. <https://doi.org/10.1134/S1819712407030087> (In English)
- Samoilov, M. O., Rybnikova, E. A., Tulkova, E. I. et al. (2001b) Vliyanie gipobaricheskoy gipoksii na povedencheskie reaktsii i ekspressiyu rannikh genov v mozge krysa: korrektruyushchij effekt prekonditsioniruyushchego vozdeystviya [Hypobaric hypoxia affects rat behavior and immediate early gene expression in the brain: The corrective effect of preconditioning]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 381, no. 1, pp. 136–138. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Semenov, D. G. (1978) Prizhiznennoe morfologicheskoe issledovanie kory bol'shikh polusharij mozga [Lifetime morphological study of the cerebral cortex]. In: V. N. Majorov, V. G. Lukashin, L. A. Podol'skaya et al. *Prizhiznennaya mikroskopiya nejrona [Neuron lifetime microscopy]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 58–72. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Semenov, D. G., Tyul'kova, E. I., Bolekhan, E. A. (1992) Vovlechenie vnutrikletochnykh regulatorynykh sistem v mekhanizmy vosstanovleniya aktivnosti nejronov kory golovnogogo mozga posle anoksii [The involvement of intracellular regulatory systems in the mechanisms of the recovery of the neuronal activity of the cerebral cortex in anoxia]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 78, no. 6, pp. 11–17. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Semenov, D. G., Tiul'kova, E. I., Bolekhan, E. A. (1994a) Vliyanie kratkosrochnoj anoksii na mekhanizmy vnutrikletochnoj signal'noj transdukcii v kore golovnogogo mozga [The effect of short-term anoxia on the mechanisms of intracellular signal transduction in the cat cerebral cortex]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 80, no. 11, pp. 37–43. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Semenov, D. G., Tiul'kova, E. I., Bolekhan, E. A. (1994b) Molekulyarno-kletochnye mekhanizmy protektiruyushchego effekta kratkosrochnoj anoksii [The molecular cellular mechanisms of the protective effect of short-term anoxia]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 80, no. 12, pp. 71–75. (In Russian)
- Samoilov, M. O., Semenov, D. G., Tyulkova, E. I., Lazarevich, J. W. (1992) Early postanoxic changes of polyphosphoinositides and bound Ca^{2+} content in relation to neuronal activity in brain cortex. *Resuscitation*, vol. 23, no. 1, pp. 33–43. [https://doi.org/10.1016/0300-9572\(92\)90160-e](https://doi.org/10.1016/0300-9572(92)90160-e) (In English)
- Samoilov, M. O., Sitnik, N. A., Rybnikova, E. A. et al. (2005) Osobennosti ekspressii pro- i antiapopticheskikh belkov Bax i Bcl-2 v nejronakh mozga krysa v otvet na tyazheluyu gipobaricheskuyu gipoksiyu: korrektruyushchij effekt gipoksicheskogo prekonditsionirovaniya [The expression pattern of pro- and antiapoptotic proteins Bax and Bcl-2 in rat brain neurons in response to severe hypobaric hypoxia: The correcting effect of hypoxic preconditioning]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 402, no. 4, pp. 563–565. (In Russian)
- Semenov, D. G. (1978) Membrannyj potentsial perezhyvayushchego nejrona kory golovnogogo mozga [Membrane potential of the surviving neurons in the cerebral cortex]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 64, no. 3, pp. 410–413. (In Russian)
- Semenov, D. G., Samoilov, M. O., Lazarewicz, J. W. (2002) Calcium transients in the model of rapidly induced anoxic tolerance in rat cortical slices: Involvement of NMDA receptors. *Neurosignals*, vol. 11, no. 6, pp. 329–335. <https://doi.org/10.1159/000068255> (In English)
- Semenov, D. G., Samoilov, M. O., Lazarewicz, J. W. (2009) Preconditioning reduces hypoxia-evoked alterations in glutamatergic Ca^{2+} signaling in rat cortex. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, vol. 68, no. 2, pp. 169–179. <https://doi.org/10.55782/ane-2008-1686> (In English)

- Semenov, D. G., Samoilov, M. O., Zielonka, P., Lazarewicz, J. W. (2000a) Responses to reversible anoxia of intracellular free and bound Ca^{2+} in rat cortical slices. *Resuscitation*, vol. 44, no. 3, pp. 207–214. [https://doi.org/10.1016/s0300-9572\(00\)00136-2](https://doi.org/10.1016/s0300-9572(00)00136-2) (In English)
- Semenov, D. G., Tyul'kova, E. I., Samojlov, M. O. (1995) Vnutrikletochnye mekhanizmy glutamat- i kholinergicheskoy signal'noj transdukcii, vovlekaemye v adaptivnye reaktsii kory golovnogo mozga [Intracellular mechanisms of glutaminergic and cholinergic signal transduction in the cerebral cortex]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 81, no. 8, pp. 51–56. (In Russian)
- Semenov, D. G., Tiul'kova, E. I., Samoilov, M. O., Lazarevich, E. V. (1999) Uchastie vnutrikletochnykh regulatorynykh sistem v adaptivnykh effektakh kratkosrochnoj anoksii *in vitro* [Involvement of the intracellular regulatory systems in the adaptive effect of short-term anoxia *in vitro*]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 85, no. 1, pp. 139–148. (In Russian)
- Semenov, D., Tyul'kova, E. I., Samoilov, M. O., Lazarevich, E. V. (2000b). Involvement of intracellular regulatory systems in the adaptive effects of transient anoxia *in vitro*. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 30, no. 3, pp. 357–363. <https://doi.org/10.1007/BF02471790> (In English)
- Stroev, S. A., Gluschenko, T. S., Tjul'kova, E. I. et al. (2004b) Preconditioning enhances the expression of mitochondrial antioxidant thioredoxin-2 in the forebrain of rats exposed to severe hypobaric hypoxia. *Journal of Neuroscience Research*, vol. 78, no. 4, pp. 563–569. <https://doi.org/10.1002/jnr.20282> (In English)
- Stroev, S. A., Tjul'kova, E. I., Gluschenko, T. S. et al. (2004a) The augmentation of brain thioredoxin-1 expression after severe hypobaric hypoxia by the preconditioning in rats. *Neuroscience Letters*, vol. 370, no. 2–3, pp. 224–229. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2004.08.022> (In English)
- Tyul'kova, E. I., Semenov, D. G., Samoilov, M. O. (1998) Uchastie kal'tsievoy i fosfoinozidnoj sistem vnutrikletochnoj regulyatsii v adaptatsii neyronov srezov obonyatel'noj kory k gipoksii *in vitro* [The participation of calcium and phosphoinositide systems of intracellular regulation in the adaptation of neurons of sections of the olfactory cortex to hypoxia *in vitro*]. *Byulleten' eksperimental'noj biologii i meditsiny*, vol. 125, no. 3, pp. 259–262. (In Russian)
- Tiul'kova, E. I., Vataeva, L. A., Samoilov, M. O., Otellin, V. A. (2010) Mekhanizmy formirovaniya reaktsij mozga na dejstvie gipobaricheskoy gipoksii v razlichnye sroki prenatal'nogo perioda razvitiya u kryv [The mechanisms of hypobaric hypoxia-induced alteration in brain development. Influence of gestational age at exposure]. *Zhurnal akusherstva i zhenskikh boleznej*, vol. 59, no. 4, pp. 99–110. (In Russian)
- Vataeva, L. A., Tyul'kova, E. I., Samoilov, M. O. (2004a) Vliyanie predvaritel'nogo vozdeystviya umerennoj gipoksii na narushenie vyrabotki i vosproizvedeniya uslovnoj reaktsii passivnogo izbeganiya, vzyvaemye tyazhelej gipobaricheskoy gipoksiej u kryv [The effect of preceding mild hypoxia on the alteration of the acquisition and retention of passive avoidance behavior caused by severe hypobaric hypoxia in rats]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 54, no. 6, pp. 835–841. (In Russian)
- Vataeva, L. A., Tyul'kova, E. I., Samoilov, M. O. (2004b) Vliyanie tyazhelej gipoksii na emotsional'noe povedenie kryv: korrektruyushchij effekt prekontsionirovaniya [Influence of severe hypoxia on rat emotional behavior: The modifying effect of preconditioning]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 395, no. 3, pp. 415–417. (In Russian)
- Vetrovoy, O. V., Rybnikova, E. A., Glushenko, T. S. et al. (2014) Umerennaya gipobaricheskaya gipoksiya v rezhime postkontsionirovaniya povyshayet ekspressiyu HIF-1 α i eritropoetina v SA1 pole gippokampa kryv, perezvivshikh tyazheluyu gipoksiyu [Mild hypobaric hypoxic postconditioning increases the expression of HIF-1 α and erythropoietin in the CA1 field of the hippocampus of rats that survive after severe hypoxia]. *Nejrokhimiya*, vol. 31, no. 2, pp. 134–139. <https://doi.org/10.7868/S1027813314020137> (In Russian)
- Vetrovoy, O. V., Rybnikova, E. A., Samoilov, M. O. (2017) Tserebral'nye mekhanizmy gipoksicheskogo/ishemicheskogo postkontsionirovaniya [Cerebral mechanisms of hypoxic/ischemic postconditioning]. *Biokhimiya*, vol. 82, no. 3, pp. 542–551. (In Russian)
- Vetrovoy, O., Sarieva, K., Galkina, O. et al. (2019) Neuroprotective mechanism of hypoxic post-conditioning involves HIF1-associated regulation of the pentose phosphate pathway activity in rat brain. *Neurochemical Research*, vol. 44, no. 6, pp. 1425–1436. <https://doi.org/10.1007/s11064-018-2681-x> (In English)
- Vetrovoy, O., Sarieva, K., Lomert, E. et al (2020) Pharmacological HIF1 inhibition eliminates downregulation of the pentose phosphate pathway and prevents neuronal apoptosis in rat hippocampus caused by severe hypoxia. *Journal of Molecular Neuroscience*, vol. 70, no. 5, pp. 635–646. <https://doi.org/10.1007/s12031-019-01469-8> (In English)
- Vetrovoy, O., Stratilov, V., Nimiritsky, P. et al. (2021a) Prenatal hypoxia induces premature aging accompanied by impaired function of the glutamatergic system in rat hippocampus. *Neurochemical Research*, vol. 46, no. 3, pp. 550–563. <https://doi.org/10.1007/s11064-020-03191-z> (In English)
- Vetrovoy, O., Tulkova, E., Sarieva, K. et al. (2017) Neuroprotective effect of hypobaric hypoxic postconditioning is accompanied by DNA protection and lipid peroxidation changes in rat hippocampus. *Neuroscience Letters*, vol. 639, pp. 49–52. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2016.12.054> (In English)
- Vetrovoy, O., Tyul'kova, E., Stratilov, V. et al. (2021b) Long-term effects of prenatal severe hypoxia on central and peripheral components of the glucocorticoid system in rats. *Developmental Neuroscience*, vol. 42, no. 2-4, pp. 145–158. <https://doi.org/10.1159/000512223> (In English)



Научный путь профессора В. А. Багаева и его вклад в развитие представлений о церебральных механизмах регуляции висцеральных функций

О. А. Любашина ^{✉1}

¹Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторе

Ольга Анатольевна Любашина, SPIN-код: [5257-4057](https://orcid.org/5257-4057), Scopus AuthorID: [6505777191](https://orcid.org/6505777191), ResearcherID: [A-6241-2017](https://orcid.org/A-6241-2017), ORCID: [0000-0002-6296-4628](https://orcid.org/0000-0002-6296-4628), e-mail: lyubashinaoa@infran.ru

Для цитирования: Любашина, О. А. (2025) Научный путь профессора В. А. Багаева и его вклад в развитие представлений о церебральных механизмах регуляции висцеральных функций. *Интегративная физиология*, т. 6, № 4, с. 404–423. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-404-423> EDN RVLGUN

Получена 9 июля 2025; прошла рецензирование 7 августа 2025; принята 4 сентября 2025.

Финансирование: Исследование поддержано средствами федерального бюджета в рамках государственного задания ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН (№ 1021062411784-3-3.1.8).

Права: © О. А. Любашина (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. Виталий Аркадьевич Багаев (13 сентября 1947 г. — 8 февраля 2006 г.) — доктор биологических наук, профессор, известный специалист в области физиологии висцеральных систем. Вся его научная биография была связана с Институтом физиологии им. И. П. Павлова РАН (ранее — АН СССР), в котором он с 1987 года до последних дней жизни руководил лабораторией кортико-висцеральной физиологии. Основным направлением научной деятельности В. А. Багаева было изучение механизмов центральной регуляции висцеральных функций. Им разработана концепция «желудочного центра» продолговатого мозга и определены закономерности функционирования его нейронов в условиях реализации висцеро-висцеральных рефлексов верхних отделов желудочно-кишечного тракта. В результате исследований, выполненных под руководством В. А. Багаева, сформулировано представление о «висцеральном поле» инсулярной лимбической коры и предложена схема его структурно-функциональной организации. Установлен общий механизм реализации влияний кортикальных и субкортикальных образований лимбической системы мозга на рефлекторную деятельность внутренних органов, который опосредован нисходящими проекциями этих структур на специализированные бульбарные вегетативные центры и осуществляется посредством модуляции процессов обработки и проведения в них интероцептивных сигналов. Научное наследие профессора В. А. Багаева признано российским и международным научными сообществами как внесшее существенный вклад в развитие представлений о церебральных механизмах регуляции висцеральных функций и понимание причин возникновения нарушений в работе внутренних органов при неврологических патологиях.

Ключевые слова: Виталий Аркадьевич Багаев, висцеро-висцеральные рефлексy, бульбарный «желудочный центр», «висцеральное поле» инсулярной коры, кортикальная модуляция висцеральных функций

The scientific path of Prof. Vitaly Bagaev and his contribution to the understanding cerebral mechanisms of visceral regulation

O. A. Lyubashina ✉¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Author

Olga A. Lyubashina, SPIN: 5257-4057, Scopus AuthorID: [6505777191](https://orcid.org/0000-0002-6296-4628), ResearcherID: [A-6241-2017](https://orcid.org/A-6241-2017), ORCID: [0000-0002-6296-4628](https://orcid.org/0000-0002-6296-4628), e-mail: lyubashinaoa@infran.ru

For citation: Lyubashina, O. A. (2025) The scientific path of Prof. Vitaly Bagaev and his contribution to the understanding cerebral mechanisms of visceral regulation. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 4, pp. 404–423. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-404-423> EDN RVLGUN

Received 9 July 2025; reviewed 7 August 2025; accepted 4 September 2025.

Funding: The study was supported by the State funding allocated to the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences (№ 1021062411784-3-3.1.8).

Copyright: © O. A. Lyubashina (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under [CC BY License 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Abstract. Vitaly A. Bagaev (September 13, 1947 — February 8, 2006) was a Doctor of Biological Sciences, Professor, and a renowned expert in physiology of visceral systems. His entire scientific career was associated with the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences (formerly the USSR Academy of Sciences), where from 1987 until the end of his life he headed the Laboratory of Cortico-Visceral Physiology. The principal focus of Prof. Bagaev's research was the central regulation of visceral functions. He developed the concept of the 'gastric center' of the medulla oblongata and elucidated the patterns of its neuronal activity during the execution of viscerovisceral reflexes of the upper gastrointestinal tract. Through investigations conducted under his supervision, the concept of the 'visceral field' of the insular limbic cortex was formulated and a scheme of its structural and functional organization was proposed. In addition, a general mechanism was established whereby cortical and subcortical limbic structures influence the reflex activity of internal organs. This mechanism is mediated by descending projections of these structures to specialized bulbar autonomic centers and is realized through modulation of the processing and transmission of interoceptive signals within those centers. The scientific legacy of Professor V. A. Bagaev is recognized by both Russian and international scientific communities as having made a significant contribution to the understanding of cerebral mechanisms of visceral regulation and to the explanation of visceral disorders arising in neurological pathologies.

Keywords: Vitaly A. Bagaev, viscerovisceral reflexes, bulbar 'gastric center', 'visceral field' of the insular cortex, cortical modulation of visceral functions

Первые исследования

Виталий Аркадьевич Багаев (рис. 1) родился 13 сентября 1947 года в городе Киеве в семье кадрового военного. В 1954 году он начал учёбу в одной из средних школ города Смоленска, однако в связи с частыми переездами семьи на новые места службы отца был вынужден сменить четыре школы и закончил своё общее образование в средней школе города Приозёрска Карагандинской области Казахской ССР. В 1965 году, сразу после окончания школы, он поступил на первый курс вечернего отделения биологического факультета Харьковского государственного университета. Уже во время учёбы в университете В. А. Багаев получил опыт работы в должности лаборанта в Харьковском научно-исследовательском институте эндокринологии и химии гормонов.

В 1967 году в связи с переездом семьи в город Воронеж он перевёлся на третий курс дневного отделения биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета, где проходил специализацию на кафедре физиологии человека и животных. На этой кафедре В. А. Багаев выполнил своё первое самостоятельное экспериментальное исследование электрической активности нервов вегетативной нервной системы, иннервирующих желудочно-кишечный тракт, при разных функциональных состояниях организма. Результаты исследования были опубликованы в сборнике студенческих работ университета (Багаев, Стадниченко 1970). Свои научные данные он также представлял в докладах на заседаниях студенческого научного кружка, на университетских и городских студенческих научных конференциях. За активное участие в научно-



Рис. 1. Виталий Аркадьевич Багаев (фото из архива лаборатории кортико-висцеральной физиологии Института физиологии им. И. П. Павлова РАН)

Fig. 1. Vitaly A. Bagaev (photo from the archive of the Laboratory of Cortico-Visceral Physiology of the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences)

исследовательской работе кафедры В. А. Багаев был награждён почётной грамотой и ценным подарком. При этом успешные учёбу и экспериментальную работу он совмещал с общественной деятельностью на факультете и кафедре, являясь профоргом группы.

Уже в студенческий период состоялось знакомство молодого учёного с Институтом физиологии им. И. П. Павлова Российской академии наук (в то время — АН СССР), с которым в последующем будет связана вся его жизнь. В этом институте в лаборатории общей физиологии рецепции В. А. Багаев выполнял дипломную работу на тему «К фармакологической характеристике синаптической передачи в каудальном брыжеечном симпатическом ганглии кошки», руководителями которой были старший научный сотрудник лаборатории, д-р биол. наук, в будущем академик, Александр Данилович Ноздрачев и доцент кафедры физиологии человека и животных биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета П. М. Погорелова. Как было отмечено в характеристике на выпускника Воронежского госуниверситета, подписанной деканом биолого-почвенного факультета профессором А. А. Землянухиным, в своей дипломной работе В. А. Багаев «проявил прекрасное знание теории вопроса и хорошие практические навыки в проведении научных исследований».

Годы в аспирантуре

По окончании университета в 1970 году В. А. Багаев некоторое время работал учителем биологии в Ленинской средней школе (село Ленино, Липецкая область). Однако уже к концу года он успешно сдал вступительные экзамены и был зачислен в очную аспирантуру Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР (Ленинград) по специальности «физиология человека и животных». Диссертационное исследование, которое являлось дальнейшим развитием его студенческих работ по изучению электрической активности вегетативных нервов, иннервирующих желудок, в разных физиологических условиях, аспирант выполнял в лаборатории кортико-висцеральной физиологии и патологии этого института под руководством заведующего лабораторией д-ра мед. наук, профессора Ивана Терентьевича Курцина, а также заведующего лабораторией физиологии вегетативной нервной системы д-ра биол. наук Александра Даниловича Ноздрачева, который ранее руководил дипломной работой В. А. Багаева. Во время учёбы в аспирантуре В. А. Багаев работал в комсомольской организации института, выступал с докладами на межлабораторном философском семинаре, был культуроргом и спорторгом в лаборатории. За активную общественную работу в 1974 году был награждён почётной грамотой.

Исследования лаборатории кортико-висцеральной физиологии и патологии в те годы проводились с помощью методов, разработанных И. П. Павловым, на классическом для павловской школы объекте — собаках. Для выполнения своих экспериментов В. А. Багаеву пришлось осваивать достаточно сложную оперативную технику для вживления регистрирующих электродов в желудочные нервы блуждающего нерва, солнечного сплетения и в большой чревной нерв, а также технику формирования изолированного по методу И. П. Павлова желудка. Помимо этого, он успешно овладел инновационным для того времени методом регистрации электрической активности нервов желудка, предложенным А. Д. Ноздрачевым (Ноздрачев 1966а; 1966b), с одновременным изучением желудочной секреции в условиях хронического опыта на бодрствующих собаках.

Впоследствии В. А. Багаев вспоминал этот период как достаточно трудный, полный как окрыляющих успехов, так и подавляющих волю неудач. Тем не менее, благодаря упорству и целеустремлённости в своём аспирантском исследовании, он получил одни из первых доказательств

способности желудочных афферентов блуждающего нерва, большого чревного нерва и солнечного сплетения отражать в своей электрической активности интрагастральные изменения кислотности, сопровождающие процесс секреции желудочного сока во время еды (Багаев и др. 1975а; 1975б). Выявленная связь между секрецией в желудке и активностью его афферентов открыла новый аспект в регуляции его деятельности, который существенно корректировал используемые в то время терапевтические и хирургические методы лечения желудка и подходы в диетологии. При этом была показана специфика изменений афферентного импульсного потока в разных нервах во время секреторного процесса, определяемая иннервируемыми ими участками слизистой оболочки желудка, и установлена ведущая роль в контроле желудочного сокоотделения афферентных волокон блуждающего нерва (Багаев и др. 1975б; 1976). Исследования В. А. Багаева (в соавторстве с И. Т. Курциным) в 1975 году были отмечены второй премией на институтском конкурсе

научных работ. Полученные в них данные легли в основу диссертации В. А. Багаева на соискание учёной степени кандидата биологических наук на тему «Афферентная активность в вагусных и симпатических нервных стволах желудка в связи с развитием секреторного процесса» (Багаев 1976), которую он успешно защитил в декабре 1976 года в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР.

Научная работа в лаборатории кортико-висцеральной физиологии и патологии

После окончания аспирантуры В. А. Багаев продолжил научную работу в должности младшего научного сотрудника в уже ставшей для него родной лаборатории кортико-висцеральной физиологии и патологии, возглавляемой профессором И. Т. Курциным (рис. 2). Его последующая экспериментальная работа была направлена на изучение связи между секреторной функцией желудка и электрической активностью желудочных нервов при эмоциональном стрессе



Рис. 2. Сотрудники лаборатории кортико-висцеральной физиологии и патологии Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР. В первом ряду в центре — заведующий лабораторией профессор И. Т. Курцин. Во втором ряду первый справа — В. А. Багаев (фото из архива Института физиологии им. И. П. Павлова РАН)

Fig. 2. Staff of the Laboratory of Cortico-Visceral Physiology and Pathology of the Pavlov Institute of Physiology of the USSR Academy of Sciences. First row, center: Head of the Laboratory, Prof. I. T. Kurtsin. Second row, first from right: V. A. Bagaev (photo from the archive of the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences)

(столкновении пищевого и оборонительного рефлексов — сшибке по И. П. Павлову) и развивающемся после него экспериментальном неврозе. Было установлено, что эмоциональный стресс не только изменяет характер желудочной секреции, но и приводит к дезинтеграции секреторной активности желудка и афферентной импульсации в желудочных ветвях блуждающего нерва и в большом чревном нерве. Такая дезинтеграция свидетельствовала о постстрессорном нарушении способности рецепторного аппарата желудка адекватно реагировать на развивающийся в нем секреторный процесс, которое может приводить к искажённой афферентной сигнализации от органа к структурам головного мозга, способствуя развитию стресс-вызванной психосоматической патологии. Результаты этого исследования В. А. Багаева вошли в коллективную монографию сотрудников лаборатории (Беллер и др. 1980), которую после смерти И. Т. Курцина в 1976 году возглавил д-р мед. наук Николай Николаевич Беллер. В ходе выполнения экспериментальных исследований В. А. Багаев также усовершенствовал конструкцию электродов, метод их вживления и технику для регистрации электрической активности вегетативных нервов в хроническом эксперименте, разработав новую модификацию этой методики (Багаев, Ноздрачев 1980; Nozdrachev, Vagaev 1983).

В этот период В. А. Багаев также активно участвовал в изучении характера желудочной секреции в разные сроки после перерезок поддиафрагмальных ветвей блуждающего нерва на разных уровнях, которое было направлено на физиологическое обоснование ваготомий разного типа, применяемых в клинике при хирургическом лечении язвенных болезней желудка и двенадцатиперстной кишки. В хронических опытах на собаках с изолированными, по Павлову и Гейденгайну, желудочками и fistулами желудка, по Басову, было установлено, что при проксимальной селективной ваготомии, в условиях которой денервированы кислотопродуцирующие отделы желудка, но сохранены антральные желудочные ветви блуждающего нерва, снижение кислотности и количества сока в желудке более выражено, чем при селективной ваготомии, при которой пересекаются все желудочные ветви вагуса (Матросова и др. 1981). Помимо значения этих данных для клиники, они служили подтверждением ведущей роли антральных ветвей блуждающего нерва в механизмах, подавляющих секрецию кислого желудочного сока. Кроме того, в ходе длительных наблюдений за оперированными собаками

(от 6–8 месяцев до двух лет) были определены три фазы постваготомических изменений желудочного сокоотделения: фаза угнетения (с первых дней до двух месяцев после операции), фаза восстановления (от двух до пяти месяцев) и фаза относительной стабилизации, проявляющаяся спустя пять и более месяцев после ваготомии (Матросова, Багаев 1982). Полученные данные объясняли возникновение рецидивов язвенной болезни в отсроченные периоды после ваготомии и способствовали пониманию механизмов развития постоперационных расстройств функций желудочно-кишечного тракта.

Административная работа и руководство лабораторией

В последующие за этим годы у В. А. Багаева не было возможности полностью посвящать себя экспериментальной работе. В 1983 году он был назначен на должность учёного секретаря Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР. В этой должности он провёл большую работу по совершенствованию планирования научных исследований в институте и организации выполнения программ государственного задания. Помимо этого, он способствовал организации конференций и совещаний, в том числе городского уровня, был председателем правления первичной организации общества «Знание» в институте, выступал с лекциями о достижениях физиологии и организовывал экскурсионную работу, участвовал в работе методологического семинара учёного совета института. За успешное выполнение планов научно-исследовательских работ института и за научно-организационную деятельность В. А. Багаев был неоднократно премирован по ходатайству Ленинградского научного центра АН СССР.

Способность самостоятельно решать сложные научно-организационные вопросы, продемонстрированная В. А. Багаевым в должности учёного секретаря, послужила одним из оснований для назначения его на должность заместителя директора Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР по научной работе, которую он занимал с января 1986 года по февраль 1990 года. Постановлением Бюро Отделения физиологии АН СССР за плодотворную работу в этой должности в январе 1990 года ему была объявлена благодарность. Между тем этот период, совпавший с серьёзными кадровыми перестановками в институте, болезненно отражавшимися на его сотрудниках, оставил негативный след в памяти В. А. Багаева как время, когда ему приходилось сообщать подчинённым

о неприятных для них решениях администрации. В эти дни он всё больше тяготился административной работой и стремился вернуться к столь любимым им научным исследованиям.

В июне 1986 года, когда В. А. Багаев только начал работать в должности заместителя директора института, на него было возложено исполнение обязанностей заведующего лабораторией кортико-висцеральной физиологии и патологии в связи с выходом на пенсию её прежнего руководителя Н. Н. Беллера. С этого времени началась новая эпоха в истории лаборатории, которая стала называться «лаборатория кортико-висцеральной физиологии» и развитие исследований в которой всё больше поглощало В. А. Багаева. В феврале 1990 года он ушёл с поста заместителя директора института на должность заведующего лабораторией, чтобы полностью посвятить себя науке.

При определении направления работы лаборатории В. А. Багаев отошёл от популярного среди основоположников теории кортико-висцеральных взаимоотношений представления о приоритете коры головного мозга в центральной регуляции висцеральных функций, которое оставляло в стороне базовые уровни висцеральной регуляции, в частности локализованные в продолговатом мозге. В своих работах и выступлениях он неоднократно цитировал высказывание академика Владимира Николаевича Черниговского, который писал: «...законно предположить, что кора больших полушарий, не выполняя функций автоматической регулирующей системы и даже системы следящей, может осуществлять влияние на отдельные саморегулирующиеся «блоки» физиологических систем» (Черниговский 1969, 907). Один из важнейших аспектов в дальнейшем развитии кортико-висцеральной физиологии В. А. Багаев видел в изучении малоисследованных на тот период механизмов влияния кортикальных импульсов на процессы регуляции деятельности внутренних органов, реализующиеся с участием таких «саморегулирующихся блоков», ключевыми из которых являются специализированные вегетативные центры продолговатого мозга.

Концепции бульбарного «желудочного центра»

Планируя исследования кортико-бульбарных влияний в связи с регуляцией функций висцеральных систем, он столкнулся с очевидным дефицитом знаний о базовых бульбарных механизмах, обеспечивающих рефлекторную деятельность желудочно-кишечного тракта, которые

были изучены гораздо хуже, чем бульбарная регуляция функций сердечно-сосудистой и дыхательной систем (Багаев 1996). В связи с этим первоначально усилия лаборатории под руководством В. А. Багаева были направлены на решение указанной проблемы и в итоге привели к обоснованию им положения о «желудочном центре» продолговатого мозга как популяции сенсорных, вставочных и моторных нейронов ядер блуждающего нерва (или вагосолитарного комплекса), принимающих участие в реализации собственных (обеспечиваемых системой блуждающего нерва или ваго-вагальных) рефлекторных реакций желудка и тонкой кишки (Багаев 1996; Багаев и др. 1997). Эта концепция легла в основу диссертации В. А. Багаева на соискание учёной степени д-ра биол. наук на тему «Структурно-функциональная организация бульбарных “желудочных” нейронов», которую он блестяще защитил в 1996 году (Багаев 1996), а также подготовленной им в соавторстве с А. Д. Ноздрачевым монографии «Ваго-вагальная рефлекторная дуга. Элементы структурно-функциональной организации» (Багаев и др. 1997).

Данная концепция базировалась на полученных в лаборатории данных о существовании в ядре одиночного тракта и дорсальном моторном ядре блуждающего нерва так называемых афферентных и эфферентных бульбарных «желудочных» нейронов (Багаев и др. 1997). Изначально в средней ростокаудальной части дорсального моторного ядра блуждающего нерва кошки нейроанатомическими и электрофизиологическими методами была идентифицирована область, которая содержит преганглионарные парасимпатические нейроны, иннервирующие разные отделы желудка и тонкой кишки, и было доказано, что у кошки изученное ядро является единственной областью локализации таких нейронов (Багаев 1996). При этом в совместных исследованиях с лабораторией морфологии ЦНС, возглавляемой Ф. Н. Макаровым, с помощью техники ретроградного аксонального транспорта пероксидазы хрена была установлена висцеротопическая организация дорсального моторного ядра (рис. 3), при которой ростокаудально ориентированные группы (колонки) нейронов, иннервирующие стенку желудка (от кардии до пилорического сфинктера) локализованы билатерально в медиальной и дорсомедиальной частях ядра, к ним дорсомедиально примыкают клетки, посылающие аксоны к верхней части двенадцатиперстной кишки, а вентролатерально расположены нейроны, иннервирующие тонкую кишку

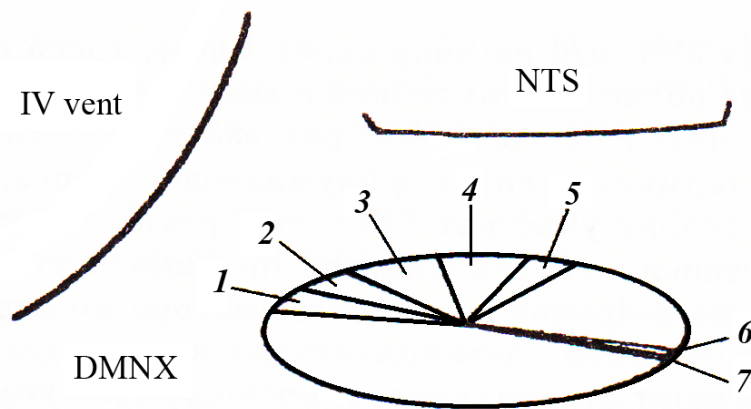


Рис. 3. Локализация в дорсальном моторном ядре блуждающего нерва нейронов, посылающих аксоны к разным частям желудочно-кишечного тракта (на схеме фронтального среза продолговатого мозга кошки). IV vent — 4-й желудочек, NTS — ядро одиночного тракта, DMNX — дорсальное моторное ядро.

Каждый сектор на схеме соответствует месту расположения нейронов, иннервирующих:

- 1 — кардиальную часть желудка, 2 — среднюю треть желудка, 3 — антральную часть желудка,
- 4 — пилорический сфинктер, 5 — верхнюю часть двенадцатиперстной кишки, 6 — область дуоденоjejунального перехода, 7 — верхнюю часть тощей кишки (Багаев и др. 1997, 112)

Fig. 3. Localization of neurons projecting to different regions of the gastrointestinal tract within the dorsal motor nucleus of the vagus nerve (schematic frontal section of the cat medulla oblongata).

IV vent — 4th ventricle, NTS — nucleus of the solitary tract, DMNX — dorsal motor nucleus.

Each sector corresponds to the neurons innervating: 1 — cardiac part of the stomach, 2 — middle third of the stomach, 3 — antral part of the stomach, 4 — pyloric sphincter, 5 — upper part of the duodenum, 6 — duodenojejunal junction, 7 — upper part of the jejunum (Bagaev et al. 1997, 112)

в области связки Трейтца и начало тощей кишки (Багаев и др. 1989; 1991; 1992; 1993; Багаев, Макаров 1997). С помощью оригинальной электрофизиологической методики была осуществлена антидромная идентификация преганглионарных нейронов дорсального моторного ядра блуждающего нерва кошки с аксонами в составе его желудочных ветвей и доказана возможность моносинаптической активации таких нейронов желудочными С-афферентами вагуса (Багаев, Копылов 1993; Копылов и др. 1991).

Было установлено, что локальная электрическая стимуляция идентифицированных преганглионарных клеток изучавшегося ядра сопровождается выраженными изменениями в частоте медленных волн и спайк-потенциалов в стенках пилоро-антральной области желудка и двенадцатиперстной кишки, которые являются электрофизиологическими коррелятами их моторной активности, но не влияет на частоту сердечных сокращений и уровень артериального давления (Багаев и др. 1990; 1997). Были получены свидетельства в пользу того, что участие двойного ядра в регуляции желудочной моторики опосредовано преганглионарными «желудочными» нейронами дорсального моторного ядра блуждающего нерва (Багаев и др. 1997; Копылов, Смирнов 1991).

Кроме того, в хронических опытах на бодрствующих собаках была продемонстрирована связь между динамикой эфферентной импульсации в желудочной ветви блуждающего нерва (в нерве Латарже) и паттерном миоэлектрической активности желудка (Багаев и др. 1997). В своей совокупности эти экспериментальные данные позволили В. А. Багаеву сформулировать представление о специализированной «желудочной области» дорсального моторного ядра блуждающего нерва, которая может рассматриваться как эфферентное звено бульбарного центра регуляции моторной активности верхней части желудочно-кишечного тракта (Багаев 1996; Багаев и др. 1997).

В свою очередь, в средней ростокаудальной части ядра одиночного тракта (область комиссурального подъядра) сотрудниками лаборатории под руководством В. А. Багаева были обнаружены две группы нейронов, реагирующих на электрораздражение центральных отрезков желудочных ветвей блуждающего нерва и механическую стимуляцию желудка фазными разрядами или тоническим снижением, либо повышением частоты импульсации (Пантелеев и др. 1989; 1990; 1991). Группы нейронов с фазными или тоническими реакциями были отнесены соответственно к входным висцеросенсорным клеткам и интернейронам, которые

могут рассматриваться в качестве компонентов афферентного звена в системе бульбарной регуляции моторной функции верхних отделов желудочно-кишечного тракта (Багаев и др. 1997; Багаев, Пантелеев 1996) (рис. 4). Таким образом, были раскрыты неизвестные ранее принципы бульбарной регуляции рефлекторной деятельности верхних отделов желудочно-кишечного тракта. Полученные знания о функционировании «желудочного центра» как одного из базовых «саморегулирующихся блоков» позволили вплотную подойти к изучению закономерностей влияния на него иерархически более сложных структур головного мозга, как кортикальных, так и субкортикальных.

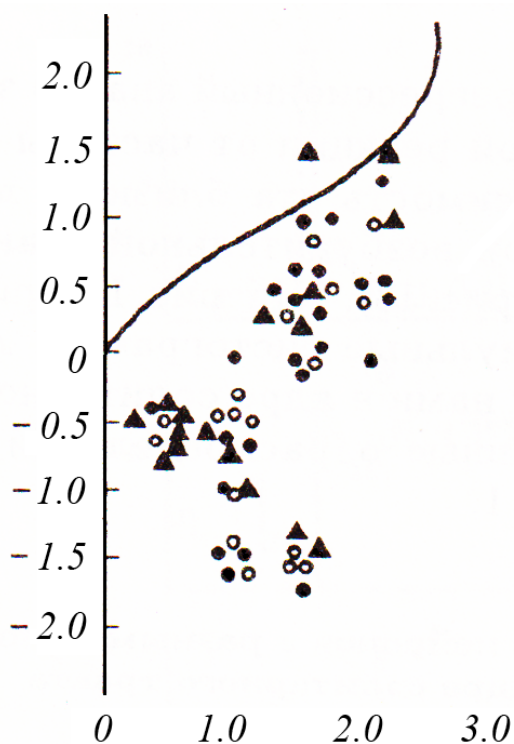


Рис. 4. Локализация в правом ядре солитарного тракта нейронов с разными типами ответов на стимуляцию блуждающего нерва. Чёрные треугольники — нейроны с фазными ответами, чёрные кружочки — нейроны с тонической возбудительной реакцией, белые — с тонической тормозной реакцией. Цифры слева и под рисунком — расстояния в мм. 0 — уровень задвижки (Багаев и др. 1997, 58)

Fig. 4. Localization of neurons exhibiting different responses to vagus nerve stimulation within the right nucleus of the solitary tract. Black triangles — neurons with phasic responses; black circles — neurons with tonic excitatory responses; white circles — neurons with tonic inhibitory responses. Numbers on the left and below indicate distances in mm. 0 corresponds to the level of the obex (Bagaev et al. 1997, 58)

Механизм кортикальной модуляции висцеральных рефлексов и «висцеральное поле» инсулярной коры

В последующие годы под руководством д-ра биол. наук В. А. Багаева было выполнено нейрофизиологическое исследование влияния передней лимбической коры у кошек и крыс на активность нейронов бульбарного «желудочного центра», позволившее установить один из механизмов кортикальной модуляции моторной деятельности желудка. Было показано, что электростимуляция инфраламбической области передней лимбической коры оказывает преимущественно тормозное действие на рефлекторную релаксацию желудка, вызываемую раздражением центрального отрезка блуждающего нерва (Пантелеев, Ноздрачев 1998; Panteleev, Grundy 2000). Посредством нейрофизиологического анализа было определено, что этот эффект является следствием подавляющего и активирующего действия инфраламбической коры на реакции нейронов «желудочных областей» ядра одиночного тракта и дорсального моторного ядра блуждающего нерва в ответ на раздражение вагусных афферентов, т. е. результатом торможения или облегчения передачи висцеросенсорных импульсов в системе нейронов бульбарного «желудочного центра» (Багаев, Пантелеев 1995; Bagaev, Panteleev 1994). При этом, как было установлено, тормозные кортикальные входы преимущественно адресованы нейронам ядра одиночного тракта, в котором они могут генерализованно подавлять возбудимость клеток или селективно снижать эффективность отдельных висцеросенсорных входов (Багаев и др. 1997; Пантелеев и др. 1997; 2004). Таким образом, были впервые получены экспериментальные доказательства в пользу способности передней лимбической коры изменять рефлекторную деятельность внутренних органов, модулируя активность висцеросенсорных нейронов специализированного бульбарного вегетативного центра (рис. 5). Так был открыт один из конкретных нейрофизиологических механизмов участия коры головного мозга в процессах регуляции висцеральных функций.

Возможность реализации такого механизма была в дальнейшем установлена также для инсулярной области коры. В V слое вентрального (дисгранулярного) поля этой кортикальной области у крыс были обнаружены компактные группы пирамидных нейронов, являющиеся источниками прямых нисходящих проекций к «желудочной области» ваго-солитарного комплекса (Александров и др. 1996а; Aleksandrov

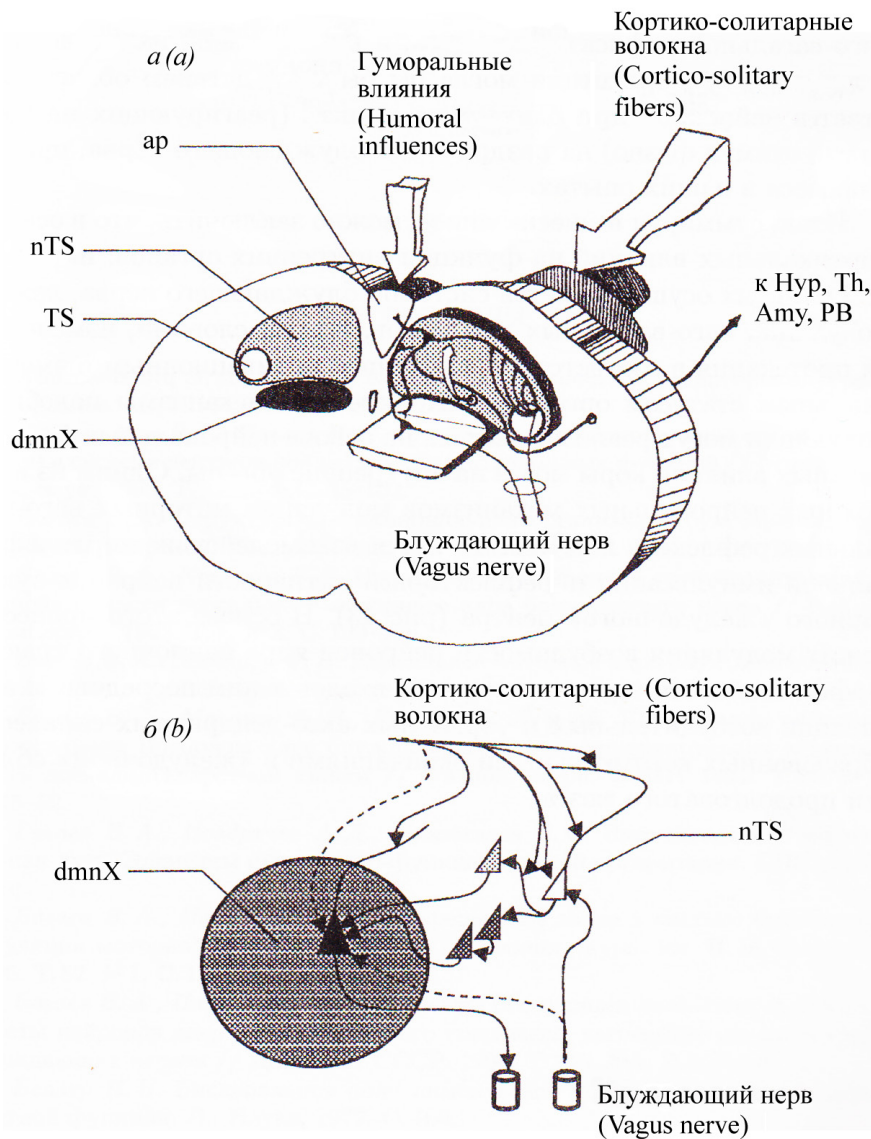


Рис. 5. Схема предполагаемого механизма кортикальной модуляции ваго-вагальных рефлексов (а) и возможная структурная организация бульбарного звена ваго-вагального моторного рефлекса желудка и кортикального входа в него (б). Светло-серые и тёмно-серые нейроны — тормозные и возбуждающие интернейроны соответственно, белые — «входные» для висцеросенсорной и кортикальной импульсации; ap — area postrema, dmnX — дорсальное моторное ядро блуждающего нерва, nTS — ядро одиночного тракта, TS — одиночный тракт; прерывистые линии — предполагаемые связи (Пантелеев и др. 2004, 179; с изменениями, указанными в скобках)

Fig. 5. Schematic representation of the proposed mechanism of cortical modulation of vago-vagal reflexes (a) and the possible structural organization of the bulbar component of the gastric vago-vagal motor reflex, including its cortical input (b). Light gray and dark gray neurons — inhibitory and excitatory interneurons, respectively; white neurons — ‘input neurons’ for viscerosensory and cortical impulses; ap — area postrema; dmnX — dorsal motor nucleus of the vagus nerve; nTS — nucleus of the solitary tract; TS — solitary tract. Dashed lines indicate putative connections (Panteleev et al. 2004, 179; with modifications as indicated in parentheses)

et al. 1996b). На анестезированных крысах было показано, что электрическая микроstimуляция этой кортикальной зоны преимущественно вызывает снижение тонуса желудочной стенки и увеличивает длительность реакции релаксации желудка, вызываемой активацией афферентного звена ваго-вагальной рефлексорной дуги

(Багаев, Александров 2000; Aleksandrov et al. 1996b). В свою очередь, в хронических экспериментах на бодрствующих собаках была продемонстрирована способность инсулярной коры пролонгировать тормозный антро-фундальный гастро-гастральный рефлекс, который реализуется с участием системы блуждающего нерва

(Александров 1992; Бусыгина и др. 2009). Результаты этих и последующих исследований свидетельствовали о несостоятельности господствовавшего в то время представления об инсулярной области коры как висцеросенсорной, поскольку продемонстрировали существование в ней эфферентных представительства не только желудочно-кишечного тракта, но также дыхательной и сердечно-сосудистой систем, зоны которых были топически организованы (Александров, Александрова 1998; Багаев, Александров 2000; Aleksandrov et al. 2000). В итоге было сформулировано представление о «висцеральном» поле инсулярной коры и предложена схема его организации (Багаев, Александров 2000; Bagaev, Aleksandrov 2006) (рис. 6). Эти новые знания внесли существенный вклад в теорию кортико-висцеральных взаимоотношений и теоретические основы психосоматической медицины, расширив имеющиеся в то время представления об источниках и путях реализации кортикальных влияний на висцеральные системы.

Амигдалофугальная модуляция моторной функции желудочно-кишечного тракта

Разработанная В. А. Багаевым концепция «желудочного центра» продолговатого мозга была положена в основу ещё одного развиваемого им направления исследований, которое было посвящено механизмам участия в центральной регуляции висцеральных функций одной из ключевых субкортикальных лимбических структур — амигдалы. Исходно были полу-

чены экспериментальные доказательства участия этой структуры в модуляции моторной деятельности верхних отделов желудочно-кишечного тракта, регулируемой системой блуждающего нерва. Так в хронических экспериментах на бодрствующих собаках были продемонстрированы эффекты электрической стимуляции центрального ядра амигдалы и инъекций в него нейропептида бомбезина на периодичность появления и длительность фаз мигрирующего миоэлектрического комплекса желудка и двенадцатиперстной кишки (Бусыгина 1992; Бусыгина и др. 1990), в формировании которых было установлено участие вагальных эфферентов (Багаев и др. 1997).

В свою очередь, в опытах на анестезированных крысах электрическая стимуляция центрального ядра амигдалы вызывала разнонаправленные изменения тонуса стенки желудка и оказывала подавляющие или усиливающие влияния на реакцию релаксации желудка, инициируемую раздражением центрального отрезка блуждающего нерва в шейном отделе (Любашина, Ноздрачев 1999; Liubashina et al. 2002). Эти данные указывали на потенциальную способность амигдалы влиять на деятельность желудочно-кишечного тракта через связи с «желудочным центром» ваго-солитарного комплекса. И действительно, в нейроанатомических исследованиях были впервые продемонстрированы прямые нисходящие проекции центрального ядра амигдалы крыс к ядрам блуждающего нерва, которые были преимущественно адресованы медиальному и мелкоклеточному подъядрам ядра одиночного тракта и дорсомедиальной

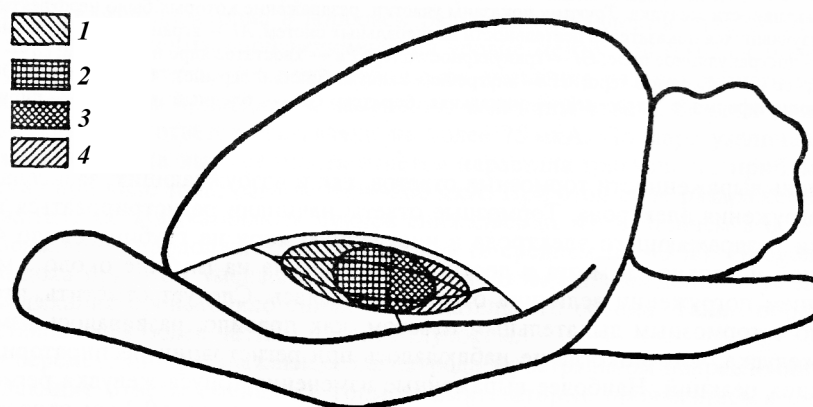


Рис. 6. Гипотетическая схема организации висцерального поля инсулярной области коры мозга крыс. 1 — область представительства желудочно-кишечного тракта, 2 и 3 — соответственно тормозная и возбуждающая зоны респираторной области, 4 — область представительства сердечно-сосудистой системы (Багаев, Александров 2000, 1518)

Fig. 6. Hypothetical organization of the visceral field of the insular cortex in the rat. 1 — gastrointestinal representation zone; 2 and 3 — inhibitory and excitatory zones, respectively, of the respiratory region; 4 — cardiovascular representation zone (Bagaev, Aleksandrov 2000, 1518)

части дорсального моторного ядра — областям локализации афферентных и эфферентных «желудочных» нейронов (Любашина 2002; Liubashina et al. 2002). В качестве основного источника этих проекций была определена дорсальная область медиальной части центрального ядра (Liubashina et al. 2000), электростимуляция которой в предыдущих исследованиях оказывала наиболее выраженное, преимущественно подавляющее действие на ваго-вагальную рефлекторную релаксацию желудка (Любашина, Ноздрачев 1999). Нейрофизиологический анализ показал, что ведущим следствием активации этой области центрального ядра амигдалы является генерализованное торможение реакций нейронов в «желудочных областях» ядра одиночного тракта и дорсального моторного ядра на раздражение центрального отрезка блуждающего нерва или селективное подавление отдельных компонентов таких ответов (Любашина 2002; Liubashina et al. 2002).

В своей совокупности экспериментальные данные, полученные в период работы лаборатории под руководством В. А. Багаева, впервые доказали, что общим механизмом участия в процессах висцеральной регуляции не только передней лимбической и инсулярной областей коры, но также центральной амигдалы и, возможно, других подкорковых образований являются непосредственные влияния этих структур на ядра ваго-солитарного комплекса, модуляция процессов обработки и проведения в них интероцептивных сигналов и, как следствие, изменение замыкающихся в их пределах ваго-вагальных висцеральных рефлексов. Помимо существенного вклада в понимание путей и механизмов реализации влияний переднего мозга на работу внутренних органов, эти данные имели практическое значение в контексте прогнозирования и анализа причин возникновения нарушений в висцеральной сфере, возникающих вследствие нейрохирургических операций, инсультов, развития эпилепсии, нейродегенеративных и психоэмоциональных заболеваний, вовлекающих изученные лимбические структуры.

Научное признание

Научные труды В. А. Багаева были высоко оценены и получили широкое признание, включая международное. Проводимые им исследования были поддержаны грантами Российского фонда фундаментальных исследований, Санкт-Петербургского научного центра Российской академии наук, Министерства образования

и науки Российской Федерации, Международного научного фонда (International Science Foundation, USA), Международного научного фонда и Правительства Российской Федерации, Немецкой службы академических обменов (DAAD). Им было подготовлено несколько докторов и кандидатов биологических наук — представителей его научной школы (Е. В. Копылов, С. С. Пантелеев, О. А. Любашина, В. Г. Александров). В 2003 году решением Высшей аттестационной комиссии В. А. Багаеву было присвоено учёное звание профессора по специальности «физиология». Он являлся заместителем председателя проблемной комиссии по физиологии вегетативной нервной системы Научного совета РАН по физиологическим наукам, был избран членом-корреспондентом Российской академии естественных наук (РАЕН), был многолетним членом Российского физиологического общества и членом Международной организации по изучению мозга (IBRO). В 2004 году профессор В. А. Багаев был избран президентом исполнительного комитета международной ассоциации CIANS (Collegium Internationale Activitatis Nervosae Superioris) и возглавлял организационный комитет конференции CIANS, который проходил в Институте физиологии им. И. П. Павлова в Санкт-Петербурге (рис. 7).

В последние годы своей жизни профессор В. А. Багаев направил исследования лаборатории кортико-висцеральной физиологии на экспериментальную разработку развивавшегося тогда представления о «центральной вегетативной нервной сети» как об интегративном компоненте головного мозга, включающем в себя кортикальные области, а также подкорковые переднемозговые и ствольные структуры, непосредственно вовлечённые в формирование висцеромоторных и нейроэндокринных компонентов жизненно важных поведенческих реакций (Benarroch 1993). В рамках этой концепции проводилось детальное изучение структурно-функциональной организации амигдалофугальных проекций на висцеральные области коры, вегетативные центры гипоталамуса и ствола мозга с целью определения нейрональных и нейрохимических механизмов, обеспечивающих участие разных ядер и областей амигдалы в центральной регуляции висцеральных функций (Любашина, Ицев 2006). В этот же период коллектив лаборатории приступил к изучению механизмов модуляции нейронных систем переднего мозга интероцептивными импульсами и выяснению нейрофизиологических процессов, лежащих в основе терапевтического действия стимуляции блуждающего нерва при эпилепсии



Рис. 7. Профессор В. А. Багаев и доктор Ф. Ягла (Братислава, Словакия) на открытии конференции международной ассоциации CIANS, которая проходила в 2004 году в Санкт-Петербурге (фото из архива CIANS. Источник: <https://www.cians.org/CIANS%20History.pdf>)

Fig. 7. Prof. V. A. Bagaev and Dr. F. Jagla (Bratislava, Slovakia) at the opening of the CIANS international conference, held in Saint Petersburg in 2004 (photo from the CIANS archive. URL: <https://www.cians.org/CIANS%20History.pdf>)

и других неврологических заболеваниях (Ошарина и др. 2004). Было положено начало исследованиям спинального и бульбарного центров, обеспечивающих парасимпатическую иннервацию разных отделов толстой кишки у кошек и крыс (Дорофеева и др. 2006). Благодаря активной работе В. А. Багаева по поиску и развитию международных научных контактов, эти проекты осуществлялись в сотрудничестве с ведущими зарубежными специалистами из Бельгии, Болгарии, Великобритании, Германии, Канады, Словакии, Финляндии, Франции в ходе зарубежных командировок сотрудников лаборатории, для которых он всегда старался изыскать возможности. Однако в связи со скорострительной кончиной профессора В. А. Багаева 8 февраля 2006 года его обширным планам по дальнейшему развитию исследований в лаборатории кортико-висцеральной физиологии не суждено было сбыться, а значительная часть результатов задуманных им экспериментальных работ была опубликована уже после его смерти (Дорофеева и др. 2007; Любашина и др. 2009; Любашина,

Ноздрачев 2008; 2010; Lyubashina, Panteleev 2009; Osharina et al. 2006).

Для сотрудников лаборатории В. А. Багаев был не только научным лидером и вдохновителем, но и в личном плане очень заботливым и внимательным руководителем, всемерно содействовавшим профессиональному и карьерному росту своих подчинённых, шедшим навстречу и помогавшим тем, кто оказался в трудной жизненной ситуации. В своей помощи и поддержке он был абсолютно бескорыстен, а успехам и удачам сотрудников радовался гораздо больше, чем своим собственным. Для молодёжи В. А. Багаев всегда был примером настоящего, увлеченного своим делом учёного, заражавшим окружающих энтузиазмом, оптимистическим настроением и исследовательским азартом даже в наиболее трудные для отечественной науки годы.

Научное наследие В. А. Багаева до настоящего времени остаётся актуальным и востребованным. Его труды цитируют специалисты мирового уровня в разных областях (Bonaz et al.

2017; Gillis et al. 2022; Hashimoto et al. 2015; He, Ai 2016; Shiratori et al. 2024; Zhao et al. 2020). Открытые профессором Багаевым и его учениками принципы структурно-функциональной организации бульбарного «желудочного центра», «висцерального поля» инсулярной коры, механизмы реализации кортико- и амигдалофугальных влияний на деятельность желудочно-кишечного тракта и модуляции активности лимбических структур мозга интероцептивными сигналами объясняют ключевые аспекты функционирования оси «кишка — мозг — кишка», исследования которой в норме и при разных видах патологии в настоящее время являются одним из ведущих направлений биомедицинской науки (Новикова и др. 2024; Petrut et al. 2025; Tome et al. 2023). Эти знания, а также заложенные В. А. Багаевым подходы и традиции в изучении церебральных механизмов регуляции вис-

церальных функций являются основой для текущих исследований лаборатории кортико-висцеральной физиологии Института физиологии им. И. П. Павлова РАН, направленных на выяснение супраспинальных механизмов висцеральной боли (Любашина и др. 2021a; 2021b; Пантелеев и др. 2020; Lyubashina, Sivachenko 2024; Lyubashina et al. 2018; 2022; Panteleev et al. 2021).

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The author declares that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Литература

- Александров, В. Г. (1992) Динамика фаз мигрирующего миоэлектрического комплекса после раздражения висцерального поля лимбической коры. *Физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 78, № 1, с. 67–71.
- Александров, В. Г., Александрова, Н. П. (1998) Респираторные эффекты локального раздражения инсулярной коры головного мозга крысы. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 84, № 4, с. 316–322.
- Александров, В. Г., Багаев, В. А., Ноздрачев, А. Д., Пантелеев, С. С. (1996a) Локализация в инсулярной коре нейронов, посылающих аксоны к «желудочной» области ваго-солитарного комплекса. *Доклады Академии наук*, т. 347, № 1, с. 129–132.
- Багаев, В. А. (1976) *Афферентная активность в вагусных и симпатических нервных стволах желудка в связи с развитием секреторного процесса. Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук*. Л., Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, 20 с.
- Багаев, В. А. (1996) *Структурно-функциональная организация бульбарных «желудочных» нейронов. Автореферат диссертации на соискание степени доктора биологических наук*. СПб., Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 38 с.
- Багаев, В. А., Александров, В. Г. (2000) Висцеральное поле инсулярной области коры мозга крыс. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 86, № 11, с. 1512–1520.
- Багаев, В. А., Копылов, Е. В. (1993) Исследование нейронной организации «желудочной» области дорсального моторного ядра блуждающего нерва. *Нейрофизиология*, т. 1, № 3, с. 190–196.
- Багаев, В. А., Копылов, Е. В., Смирнов, С. И. (1990) Эффекты электростимуляции разных участков дорсального моторного ядра блуждающего нерва на электрическую активность стенки желудка. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 76, № 4, с. 492–501.
- Багаев, В. А., Курцин, И. Т., Ноздрачев, А. Д. (1975a) Восприятие секреторного процесса рецепторным аппаратом слизистой оболочки желудка. *Доклады Академии наук СССР*, т. 220, № 2, с. 489–492.
- Багаев, В. А., Курцин, И. Т., Ноздрачев, А. Д. (1976) Афферентная активность в симпатических нервных ветвях желудка и его секреторная деятельность. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 62, № 4, с. 594–602.
- Багаев, В. А., Макаров, Ф. Н. (1997) Дорсальное моторное ядро блуждающего нерва и его роль в иннервации пищеварительного тракта. *Морфология*, т. 111, № 1, с. 7–14.
- Багаев, В. А., Макаров, Ф. Н., Рыбаков, В. Л. и др. (1989) Локализация нейронов в дорсальном двигательном ядре блуждающего нерва, иннервирующих пилорическую область желудка. *Доклады Академии наук СССР*, т. 304, № 4, с. 935–937.
- Багаев, В. А., Макаров, Ф. Н., Рыбаков, В. Л. и др. (1991) Локализация нейронов, иннервирующих верхнюю часть двенадцатиперстной кишки, в дорсальном моторном ядре блуждающего нерва. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 77, № 1, с. 45–52.
- Багаев, В. А., Ноздрачев, А. Д. (1980) Модификация методики регистрации электрической активности вегетативных нервных проводников в условиях хронического эксперимента. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 66, № 12, с. 1850–1853.

- Багаев, В. А., Ноздрачев, А. Д., Курцин, И. Т. (1975b) Аfferентные реакции в желудочных ветвях блуждающего нерва в связи с развивающимся секреторным процессом. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 61, № 9, с. 1359–1366.
- Багаев, В. А., Ноздрачев, А. Д., Пантелеев, С. С. (1997) *Ваго-вагальная рефлекторная дуга. Элементы структурно-функциональной организации*. СПб.: Изд-во СПбГУ, 204 с.
- Багаев, В. А., Пантелеев, С. С. (1995) Эффекты стимуляции лимбической коры на ответы нейронов ядер ваго-солитарного комплекса, вызванные раздражением блуждающих нервов. *Доклады Академии наук*, т. 340, № 4, с. 555–558.
- Багаев, В. А., Пантелеев, С. С. (1996) Аfferентное звено в системе бульбарной регуляции моторной функции желудка. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 82, № 5–6, с. 121–131.
- Багаев, В. А., Стадниченко, Л. И. (1970) О роли желудочных волокон блуждающего нерва в формировании ощущения голода. В кн.: *Сборник студенческих работ. Вып. 3. Естественные науки*. Воронеж: Изд-во Воронежского государственного университета, с. 98–103.
- Багаев, В. А., Филлипова, Л. В., Акоев, Г. Н., Макаров, Ф. Н. (1992) Экстраорганные источники парасимпатической иннервации тонкой кишки в области связки Трейтца. *Нейрофизиология*, т. 24, № 4, с. 423–430.
- Багаев, В. А., Филлипова, Л. В., Макаров, Ф. Н. (1993) Морфологические особенности парасимпатической иннервации пилорического сфинктера у кошки. *Морфология*, т. 104, № 5–6, с. 34–38.
- Беллер, Н. Н., Болондинский, В. К., Захаржевский, В. Б. и др. (1980) *Кортикальная регуляция висцеральных функций*. Л.: Наука, 272 с.
- Бусыгина, И. И. (1992) Динамика фаз мигрирующего миоэлектрического комплекса после электрического раздражения области центрального ядра миндалины. *Физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 78, № 2, с. 87–91.
- Бусыгина, И. И., Александров, В. Г., Любашина, О. А., Пантелеев, С. С. (2009) Эффекты стимуляции инселярной коры на реализацию антрофундального рефлекса у бодрствующих собак. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 95, № 2, с. 153–160.
- Бусыгина, И. И., Кортеева, Н. И., Багаев, В. А., Папазова, М. П. (1990) Влияние микроинъекций бомбезина в миндалину на частоту медленных волн гладких мышц гастродуоденальной зоны и мигрирующий миоэлектрический комплекс. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 76, № 10, с. 1440–1448.
- Дорофеева, А. А., Пантелеев, С. С., Макаров, Ф. Н. (2007) Парасимпатическая иннервация начальных отделов толстой кишки у кошки. *Морфология*, т. 132, № 6, с. 34–38.
- Дорофеева, А. А., Пантелеев, С. С., Маркова, Л. А. и др. (2006) Топическая организация нейронов спинномозговых ганглиев, иннервирующих толстую кишку. *Морфология*, т. 130, № 6, с. 47–50.
- Копылов, Е. В., Багаев, В. А., Смирнов, С. И. (1991) Идентификация преганглионарных нейронов дорсального моторного ядра блуждающего нерва, иннервирующих стенку желудка. *Доклады Академии наук СССР*, т. 320, № 3, с. 501–504.
- Копылов, Е. В., Смирнов, С. И. (1991) Изменения электрической активности пилорической области желудка при стимуляции двойного ядра. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 77, № 3, с. 91–99.
- Любашина, О. А. (2002) Возможные механизмы участия миндалевидного комплекса в регуляции моторной функции желудка. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 88, № 10, с. 1343–1355.
- Любашина, О. А., Ицев, Д. Е. (2006) NO-зависимые механизмы амигдалофугальной модуляции вегетативных нейронов гипоталамуса. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 92, № 8, с. 956–966.
- Любашина, О. А., Михалкин, А. А., Сиваченко, И. Б. (2021a) Нейрональные перестройки на супраспинальном уровне, способствующие кишечной гипералгезии при колите. *Интегративная физиология*, т. 2, № 1, с. 71–78. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-1-71-78>
- Любашина, О. А., Ноздрачев, А. Д. (1999) Эффекты стимуляции разных участков центрального ядра миндалины на осуществление ваго-вагального рефлекса. *Доклады Академии наук*, т. 367, № 6, с. 837–841.
- Любашина, О. А., Ноздрачев, А. Д. (2008) NO-зависимые механизмы амигдалокортикальных влияний. *Доклады Академии наук*, т. 421, № 2, с. 282–285.
- Любашина, О. А., Ноздрачев, А. Д. (2010) Эффекты стимуляции блуждающего нерва на реализацию амигдалогипоталамических и амигдалобульбарных влияний. *Доклады Академии наук*, т. 434, № 6, с. 829–833.
- Любашина, О. А., Пантелеев, С. С., Ноздрачев, А. Д. (2009) *Амигдалофугальная модуляция вегетативных центров мозга*. СПб.: Наука, 210 с.
- Любашина, О. А., Сиваченко, И. Б., Бусыгина, И. И. (2021b) Амигдалофугальная модуляция висцеральной ноцицептивной трансмиссии в каудальной вентролатеральной ретикулярной области продолговатого мозга крысы в норме и при кишечном воспалении. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 107, № 10, с. 1219–1234. <https://doi.org/10.31857/S086981392110006X>

- Матросова, Е. М., Багаев, В. А. (1982) Механизмы изменений желудочной секреции в различные сроки после ваготомии. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 68, № 4, с. 515–521.
- Матросова, Е. М., Курыгин, А. А., Багаев, В. А., Волков, В. Г. (1981) О значении антральных ветвей блуждающего нерва в регуляции желудочной секреции. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 67, № 3, с. 418–422.
- Новикова, А. П., Оконенко, Т. И., Антропова, Г. А. (2024) Ось «микробиота — кишечник — мозг»: обзор взаимосвязей. *Современные вопросы биомедицины*, т. 8, № 4 (30), статья 9. https://doi.org/10.24412/2588-0500-2024_08_04_9
- Ноздрачев, А. Д. (1966a) Электрофизиологическая характеристика афферентной и эфферентной импульсации в вегетативных нервах в хроническом эксперименте. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 52, № 1, с. 46–56.
- Ноздрачев, А. Д. (1966b) Выделение афферентной и эфферентной импульсации в проводниках симпатических нервов в хроническом эксперименте посредством локального обратимого охлаждения. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, т. 62, № 7, с. 13–17.
- Ошарина, В. В., Савенко, Ю. Н., Дюжикова, Н. А. и др. (2004) Изменение характеристик гетерохроматина в ядрах нейронов вагосолитарного комплекса продолговатого мозга крыс после стимуляции блуждающего нерва. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, т. 138, № 8, с. 132–134.
- Пантелеев, С. С., Багаев, В. А., Калинина, Н. М. (1989) Реакции нейронов области ядра солитарного тракта продолговатого мозга кошки на электрическую стимуляцию желудочной ветви блуждающего нерва. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 75, № 9, с. 1220–1229.
- Пантелеев, С. С., Багаев, В. А., Калинина, Н. М. (1990) Функциональные особенности нейронов ядра солитарного тракта, реагирующих на раздражение желудочной ветви блуждающего нерва. *Доклады Академии наук СССР*, т. 310, № 1, с. 243–246.
- Пантелеев, С. С., Багаев, В. А., Калинина, Н. М. (1991) Реакции нейронов ядра солитарного тракта кошки в ответ на стимуляцию механорецепторов желудка. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 77, № 10, с. 77–85.
- Пантелеев, С. С., Багаев, В. А., Любашина, О. А. (1997) Анализ возможных механизмов влияния передней лимбической коры на активность нейронов ваго-солитарного комплекса. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 83, № 4, с. 33–44.
- Пантелеев, С. С., Багаев, В. А., Ноздрачев, А. Д. (2004) *Кортикальная модуляция висцеральных рефлексов*. СПб.: Изд-во СПбГУ, 208 с.
- Пантелеев, С. С., Ноздрачев, А. Д. (1998) Кортикальная модуляция моторных реакций желудка, вызванных активацией ваго-вагальной рефлекторной дуги. *Доклады Академии наук*, т. 358, № 3, с. 424–427.
- Пантелеев, С. С., Сиваченко, И. Б., Бусыгина, И. И., Любашина, О. А. (2020) Эффекты стимуляции инфраламбической коры на реакции нейронов каудальной вентролатеральной ретикулярной формации, вызванные ноцицептивным раздражением толстой кишки крысы. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 106, № 12, с. 1524–1540. <https://doi.org/10.31857/S0869813920120067>
- Черниговский, В. Н. (1969) К характеристике современного этапа в развитии концепции о кортико-висцеральных взаимоотношениях. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 55, № 8, с. 904–911.
- Aleksandrov, V. G., Aleksandrova, N. P., Bagaev, V. A. (2000) Identification of a respiratory related area in the rat insular cortex. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, vol. 78, no. 7, pp. 582–586.
- Aleksandrov, V. G., Bagaev, V. A., Nozdachev, A. D., Panteleev, S. S. (1996b) Identification of gastric related neurones in the rat insular cortex. *Neuroscience Letters*, vol. 216, no. 1, pp. 5–8. [https://doi.org/10.1016/0304-3940\(96\)12980-3](https://doi.org/10.1016/0304-3940(96)12980-3)
- Bagaev, V., Aleksandrov, V. (2006) Visceral-related area in the rat insular cortex. *Autonomic Neuroscience*, vol. 125, no. 1–2, pp. 16–21. <https://doi.org/10.1016/j.autneu.2006.01.006>
- Bagaev, V. A., Panteleev, S. S. (1994) Limbic cortical influences to the vagal input neurones of the solitary tract nucleus. *NeuroReport*, vol. 5, no. 14, pp. 1705–1708. <https://doi.org/10.1097/00001756-199409080-00004>
- Benarroch, E. E. (1993) The central autonomic network: Functional organization, dysfunction, and perspective. *Mayo Clinic Proceedings*, vol. 68, no. 10, pp. 988–1001. [https://doi.org/10.1016/s0025-6196\(12\)62272-1](https://doi.org/10.1016/s0025-6196(12)62272-1)
- Bonaz, B., Sinniger, V., Pellissier, S., Clarençon, D. (2017) VNS for the treatment of inflammatory disorders of the gastrointestinal tract. In: A. Majid (ed.). *Electroceuticals: Advances in electrostimulation therapies*. Cham: Springer Publ., pp. 205–230. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28612-9_9
- Gillis, R. A., Dezfuli, G., Bellusci, L. et al. (2022) Brainstem neuronal circuitries controlling gastric tonic and phasic contractions: A review. *Cellular and Molecular Neurobiology*, vol. 42, no. 2, pp. 333–360. <https://doi.org/10.1007/s10571-021-01084-5>
- Hashimoto, T., Kitajo, K., Kajihara, T. et al. (2015) Neural correlates of electrointestinography: Insular activity modulated by signals recorded from the abdominal surface. *Neuroscience*, vol. 289, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.12.057>

- He, F., Ai, H.-B. (2016) Effects of electrical stimulation at different locations in the central nucleus of amygdala on gastric motility and spike activity. *Physiological Research*, vol. 65, no. 4, pp. 693–700. <https://doi.org/10.33549/physiolres.933125>
- Liubashina, O., Bagaev, V., Khotiantsev, S. (2002) Amygdalofugal modulation of the vago-vagal gastric motor reflex in rat. *Neuroscience Letters*, vol. 325, no. 3, pp. 183–186. [https://doi.org/10.1016/s0304-3940\(02\)00289-6](https://doi.org/10.1016/s0304-3940(02)00289-6)
- Liubashina, O., Jolkkonen, E., Pitkänen, A. (2000) Projections from the central nucleus of the amygdala to the gastric related area of the dorsal vagal complex: A *Phaseolus vulgaris*-leucoagglutinin study in rat. *Neuroscience Letters*, vol. 291, no. 2, pp. 85–88. [https://doi.org/10.1016/s0304-3940\(00\)01392-6](https://doi.org/10.1016/s0304-3940(00)01392-6)
- Lyubashina, O., Pantelev, S. (2009) Effects of cervical vagus nerve stimulation on amygdala-evoked responses of the medial prefrontal cortex neurons in rat. *Neuroscience Research*, vol. 65, no. 1, pp. 122–125. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2009.06.002>
- Lyubashina, O. A., Sivachenko, I. B. (2024) The 5-HT₃ receptor-dependent facilitatory influence of the infralimbic cortex on the caudal ventrolateral medulla visceral pain-related neurons and its colitis-associated changes in rats. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 60, no. 3, pp. 1198–1212. <https://doi.org/10.1134/S0022093024030268>
- Lyubashina, O. A., Sivachenko, I. B., Busygina, I. I., Pantelev, S. S. (2018) Colitis-induced alterations in response properties of visceral nociceptive neurons in the rat caudal medulla oblongata and their modulation by 5-HT₃ receptor blockade. *Brain Research Bulletin*, vol. 142, pp. 183–196. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2018.07.013>
- Lyubashina, O. A., Sivachenko, I. B., Pantelev, S. S. (2022) Supraspinal mechanisms of intestinal hypersensitivity. *Cellular and Molecular Neurobiology*, vol. 42, no. 2, pp. 389–417. <https://doi.org/10.1007/s10571-020-00967-3>
- Nozdrachev, A. D., Bagaev, V. A. (1983) Studies of electrical activity of the peripheral components of the autonomic nervous system in chronic experiments. *Journal of the Autonomic Nervous System*, vol. 9, no. 2–3, pp. 347–360. [https://doi.org/10.1016/0165-1838\(83\)90001-2](https://doi.org/10.1016/0165-1838(83)90001-2)
- Osharina, V., Bagaev, V., Wallois, F., Larnicol, N. (2006) Autonomic response and Fos expression in the NTS following intermittent vagal stimulation: Importance of pulse frequency. *Autonomic Neuroscience*, vols. 126–127, pp. 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.autneu.2006.03.011>
- Pantelev, S., Grundy, D. (2000) Descending influences from the infralimbic cortex on vago-vagal reflex control of gastric motor activity in the rat. *Autonomic Neuroscience*, vol. 86, no. 1–2, pp. 78–83. [https://doi.org/10.1016/S1566-0702\(00\)00249-6](https://doi.org/10.1016/S1566-0702(00)00249-6)
- Pantelev, S. S., Sivachenko, I. B., Lyubashina, O. A. (2021) The buspirone-dependent abdominal pain transmission within the nucleus tractus solitarius in the rat. *Neuroscience*, vol. 452, pp. 326–334. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.11.032>
- Petrut, S.-M., Bragaru, A. M., Munteanu, A. E. et al. (2025) Gut over mind: Exploring the powerful gut-brain axis. *Nutrients*, vol. 17, no. 5, article 842. <https://doi.org/10.3390/nu17050842>
- Shiratori, R., Yokoi, T., Kinoshita, K. et al. (2024) The posterior insular cortex is necessary for feeding-induced jejunal myoelectrical activity in male rats. *Neuroscience*, vol. 553, pp. 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2024.06.025>
- Tome, J., Kamboj, A. K., Loftus, C. G. (2023) Approach to disorders of gut-brain interaction. *Mayo Clinic Proceedings*, vol. 98, no. 3, pp. 458–467. <https://doi.org/10.1016/j.mayocp.2022.11.001>
- Zhao, D.-Q., Xue, H., Sun, H.-J. (2020) Nervous mechanisms of restraint water-immersion stress-induced gastric mucosal lesion. *World Journal of Gastroenterology*, vol. 26, no. 20, pp. 2533–2549. <https://doi.org/10.3748/WJG.V26.I20.2533>

References

- Aleksandrov, V. G. (1992) Dinamika faz migriruyushchego mioelektricheskogo kompleksa posle razdrasheniya vistseralnogo polya limbicheskoy kory [The phase dynamics of the migrating myoelectric complex following stimulation of the visceral field of the limbic cortex]. *Fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova*, vol. 78, no. 1, pp. 67–71. (In Russian)
- Aleksandrov, V. G., Aleksandrova, N. P. (1998) Respiratornye efekty lokal'nogo razdrasheniya insulyarnoy kory golovnogogo mozga krysy [Effects of the local stimulation of the insular cortex on respiration in rats]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 84, no. 4, pp. 316–322. (In Russian)
- Aleksandrov, V. G., Aleksandrova, N. P., Bagaev, V. A. (2000) Identification of a respiratory related area in the rat insular cortex. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, vol. 78, no. 7, pp. 582–586. (In English)
- Aleksandrov, V. G., Bagaev, V. A., Nozdrachev, A. D., Pantelev, S. S. (1996a) Lokalizatsiya v insulyarnoy kore nejronov, posylayushchikh aksony k “zheludochnoj” oblasti vago-solitarnogo kompleksa [Localization in the insular cortex of neurons sending axons to the “gastric” area of the vagal-solitary complex]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 347, no. 1, pp. 129–132. (In Russian)

- Aleksandrov, V. G., Bagaev, V. A., Nozdrachev, A. D., Panteleev, S. S. (1996b) Identification of gastric related neurones in the rat insular cortex. *Neuroscience Letters*, vol. 216, no. 1, pp. 5–8. [https://doi.org/10.1016/0304-3940\(96\)12980-3](https://doi.org/10.1016/0304-3940(96)12980-3) (In English)
- Bagaev, V. A. (1976) *Afferentnaya aktivnost' v vagusnykh i simpaticheskikh nervnykh stvolakh zheludka v svyazi s razvitiem sekretornogo protsessa [Afferent activity in the vagus and sympathetic nerve trunks of the stomach in connection with the development of the secretory process]. Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Leningrad, Pavlov Institute of Physiology of the USSR Academy of Sciences, 20 p. (In Russian)
- Bagaev, V. A. (1996) *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya bul'barnykh "zheludochnykh" neyronov [Structural and functional organization of bulbar "gastric" neurons]. Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Saint Petersburg, Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences, 38 p. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Aleksandrov, V. G. (2000) Vistseral'noe pole insulyarnoj oblasti kory mozga krysa [Visceral field of the insular region of the rat brain cortex]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 86, no. 11, pp. 1512–1520. (In Russian)
- Bagaev, V., Aleksandrov, V. (2006) Visceral-related area in the rat insular cortex. *Autonomic Neuroscience*, vol. 125, no. 1–2, pp. 16–21. <https://doi.org/10.1016/j.autneu.2006.01.006> (In English)
- Bagaev, V. A., Filippova, L. V., Akoev, G. N., Makarov, F. N. (1992) Ekstraorgannye istochniki parasimpaticheskoy innervatsii tonkoj kishki v oblasti svyazki Trejtsa [Extra-organ sources of parasympathetic innervation of small intestine in the region of ligament of Treitz]. *Nejrofiziologiya*, vol. 24, no. 4, pp. 423–430. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Filippova, L. V., Makarov, F. N. (1993) Morfologicheskie osobennosti parasimpaticheskoy innervatsii piloricheskogo sfinktera u koshki [Morphological features of parasympathetic innervation of the pyloric sphincter in the cat]. *Morfologiya — Morphology*, vol. 104, no. 5–6, pp. 34–38. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Kopylov, E. V. (1993) Issledovanie nejronnoj organizatsii "zheludochnoj" oblasti dorsal'nogo motornogo yadra bluzhdayushchego nerva [Study of neuronal organization of the "gastric" region in the dorsal motor nucleus of the vagus nerve]. *Nejrofiziologiya*, vol. 1, no. 3, pp. 190–196. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Kopylov, E. V., Smirnov, S. I. (1990) Effekty elektrostimulyatsii raznykh uchastkov dorsal'nogo motornogo yadra bluzhdayushchego nerva na elektricheskuyu aktivnost' stenki zheludka [Effects of the electrostimulation of various areas of the dorsal motor nucleus of the vagus on the electrical activity of the stomach wall]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 76, no. 4, pp. 492–501. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Kurtsin, I. T., Nozdrachev, A. D. (1975a) Vospriyatие sekretornogo protsessa retseptornym apparatom slizistoj obolochki zheludka [Perception of the secretory process by the receptor apparatus of the gastric mucosa]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 220, no. 2, pp. 489–492. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Kurzin, I. T., Nozdrachev, A. D. (1976) Afferentnaya aktivnost' v simpaticheskikh nervnykh vetvyakh zheludka i ego sekretornaya deyatel'nost' [Afferent activity in sympathetic nerves of the stomach and its secretory action]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 62, no. 4, pp. 594–602. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Makarov, F. N. (1997) Dorsal'noe motornoe yadro bluzhdayushchego nerva i ego rol' v innervatsii pishchevaritel'nogo trakta [The dorsal motor nucleus of the vagus nerve and its role in innervating the digestive tract]. *Morfologiya — Morphology*, vol. 111, no. 1, pp. 7–14. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Makarov, F. N., Rybakov, V. L. et al. (1989) Lokalizatsiya neyronov v dorsal'nom dvigatel'nom yadre bluzhdayushchego nerva, innerviruyushchikh piloricheskuyu oblast' zheludka [Localization of neurons in the dorsal motor nucleus of the vagus nerve innervating the pyloric region of the stomach]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 304, no. 4, pp. 935–937. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Makarov, F. N., Rybakov, V. L. et al. (1991) Lokalizatsiya neyronov, innerviruyushchikh verkhnyuyu chast' dvenadtsatiperstnoj kishki, v dorsal'nom motornom yadre bluzhdayushchego nerva [The localization of neurons innervating the upper portion of the duodenum in the dorsal motor nucleus of the vagus nerve]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 77, no. 1, pp. 45–52. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Nozdrachev, A. D. (1980) Modifikatsiya metodiki registratsii elektricheskoy aktivnosti vegetativnykh nervnykh provodnikov v usloviyakh khronicheskogo eksperimenta [Modification of the technic for recording the electrical activity of autonomic nerve fibers in chronic experiments]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 66, no. 12, pp. 1850–1853. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Nozdrachev, A. D., Kurtsin, I. T. (1975b) Afferentnye reaktsii v zheludochnykh vetvyakh bluzhdayushchego nerva v svyazi s razvivayushchimsya sekretornym protsessom [Afferent reactions in the gastric branches of the vagus nerve in connection with the developing secretory process]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 61, no. 9, pp. 1359–1366. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Nozdrachev, A. D., Panteleev, S. S. (1997) *Vago-vagal'naya reflektornaya duga. Elementy strukturno-funktsional'noj organizatsii [Vago-vagal reflex arc. The elements of its structural and functional organization]*. Saint Petersburg: Saint Petersburg State University Publ., 204 p. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Panteleev, S. S. (1994) Limbic cortical influences to the vagal input neurones of the solitary tract nucleus. *NeuroReport*, vol. 5, no. 14, pp. 1705–1708. <https://doi.org/10.1097/00001756-199409080-00004> (In English)
- Bagaev, V. A., Panteleev, S. S. (1995) Effekty stimulyatsii limbicheskoy kory na otvety neyronov yader vago-solitarnogo kompleksa, vyzvannye razdrasheniem bluzhdayushchikh nervov [The effect of stimulating the limbic cortex and response of the vago-solitary nucleus complex, caused by stimulation of the vagus nerve]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 340, no. 4, pp. 555–558. (In Russian)

- Bagaev, V. A., Panteleev, S. S. (1996) Afferentnoe zveno v sisteme bul'barnoj regulyatsii motornoj funktsii zheludka [The afferent link in the system of the bulbar regulation of gastric motor function]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 82, no. 5–6, pp. 121–131. (In Russian)
- Bagaev, V. A., Stadnichenko, L. I. (1970) O roli zheludochnykh volokon bluzhdayushchego nerva v formirovanii oshchushcheniya goloda [On the role of gastric fibers of the vagus nerve in the formation of the sensation of hunger]. In: *Sbornik studentskikh rabot. Vyp. 3. Estestvennye nauki [Collection of student works. Iss. 3. Natural sciences]*. Voronezh: Voronezh State University Publ., pp. 98–103. (In Russian)
- Beller, N. N., Bolondinskij, V. K., Zakharzhevskij, V. B. et al. (1980) *Kortikal'naya regulyatsiya vistseral'nykh funktsij [Cortical regulation of visceral functions]*. Leningrad: Nauka Publ., 272 p. (In Russian)
- Benarroch, E. E. (1993) The central autonomic network: Functional organization, dysfunction, and perspective. *Mayo Clinic Proceedings*, vol. 68, no. 10, pp. 988–1001. [https://doi.org/10.1016/s0025-6196\(12\)62272-1](https://doi.org/10.1016/s0025-6196(12)62272-1) (In English)
- Bonaz, B., Sinniger, V., Pellissier, S., Clarençon, D. (2017) VNS for the treatment of inflammatory disorders of the gastrointestinal tract. In: A. Majid (ed.). *Electroceuticals: Advances in electrostimulation therapies*. Cham: Springer Publ., pp. 205–230. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28612-9_9 (In English)
- Busygina, I. I. (1992) Dinamika faz migriruyushchego mioelektricheskogo kompleksa posle elektricheskogo razdrzheniya oblasti tsentral'nogo yadra mindaliny [The phase dynamics of the migrating myoelectric complex following the electrical stimulation of the central nucleus area of the amygdala]. *Fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova*, vol. 78, no. 2, pp. 87–91. (In Russian)
- Busygina, I. I., Aleksandrov, V. G., Lyubashina, O. A., Panteleev, S. S. (2009) Effekty stimulyatsii insulyarnoj kory na realizatsiyu antrofundal'nogo refleksa u bodrstvuyushchikh sobak [Effects of the insular cortex stimulation upon realization of the antro-fundal gastric reflex in alert dogs]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 95, no. 2, pp. 153–160. (In Russian)
- Busygina, I. I., Kortežova, N. I., Bagaev, V. A., Papazova, M. P. (1990) Vliyanie mikroin'ektsij bombezina v mindalinu na chastotu medlennykh voln gladkikh myshts gastroduodenal'noj zony i migriruyushchij mioelektricheskij kompleks [The effect of microinjections of bombesin into the amygdala on the slow-wave frequency of the gastroduodenal smooth muscles and on the migrating myoelectric complex]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 76, no. 10, pp. 1440–1448. (In Russian)
- Chernigovskij, V. N. (1969) K kharakteristike sovremennogo etapa v razvitii kontseptsii o kortiko-vistseral'nykh vzaimootnosheniyakh [To the characteristic of the modern stage in the development of the concept of cortico-visceral relationships]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 55, no. 8, pp. 904–911. (In Russian)
- Dorofeyeva, A. A., Panteleyev, S. S., Makarov, F. N. (2007) Parasimpaticeskaya innervatsiya nachal'nykh otdelov tolstoj kishki u koshki [Parasympathetic innervation of proximal parts of the colon in cat]. *Morfologiya — Morphology*, vol. 132, no. 6, pp. 34–38. (In Russian)
- Dorofeyeva, A. A., Panteleyev, S. S., Markova, L. A. et al. (2006) Topicheskaya organizatsiya neyronov spinnomozgovykh ganglijev, innerviruyushchikh tolstuyu kishku [Structural organization of neurons of spinal sacral ganglia innervating the colon]. *Morfologiya — Morphology*, vol. 130, no. 6, pp. 47–50. (In Russian)
- Gillis, R. A., Dezfali, G., Bellusci, L. et al. (2022) Brainstem neuronal circuitries controlling gastric tonic and phasic contractions: A review. *Cellular and Molecular Neurobiology*, vol. 42, no. 2, pp. 333–360. <https://doi.org/10.1007/s10571-021-01084-5> (In English)
- Hashimoto, T., Kitajo, K., Kajihara, T. et al. (2015) Neural correlates of electrointestinography: Insular activity modulated by signals recorded from the abdominal surface. *Neuroscience*, vol. 289, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.12.057> (In English)
- He, F., Ai, H.-B. (2016) Effects of electrical stimulation at different locations in the central nucleus of amygdala on gastric motility and spike activity. *Physiological Research*, vol. 65, no. 4, pp. 693–700. <https://doi.org/10.33549/physiolres.933125> (In English)
- Kopylov, E. V., Bagaev, V. A., Smirnov, S. I. (1991) Identifikatsiya preganglionarnykh neyronov dorsal'nogo motornogo yadra bluzhdayushchego nerva, innerviruyushchikh stenku zheludka [Identification of preganglionic neurons of the dorsal nucleus of the vagus nerve, innervating the stomach wall]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 320, no. 3, pp. 501–504. (In Russian)
- Kopylov, E. V., Smirnov, S. I. (1991) Izmeneniya elektricheskoy aktivnosti piloricheskoy oblasti zheludka pri stimulyatsii dvojnogo yadra [Changes in the electrical activity of the gastric pyloric area during stimulation of the nucleus ambiguus]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 77, no. 3, pp. 91–99. (In Russian)
- Lyubashina, O. A. (2002) Vozmozhnye mekhanizmy uchastiya mindalevidnogo kompleksa v regulyatsii motornoj funktsii zheludka [Possible mechanisms of amygdala participation in the regulation of gastric motor activity]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 88, no. 10, pp. 1343–1355. (In Russian)
- Lyubashina, O., Bagaev, V., Khotiantsev, S. (2002) Amygdalofugal modulation of the vago-vagal gastric motor reflex in rat. *Neuroscience Letters*, vol. 325, no. 3, pp. 183–186. [https://doi.org/10.1016/s0304-3940\(02\)00289-6](https://doi.org/10.1016/s0304-3940(02)00289-6) (In English)

- Lyubashina, O. A., Itsev, D. E. (2006) NO-zavisimye mekhanizmy amigdalofugal'noj modulyatsii vegetativnykh nejronov gipotalamusa [NO-dependent mechanisms of the amygdalofugal modulation of the hypothalamus vegetative neurons]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 92, no. 8, pp. 956–966. (In Russian)
- Lyubashina, O., Jolkonen, E., Pitkänen, A. (2000) Projections from the central nucleus of the amygdala to the gastric related area of the dorsal vagal complex: A *Phaseolus vulgaris*-leucoagglutinin study in rat. *Neuroscience Letters*, vol. 291, no. 2, pp. 85–88. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(00\)01392-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(00)01392-6) (In English)
- Lyubashina, O. A., Mikhalkin, A. A., Sivachenko, I. B. (2021a) Nejronal'nye perestrojki na supraspinal'nom urovne, sposobstvuyushchie kishhečnoj giperalgzii pri kolite [Supraspinal neuronal alterations promoting intestinal hyperalgesia in colitis]. *Integrativnaya fiziologiya — Integrative Physiology*, vol. 2, no. 1, pp. 71–78. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-1-71-78> (In Russian)
- Lyubashina, O. A., Nozdrachev, A. D. (1999) Effekty stimulyatsii raznykh uchastkov tsentral'nogo yadra mindaliny na osushchestvlenie vago-vagal'nogo refleksa [Effects of stimulating various segments of amygdala's central nucleus on appearance of the vago-vagal reflex]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 367, no. 6, pp. 837–841. (In Russian)
- Lyubashina, O. A., Nozdrachev, A. D. (2008) NO-zavisimye mekhanizmy amigdalokortikal'nykh vliyaniy [NO-dependent mechanisms of amygdalocortical influence]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 421, no. 2, pp. 282–285. (In Russian)
- Lyubashina, O. A., Nozdrachev, A. D. (2010) Effekty stimulyatsii bluzhdayushchego nerva na realizatsiyu amigdalogipotalamicheskikh i amigdalobul'barnykh vliyaniy [Effects of the vagus nerve stimulation on amygdalohypothalamic and amygdalobulbular influences]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 434, no. 6, pp. 829–833. (In Russian)
- Lyubashina, O., Pantelev, S. (2009) Effects of cervical vagus nerve stimulation on amygdala-evoked responses of the medial prefrontal cortex neurons in rat. *Neuroscience Research*, vol. 65, no. 1, pp. 122–125. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2009.06.002> (In English)
- Lyubashina, O. A., Pantelev, S. S., Nozdrachev, A. D. (2009) *Amigdalofugal'naya modulyatsiya vegetativnykh tsentrov mozga [Amygdalofugal modulation of vegetative brain centers]*. Saint Petersburg: Nauka Publ., 210 p. (In Russian)
- Lyubashina, O. A., Sivachenko, I. B. (2024) The 5-HT₃ receptor-dependent facilitatory influence of the infralimbic cortex on the caudal ventrolateral medulla visceral pain-related neurons and its colitis-associated changes in rats. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 60, no. 3, pp. 1198–1212. <https://doi.org/10.1134/S0022093024030268> (In English)
- Lyubashina, O. A., Sivachenko, I. B., Busygina, I. I. (2021b) Amigdalofugal'naya modulyatsiya vistseral'noj notsitseptivnoj transmissii v kaudal'noj ventrolateral'noj retikulyarnoj oblasti prodolgovatogo mozga krysy v norme i pri kishhechnom vospalenii [Amygdalofugal modulation of visceral nociceptive transmission in the rat caudal ventrolateral medulla in normal conditions and under intestinal inflammation]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 107, no. 10, pp. 1219–1234. <https://doi.org/10.31857/S086981392110006X> (In Russian)
- Lyubashina, O. A., Sivachenko, I. B., Busygina, I. I., Pantelev, S. S. (2018) Colitis-induced alterations in response properties of visceral nociceptive neurons in the rat caudal medulla oblongata and their modulation by 5-HT₃ receptor blockade. *Brain Research Bulletin*, vol. 142, pp. 183–196. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2018.07.013> (In English)
- Lyubashina, O. A., Sivachenko, I. B., Pantelev, S. S. (2022) Supraspinal mechanisms of intestinal hypersensitivity. *Cellular and Molecular Neurobiology*, vol. 42, no. 2, pp. 389–417. <https://doi.org/10.1007/s10571-020-00967-3> (In English)
- Matrossova, E. M., Bagaev, V. A. (1982) Mekhanizmy izmenenij zheludochnoj sekretsii v razlichnye sroki posle vagotomii [Mechanisms of gastric secretion changes in different periods after vagotomy]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 68, no. 4, pp. 515–521. (In Russian)
- Matrossova, E. M., Kurygin, A. A., Bagaev, V. A., Volkov, V. G. (1981) O znachenii antral'nykh vetvej bluzhdayushchego nerva v regulyatsii zheludochnoj sekretsii [The role of antral branches of the vagus in control of gastric secretion]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 67, no. 3, pp. 418–422. (In Russian)
- Novikova, A. P., Okonenko, T. I., Antropova, G. A. (2024) Os' "mikrobiota — kishchnik — mozg": obzor vzaimosvyazey [The "microbiota — gut — brain" axis: A review of interrelationships]. *Sovremennye voprosy biomeditsiny — Modern Issues of Biomedicine*, vol. 8, no. 4 (30), article 9. https://doi.org/10.24412/2588-0500-2024_08_04_9 (In Russian)
- Nozdrachev, A. D. (1966a) Elektrofiziologicheskaya kharakteristika afferentnoj i efferentnoj impul'satsii v vegetativnykh nervakh v khronicheskom eksperimente [Electrophysiological characterization of afferentation and efferentation in autonomic nerves in chronic experimentation]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 52, no. 1, pp. 46–56. (In Russian)
- Nozdrachev, A. D. (1966b) Vydelenie afferentnoj i efferentnoj impul'satsii v provodnikakh simpaticeskikh nervov v khronicheskom eksperimente posredstvom lokal'nogo obratimogo okhlazhdeniya [Separation of afferent and efferent impulses in the conductors of the sympathetic nerves in chronic experiments by means of local reversible cooling]. *Byulleten' eksperimental'noj biologii i meditsiny*, vol. 62, no. 7, pp. 13–17. (In Russian)

- Nozdrachev, A. D., Bagaev, V. A. (1983) Studies of electrical activity of the peripheral components of the autonomic nervous system in chronic experiments. *Journal of the Autonomic Nervous System*, vol. 9, no. 2–3, pp. 347–360. [https://doi.org/10.1016/0165-1838\(83\)90001-2](https://doi.org/10.1016/0165-1838(83)90001-2) (In English)
- Osharina, V., Bagaev, V., Wallois, F., Larnicol, N. (2006) Autonomic response and Fos expression in the NTS following intermittent vagal stimulation: Importance of pulse frequency. *Autonomic Neuroscience*, vols. 126–127, pp. 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.autneu.2006.03.011> (In English)
- Osharina, V. V., Savenko, Yu. N., Dyuzhikova, N. A. et al. (2004) Izmenenie kharakteristik geterokhromatina v yadrakh neyronov vagosolitarnogo kompleksa prodolgovotogo mozga kryz posle stimulyatsii bluzhdayushchego nerva [Vagal stimulation modifies parameters of heterochromatin in the nuclei of vagosolitary complex neurons of medulla oblongata in rats]. *Byulleten' eksperimental'noj biologii i meditsiny*, vol. 138, no. 8, pp. 132–134. (In Russian)
- Pantelev, S. S., Bagaev, V. A., Kalinina, N. M. (1989) Reaktsii neyronov oblasti yadra solitarnogo trakta prodolgovotogo mozga koshki na elektricheskuyu stimulyatsiyu zheludochnoj vetvi bluzhdayushchego nerva [The neuronal reactions of the area of the tractus solitarius nucleus in the cat to electrical stimulation of the gastric branch of the vagus nerve]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 75, no. 9, pp. 1220–1229. (In Russian)
- Pantelev, S. S., Bagaev, V. A., Kalinina, N. M. (1990) Funktsional'nye osobennosti neyronov yadra solitarnogo trakta, reagiruyushchikh na razdrazhenie zheludochnoj vetvi bluzhdayushchego nerva [Functional features of neurons of the nucleus of the solitary tract reacting to irritation of the gastric branch of the vagus nerve]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 310, no. 1, pp. 243–246. (In Russian)
- Pantelev, S. S., Bagaev, V. A., Kalinina, N. M. (1991) Reaktsii neyronov yadra solitarnogo trakta koshki v otvet na stimulyatsiyu mekhanorezeptorov zheludka [The neuronal reactions of the nucleus solitarius in response to stimulation of the gastric mechanoreceptors]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 77, no. 10, pp. 77–85. (In Russian)
- Pantelev, S. S., Bagaev, V. A., Lyubashina, O. A. (1997) Analiz vozmozhnykh mekhanizmov vliyaniya perednej limbicheskoy kory na aktivnost' neyronov vago-solitarnogo kompleksa [Possible mechanisms of the anterior limbic cortex influence on the neuron activity of the vago-solitary complex]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 83, no. 4, pp. 33–44. (In Russian)
- Pantelev, S. S., Bagaev, V. A., Nozdrachev, A. D. (2004) *Kortikal'naya modulyatsiya vistseral'nykh refleksov [Cortical modulation of visceral reflexes]*. Saint Petersburg: Saint Petersburg State University Publ., 208 p. (In Russian)
- Pantelev, S., Grundy, D. (2000) Descending influences from the infralimbic cortex on vago-vagal reflex control of gastric motor activity in the rat. *Autonomic Neuroscience*, vol. 86, no. 1–2, pp. 78–83. [https://doi.org/10.1016/S1566-0702\(00\)00249-6](https://doi.org/10.1016/S1566-0702(00)00249-6) (In English)
- Pantelev, S. S., Nozdrachev, A. D. (1998) Kortikal'naya modulyatsiya motornykh reaktsij zheludka, vyzvannykh aktivatsiej vago-vagal'noj reflektornoj dugi [Cortical modulation of the gastric motor reaction, caused by activating the vasovagal reflex arc]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 358, no. 3, pp. 424–427. (In Russian)
- Pantelev, S. S., Sivachenko, I. B., Busygina, I. I., Lyubashina, O. A. (2020) Effekty stimulyatsii infralimbicheskoy kory na reaktsii neyronov kaudal'noj ventrolateral'noj retikulyarnoy formatsii, vyzvannye notsitseptivnym razdrazheniem tolstoj kishki krysy [Effects of the infralimbic cortex stimulation on the caudal ventrolateral reticular formation neuron responses to the nociceptive rat colon distension]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 106, no. 12, pp. 1524–1540. <https://doi.org/10.31857/S0869813920120067> (In Russian)
- Pantelev, S. S., Sivachenko, I. B., Lyubashina, O. A. (2021) The buspirone-dependent abdominal pain transmission within the nucleus tractus solitarius in the rat. *Neuroscience*, vol. 452, pp. 326–334. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.11.032> (In English)
- Petrut, S.-M., Bragaru, A. M., Munteanu, A. E. et al. (2025) Gut over mind: Exploring the powerful gut-brain axis. *Nutrients*, vol. 17, no. 5, article 842. <https://doi.org/10.3390/nu17050842> (In English)
- Shiratori, R., Yokoi, T., Kinoshita, K. et al. (2024) The posterior insular cortex is necessary for feeding-induced jejunal myoelectrical activity in male rats. *Neuroscience*, vol. 553, pp. 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2024.06.025> (In English)
- Tome, J., Kamboj, A. K., Loftus, C. G. (2023) Approach to disorders of gut-brain interaction. *Mayo Clinic Proceedings*, vol. 98, no. 3, pp. 458–467. <https://doi.org/10.1016/j.mayocp.2022.11.001> (In English)
- Zhao, D.-Q., Xue, H., Sun, H.-J. (2020) Nervous mechanisms of restraint water-immersion stress-induced gastric mucosal lesion. *World Journal of Gastroenterology*, vol. 26, no. 20, pp. 2533–2549. <https://doi.org/10.3748/WJG.V26.I20.2533> (In English)



Нейроэндокринные механизмы регуляции приспособительного поведения и патогенеза постстрессорных психопатологий

О. Г. Семенова ¹, А. В. Вьюшина¹, Н. Э. Ордян¹

¹Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторах

Ольга Геннадьевна Семенова, SPIN-код: 6628-6563, Scopus AuthorID: 15823172800, e-mail: semenovaog@infran.ru

Анна Вадимовна Вьюшина, SPIN-код: 6914-4224, Scopus AuthorID: 6505952750, e-mail: vyushinaav@infran.ru

Наталья Эдуардовна Ордян, SPIN-код: 9324-5244, Scopus AuthorID: 6603325559, ORCID: 0000-0002-2492-262X, e-mail: ordyann@infran.ru

Для цитирования: Семенова, О. Г., Вьюшина, А. В., Ордян, Н. Э. (2025) Нейроэндокринные механизмы регуляции приспособительного поведения и патогенеза постстрессорных психопатологий. *Интегративная физиология*, т. 6, № 4, с. 424–444. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-424-444> EDN QISUMZ

Получена 24 сентября 2025; прошла рецензирование 18 декабря 2025; принята 21 декабря 2025.

Финансирование: Работа поддержана средствами федерального бюджета в рамках государственного задания ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН (ПТНИ № 1023032400236-8-3.1.4, рег. № НИОКТР 124020100113-1).

Права: © О. Г. Семенова, А. В. Вьюшина, Н. Э. Ордян (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. Обзор посвящён результатам серии работ Веры Георгиевны Шаляпиной, в которых исследованы нейроэндокринные механизмы регуляции приспособительного поведения в зависимости от поведенческой стратегии, а также роль кортиколиберина (corticotropin-releasing hormone, CRH) в патогенезе постстрессорных тревожно-депрессивных расстройств. Вера Георгиевна руководила лабораторией нейроэндокринологии на протяжении многих лет. В последнее время предметом её пристального внимания был вопрос о роли CRH-ергических структур в реализации приспособительной деятельности. Считая CRH эндогенным адаптогеном, Вера Георгиевна объясняла его различное действие в зависимости от исходной подготовленности к ответу на стресс или генетической предрасположенностью организма. Разделение животных по исходным поведенческим характеристикам и исследование особенностей организации их нейроэндокринных систем как основы развития ответной реакции организма на новые условия среды позволило ей сделать вывод о генотипической гетерогенности постстрессорных депрессий. Кроме того, была выявлена важная роль взаимодействия CRH с нейромедиаторными системами мозга в индивидуальной предрасположенности к развитию постстрессорных психопатологий. В обзоре представлены результаты исследований, которые явились продолжением и развитием идей Веры Георгиевны о ключевой роли чувствительности мозговых структур к CRH как предиктору поведенческих и гормональных нарушений при стрессе. Также было исследовано участие свободно-радикального окисления биомолекул как в регуляции индивидуально-типологического приспособительного поведения, так и в патогенезе постстрессорных психопатологий.

Ключевые слова: приспособительное поведение, депрессия, посттравматическое стрессовое расстройство, кортиколиберин, поведенческая стратегия

Neuroendocrine mechanisms regulating adaptive behavior and pathogenesis of post-stress psychopathologies

O. G. Semenova ¹, A. V. Vyushina¹, N. E. Ordyan¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Olga G. Semenova, SPIN: 6628-6563, Scopus AuthorID: 15823172800, e-mail: semenovaog@infran.ru

Anna V. Vyushina, SPIN: 6914-4224, Scopus AuthorID: 6505952750, e-mail: vyushinaav@infran.ru

Natalia E. Ordyan, SPIN: 9324-5244, Scopus AuthorID: 6603325559, ORCID: 0000-0002-2492-262X, e-mail: ordyan@infran.ru

For citation: Semenova, O. G., Vyushina, A. V., Ordyan, N. E. (2025) Neuroendocrine mechanisms regulating adaptive behavior and pathogenesis of post-stress psychopathologies. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 4, pp. 424–444. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-424-444> EDN QISUMZ

Received 24 September 2025; reviewed 18 December 2025; accepted 21 December 2025.

Funding: This work was supported by Federal budget funding to Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences (No. 1023032400236-8-3.1.4, reg. no. 124020100113-1).

Copyright: © O. G. Semenova, A. V. Vyushina, N. E. Ordyan (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under [CC BY License 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Abstract. This review focuses on the findings from a series of studies by Vera G. Shalyapina, which examined the neuroendocrine mechanisms regulating adaptive behavior in relation to the behavioral strategy and the role of corticotropin-releasing hormone (CRH) in the pathogenesis of post-stress anxiety-depressive disorders. For many years, Prof. Shalyapina headed the Laboratory of Neuroendocrinology. In her later work, she focused on the role of CRHergic structures in adaptive activity. Regarding CRH as an endogenous adaptogen, Prof. Shalyapina explained its differential effects in terms of the organism's initial preparedness for stress responses or its genetic predisposition. By classifying animals according to their baseline behavioral characteristics and studying the organizational features of their neuroendocrine systems as the basis for the organism's response to novel environmental conditions, she concluded that post-stress depressions are genotypic in nature. Furthermore, the important role of CRH interactions with the brain's neurotransmitter systems in determining individual predisposition to the development of post-stress psychopathologies was identified. This review presents the results of studies that continue and extend Prof. Shalyapina's ideas on the key role of brain structure sensitivity to CRH as a predictor of behavioral and hormonal disturbances during stress. The role of free-radical oxidation of biomolecules in both the regulation of individual-typological adaptive behavior and the pathogenesis of post-stress psychopathologies was also investigated.

Keywords: adaptive behavior, depression, post-traumatic stress disorder, corticotropin-releasing hormone, behavioral strategy

*Посвящается доктору медицинских наук,
профессору, заслуженному деятелю науки РФ
Вере Георгиевне Шалапиной*

Введение

Приспособительное поведение является высшей формой проявления адаптационной деятельности организма и формируется под воздействием факторов окружающей среды. Способствуют этому различные гормональные и нейрогормональные механизмы, которые поддерживают метаболическое обеспечение организма и сохраняют его гомеостатические параметры (Шалапина и др. 1995).

Известно, что в нейроэндокринной регуляции приспособительной деятельности ведущее

место принадлежит гипоталамо-гипофизарно-адренортикальной системе (ГГАС), секретирующей не только периферические стероидные гормоны и тропные гормоны гипофиза, но и целый набор нейрогормонов, среди которых важнейшая роль в стрессорном ответе организма принадлежит кортиколиберину (corticotropin-releasing hormone, CRH). Этот нейрогормон, мощный активатор ГГАС, помимо гипоталамуса, синтезируется в лимбических и вегетативных структурах, что объясняет его участие в регуляции висцеральных и поведенческих реакций (Dunn, Berridge 1990). Локализованный

в экстрагипоталамических отделах мозга, CRH как нейромодулятор интегрирует поведенческие реакции с эндокринными и висцеральными функциями (Authement et al. 2018; Vasconcelos et al. 2020) и тем самым, по мнению Веры Георгиевны Шаляпиной (рис.), способен «определять стратегию приспособительной деятельности» (Шаляпина и др. 2003). Известна также причастность CRH-ергических механизмов к развитию психопатологий, инициированных стрессом (Authement et al. 2018; Gold et al. 1984; Lopes et al. 2024; Nemeroff 1988; Yang, Geng 2023; Zhang et al. 2017). Поэтому в последние годы под руководством Веры Георгиевны была проведена серия работ, посвящённых роли CRH в регуляции приспособительного поведения и патогенезе постстрессорной психопатологии.

Кортиколиберинергическая система мозга и её роль в патогенезе тревожно-депрессивных постстрессорных расстройств

При решении этой проблемы Вера Георгиевна основное внимание уделяла поведенческой стратегии, «которая при встрече с опасностью может носить либо активный, либо пассивный характер» (Шаляпина и др. 2006а). Сначала в работе использовали линейных крыс КНА (Koltushi High Avoidance) и КЛА (Koltushi Low Avoidance), селективированных по скорости выработки условного рефлекса активного избегания (Дмитриев, Бачманов 1992). Результаты поведенческих тестов (открытое поле — ОП, приподнятый крестообразный лабиринт — ПКЛ) показали, что эти животные в условиях новизны проявляют соответственно высокую и низкую двигательную и исследовательскую активность, а также существенно различаются по уровню тревожности, «что даёт основание считать их крайними вариантами активной и пассивной стратегии приспособительного поведения» (Рыбникова и др. 1999; Шаляпина 2005; Шаляпина и др. 2002). После неизбежного стресса у активных особей (линия КНА) депрессия развивалась быстро, а у пассивных (линия КЛА) лишь через определённый отставленный период.

Однако, как известно, селекция животных может сопровождаться обеднением генетического фонда, снижением жизнеспособности, появлением нежелательных признаков. Для сравнения, в более поздних работах объектами исследования послужили активные и пассивные крысы, отобранные по фенотипическим признакам из общей популяции линии Вистар. Стратегию приспособительного поведения крыс



Рис. Вера Георгиевна Шаляпина (1932–2009), заслуженный деятель науки РФ, доктор медицинских наук, профессор

Fig. Prof. Vera G. Shalyapina (1932–2009), Honored Scientist of Russia, Doctor of Medical Sciences

определяли в Т-образном лабиринте, который воспроизводит условия теста ОП, хотя и в более щадящем режиме. При трёхминутном испытании он даёт «достаточно чёткое представление об активном или пассивном типах приспособительного поведения с достоверным различием как относительно психомоторной реактивности, так и пассивности животных» (Шаляпина и др. 2006б). Был предложен алгоритм отбора в Т-образном лабиринте крыс с активной и пассивной стратегией приспособительного поведения по расчётным индексам поведенческой активности и пассивности (Шаляпина и др. 2006а). Активные крысы в пассивном состоянии пребывали менее 5% времени тестирования, тогда как пассивные особи — около 25% испытательного срока. Достоверно также различались индексы поведенческой активности: 87% у активных и 68% у пассивных животных. В этих исследованиях по результатам изучения индивидуальных изменений приспособительного поведения после однократного (стресс) или двукратного (стресс-рестресс) водно-иммерсионного воздействия было установлено, что в неизбежной аверсивной среде развитие постстрессорной психопатологии тесно связано с исходной поведенческой стратегией исследуемых животных. Было сделано предположение, что у активных крыс (Вистар активные — ВА) быстрое возникновение поведенческого дефицита после одиночного стресса происходит в результате формирования депрессии «по типу охранительного торможения и временной замены активного поведения на пассивное, и лишь в модели стресс-рестресс у них развивается психопатология по типу тревожно-

депрессивного расстройства» (Шаляпина и др. 2006а). У пассивных крыс (Вистар пассивные — ВП) в ответ на сильное аверсивное воздействие экспериментальная «психопатология развивалась отставленно и усиливалась при повторной встрече с ситуацией, что соответствует критериям посттравматических стрессовых расстройств» (Шаляпина и др. 2006б).

Преыдушие исследования, выполненные на линейных КНА и KLA крысах, показали, что в модели «выученная беспомощность» депрессия у активных (КНА) особей развивается сразу же после стрессирования, а у пассивных (KLA) — лишь спустя 10-дневный отставленный период (Шаляпина и др. 2005; 2006б). При этом было обнаружено, что у крыс KLA во время развития поведенческого дефицита происходит снижение гормональной функции ГГАС с выраженным уменьшением содержания кортикостерона в крови и заметной инволюцией пучковой зоны коры надпочечников (Семенова и др. 2005). В итоге было сделано заключение о формировании у KLA крыс в ситуации неизбежного стресса психопатологии по типу ПТСР (Миронова и др. 2004). Учитывая, что линейные крысы являются крайними вариантами противоположных стратегий, было проведено исследование гормональной функции ГГАС у однолинейных ВА и ВП животных, подвергнутых аверсивным воздействиям в модели посттравматического стрессового расстройства (ПТСР) (Шаляпина и др. 2006б). В результате было обнаружено, что лишь пассивные крысы при сильном неизбежном стрессе имеют признаки снижения функциональной активности ГГАС, которое «сопровождается её повышенной чувствительностью к сигналам обратной связи (дексаметазон) и десенситизацией к кортиколиберину» (Шаляпина и др. 2006б). У активных особей в аналогичной ситуации содержание кортикостерона остаётся на повышенном уровне. По результатам исследований, выполненных на линейных животных КНА и KLA (Шаляпина и др. 2005), а также на крысах линии Вистар (Шаляпина и др. 2006б), была установлена связь исходного типа приспособительного поведения с определённой группой депрессий. Принимая во внимание функциональную активность ГГАС, Вера Георгиевна предложила разделить депрессии на две гетерогенные группы с позитивным и негативным гормональным балансом (Семенова и др. 2007). Связь симптоматической гетерогенности депрессий с определённой поведенческой стратегией даёт возможность изучения патогенетической значимости гормонов ГГАС и прежде всего кортикостерона в развитии раз-

личных постстрессорных депрессий и возможном использовании этих гормонов в коррекции данной психопатологии. В результате было обнаружено, что разные типы депрессий отличаются чувствительностью не только к CRH, но и к кортикостерону, причём на дефицит кортикостерона реагируют в основном пассивные особи, у которых заместительное введение этого гормона с питьевой водой исправляет многие депрессивные проявления.

CRH, локализованный в экстрагипоталамических структурах мозга, исполняя роль медиатора и/или нейромодулятора, является важнейшим интегратором всех компонентов ответной реакции (Koob, Heinrichs 1999; Lee, Davis 1997; Liang et al. 1992; Smagin et al. 2001; Smith et al. 1986). Стрессорное поведение, наряду с эндокринными и висцеральными реакциями, служит важным показателем стрессореактивности (Маркель и др. 1988; Шаляпина и др. 2003) и легко воспроизводится путём введения CRH экспериментальным животным. На основе предположения Веры Георгиевны об изменении в ходе формирования депрессий чувствительности к CRH «соответствующих органов-мишеней, причастных к организации стрессорных реакций и формированию постстрессорных психопатологий» (Семенова и др. 2006б), было проведено исследование на активных и пассивных крысах линии Вистар после однократного и двукратного стрессорного воздействия (Семенова и др. 2006б). Интраназальное введение CRH контрольным животным резко изменяет приспособительное поведение лишь у ВА крыс, усиливая их поведенческую пассивность и снижая поведенческую активность и скорость движения. Через 20 дней после однократного водно-иммерсионного воздействия, когда поведение ВА особей нормализовалось, они, так же как и интактные крысы, реагировали на введение CRH быстрым и длительным замиранием. Это подтверждает ранее полученные данные при введении CRH в неостриатум (Шаляпина и др. 2000) и свидетельствует о том, что у ВА животных CRH является эндогенным фактором тревоги. Потеря чувствительности к CRH у ВА крыс была зафиксирована только в ситуации стресс-рестресса на фоне сформировавшейся депрессии. У ВП особей, у которых психопатология развивается лишь через 20 суток после водно-иммерсионного воздействия и сразу приобретает «характер астенической депрессии», чувствительность к нейрогормону отсутствует как в исходном состоянии, так и после стрессорного воздействия (одиночный стресс, стресс-рестресс). Пассивные крысы были

нечувствительными и к многократному введению CRH, в то время как активные особи в этом случае формировали выраженную депрессию (Семенова и др. 2006b). В результате был сделан вывод о том, что «основным патогенетическим механизмом в развитии постстрессорной психопатологии у пассивных особей является не гиперпродукция CRH, а снижение чувствительности CRH-рецепторов к нейрогормону» (Семенова и др. 2006b). Характерные для стресса поведенческие изменения обычно связывают с активацией кортиколибериновых рецепторов первого типа (CRH-R1) (Berridge, Dunn 1987). Известно, что блокада этих рецепторов оказывает анксиолитический эффект, а при длительном стрессе предотвращает развитие депрессии (Chaki et al. 2004). Различная чувствительность к CRH у ВА и ВП особей, как показали работы Веры Георгиевны, может предопределить эффект блокады CRH-R1 у животных с активной или пассивной стратегией приспособительного поведения (Семёнова и др. 2006а). Исследование блокады CRH-R1 адрессинном (пептидный блокатор CRH-R1) показало, что у высокочувствительных к CRH ВА крыс адрессин предотвращал развитие постстрессорной депрессии (Семенова и др. 2006а). В то же время у рези-

стентных к CRH пассивных особей адрессин оказывался неэффективным, и их поведение практически не менялось при блокаде кортиколибериновых рецепторов. В результате проведенных исследований были выявлены характерные особенности крыс с изначально различной поведенческой стратегией в изменяющихся условиях (табл. 1).

Взаимодействие кортиколиберина с нейромедиаторными системами мозга в организации приспособительного поведения и патогенезе постстрессорных психопатологий

В системе передачи стрессорных сигналов и в формировании стрессорного ответа CRH может быть одновременно нейрогормоном, нейромедиатором, а также нейромодулятором, который в процессе синаптической передачи стимулирует или тормозит её с участием традиционных нейротрансмиттеров (Cador et al. 1992; Gallagher et al. 2008; Joshi et al. 2020; Orozco-Cabal et al. 2006). Были исследованы эффекты, индуцируемые экзогенной аппликацией CRH на срезы обонятельной коры мозга активных и пассивных крыс, подвергнутых неизбежному

Табл. 1. Показатели, характерные для активных (ВА) и пассивных (ВП) крыс линии Вистар

ВА	ВП
Контроль	
Высокая чувствительность к CRH (Семенова и др. 2006b)	Резистентность к CRH (Семенова и др. 2006b)
Стресс	
Быстрая временная замена активного поведения на пассивное, нормализация поведения через 20 суток (Шаляпина и др. 2006а)	Развитие депрессии через 20 суток после стресса (Шаляпина и др. 2006а)
Высокая чувствительность к CRH после нормализации через 20 суток (Семенова и др. 2006b) Блокада CRH-R1 адрессинном предотвращает постстрессорную депрессию (Семенова и др. 2006а)	Резистентность к CRH (Семенова и др. 2006b)
Депрессия с позитивным гормональным балансом (Семенова и др. 2007)	Депрессия с негативным гормональным балансом (Семенова и др. 2007) Высокая чувствительность к кортикостероидам. Заместительное введение кортикостерона исправляет многие депрессивные изменения (Семенова и др. 2007)
Стресс-рестресс	
Десенситизация к CRH (Семенова и др. 2006b)	Резистентность к CRH (Шаляпина и др. 2006b)
Высокая функциональная активность ГГАС, развитие депрессивно-подобного состояния (Шаляпина и др. 2006b)	Усиление психопатологии при повторном стрессировании, снижение функциональной активности ГГАС, повышенная чувствительность к дексаметазону (Шаляпина и др. 2006а; 2006b)

Примечание: CRH — кортиколиберин; CRH-R1 — кортиколибериновые рецепторы первого типа; ГГАС — гипоталамо-гипофизарно-адренортикальная система.

Table 1. Characteristics distinguishing active (WA) and passive (WP) Wistar rats

WA	WP
Control	
High sensitivity to CRH (Semenova et al. 2006b)	Resistance to CRH (Semenova et al. 2006b)
Stress	
Rapid, transient replacement of active behavior with passive behavior, normalization of behavior 20 days post-stress (Shalyapina et al. 2006a)	Development of depression 20 days post-stress (Shalyapina et al. 2006a)
High sensitivity to CRH after normalization at 20 days (Semenova et al. 2006b) Astressin CRH-R1 blockade prevents depression (Semenova et al. 2006 a)	Resistance to CRH (Semenova et al. 2006b)
Depression with positive hormonal balance (Semenova et al. 2007)	Depression with negative hormonal balance (Semenova et al. 2007) High sensitivity to corticosteroids. Corticosterone replacement therapy corrects many depressive changes (Semenova et al. 2007)
Stress-restress	
Desensitization to CRH (Semenova et al. 2006b)	Resistance to CRH (Shalyapina et al. 2006b)
High functional activity of the HPA, development of a depressive-like state (Shalyapina et al. 2006b)	Increased psychopathology with repeated stress, decreased functional activity of the HPA, hypersensitivity to dexamethasone (Shalyapina et al. 2006a; Shalyapina et al. 2006b)

Note: CRH — corticotropin-releasing hormone; CRH-R1 — CRH receptors type 1; HPA — hypothalamic-pituitary-adrenocortical axis.

водно-иммерсионному воздействию. По характеру формирования фокальных потенциалов при микроstimуляции срезов обонятельной коры мозга крыс судили о взаимодействии CRH с глутамат- и ГАМКергическими механизмами, которые непосредственно участвуют в генерации возбуждающих и тормозных постсинаптических потенциалов (Hoffman, Haberly 1989; Jung et al. 1990; Tseng, Haberly 1988). Оказалось при этом, что срезы мозга активных и пассивных крыс уже исходно формируют фокальные потенциалы с преобладанием либо возбуждающего, либо тормозного компонента. После стрессорного воздействия самой низкой возбудимостью отличались срезы пассивных крыс, у которых пережитое стрессорное воздействие резко уменьшало амплитуды возбуждающих постсинаптических потенциалов и одновременно увеличивало амплитуды тормозных постсинаптических потенциалов (Мокрушин и др. 2008; Шаляпина и др. 2008). При добавлении CRH в среду инкубации срезов пассивных крыс происходила полная блокада синаптической трансмиссии. Среди активных крыс после стрессирования у 60% срезов сохранялась нормальная возбудимость и была выявлена низкая чувствительность к экзогенно добавленному CRH (Мокрушин и др. 2009; Шаляпина и др. 2008). У 40% срезов активных стрессированных

крыс имелась низкая возбудимость, и у них CRH оказывал существенный ингибиторный эффект. Полученные данные указывают на то, что CRH у активных крыс угнетает активность НМДА-связанных процессов, однако степень угнетения значительно выше в срезах с низкой исходной возбудимостью. Изменения активности ГАМК-зависимых механизмов в срезах с разной исходной возбудимостью при воздействии CRH были разнонаправленными: происходило её угнетение в срезах с низкой и увеличение в срезах с нормальной возбудимостью. Результаты указывают на то, что гиперактивация CRНергических механизмов кортикальных структур мозга, моделируемая в экспериментах экзогенной аппликацией CRH на срезы мозга активных стрессированных крыс, в 40% срезов вызвала угнетение синаптической трансмиссии. В 60% срезов активных крыс CRH индуцировал противоположные реакции механизмов глутаматергической и ГАМКергической синаптической передач. В них отмечалось небольшое снижение активности глутаматергических и увеличение активности ГАМК-рецепторов.

Для дальнейшего изучения особенностей функционирования и пластичности взаимодействия CRНергической и ГАМКергической мозговых систем в изменяющихся условиях были проведены исследования с вовлечением

нейростероидов в регуляцию поведенческих схем. Были использованы модуляторы ГАМК_A-рецепторов, дегидроэпиандростерон (ДГЭА) и аллопрегнанолон, синтез которых в нервной системе причисляет их к группе нейростероидов. Известно, что нейростероиды способны активно воздействовать на все функции мозга (Mellon et al. 2001; Rupprecht 2005). Предположению Веры Георгиевны о возможном протективном действии нейростероидов ДГЭА и аллопрегнанолон способствовали многочисленные данные об их эффективности, особенно при психических заболеваниях с нарушением внимания, памяти и мыслительной деятельности (Гончаров и др. 2004; Kroboth et al. 1999). Наибольший интерес вызвали исследования с активным использованием этих нейростероидов в лечении депрессии и посттравматических психопатологий (van Broekhoven, Verkes 2003; Wang et al. 2008). Действие ДГЭА, негативного модулятора ГАМК_A-рецепторов, может быть очень многообразным, так как известно, что данная группа стероидов прямо или опосредованно влияет на весь комплекс медиаторных систем, участвующих в каскадной регуляции поведенческих процессов (Compagnone, Mellon 2000; Maninger et al. 2009; Rupprecht 2005). Сульфатная форма дегидроэпиандростерона (ДГЭА-С) отличается большей потенцией вследствие повышенной гидрофильности и предпочтительного взаимодействия с ГАМК_A-рецепторами (Majewska et al. 1990). Аллопрегнанолону отводится особая роль в регуляции функции мозга, ввиду его быстрого воздействия на возбуждающие и тормозные процессы. Его нейроактивное действие связано в основном с позитивным модулирующим влиянием на ГАМК_A-рецепторы, а также ионотропные глутаматные рецепторы, связанные с транспортом через мембрану ионов кальция (Belelli, Lambert 2005). В работах на животных с применением различных поведенческих методик был продемонстрирован анксиолитический эффект аллопрегнанолон (Akwa et al. 1999; Brot et al. 1997; Brunton, Russell 2011; Brunton et al. 2009). Известно также, что четкие анксиолитические свойства ДГЭА оказывают влияние на поведение животных только у особей с повышенной тревожностью (Обут и др. 2001; Овсякова и др. 2011; Prasad et al. 1997), что предполагает наличие индивидуальной чувствительности к действию этого стероида вследствие различий в нейромедиаторном и других компонентах организации поведенческих реакций. В новой серии опытов для определения исходного уровня тревожности все животные были протестированы в ПКЛ. Результаты этого те-

стирования показали, что активные крысы могут быть разделены на группы животных с низкой и высокой тревожностью. Нейростероиды вводили крысам до стрессорного воздействия. Стресс имитировался интраназальным введением CRH, а возникновение и развитие тревожного состояния фиксировали с помощью ПКЛ. Результаты опытов показали различное влияние ДГЭА-С (Семенова и др. 2010) и аллопрегнанолон (Семенова, Ракицкая 2013) на крыс с разным уровнем тревожности. Так, на активных низкотревожных животных ДГЭА-С оказал антистрессорное, а аллопрегнанолон — анксиолитическое воздействие. На активных высокотревожных крыс анксиолитическое влияние оказал ДГЭА-С, тогда как аллопрегнанолон только увеличил их двигательную активность. Пассивные животные из двух нейростероидов оказались более чувствительны к аллопрегнанолону, который в стрессорной ситуации, созданной введением CRH, способствовал повышению тревожности этих животных. Таким образом, в данном исследовании было показано, что у крыс с индивидуально-типологическими особенностями поведения изменение активности ГАМКергической системы после введения нейростероидов по-разному отражается на индивидуальной чувствительности этих животных к CRH.

В дальнейшем Вера Георгиевна предполагала изучить влияние CRH на фоне снижения активности ГАМКергической системы в результате блокады ГАМК_A-рецепторов пикротоксином. Это исследование было проведено уже под руководством Н. Э. Ордян (Семенова и др. 2018). По результатам тестирования в Т-лабиринте и ПКЛ были сформированы группы активных крыс с низкой (НТ) и высокой (ВТ) тревожностью. Для введения препаратов в область третьего желудочка животным вживляли колодки со стальными канюлями. Как известно, блокада ГАМК_A-рецепторов изменяет равновесие между возбуждающими и тормозными медиаторами, повышая общую рефлекторную возбудимость ЦНС. У ВТ крыс в результате устранения избыточного тормозного действия ГАМК на структуры мозга и как следствие, возможно, повышения активности ДА- и CRФергических систем (Ikemoto et al. 1997; Miklós, Kovács 2002) усиливалась ориентировочно-исследовательская активность и снижалась реактивная тревожность этих животных. У НТ крыс вследствие снижения активности ГАМКергической системы пикротоксином и, вероятно, повышения у них общей рефлекторной возбудимости ЦНС не только снижался уровень реактивной тревожности,

но происходило также усиление их изначальной гиперактивности. Вследствие расположения на дендритах тормозных нейронов глутамат-, дофамин-, ГАМК_В-, ГАМК_А-рецепторов и, таким образом, взаимовлияния различных постсинаптических процессов (Силькис 2000) снижение активности ГАМКергической системы позволило выявить особенности в стресс-реакции у животных с изначально разным уровнем личностной тревожности. У гиперактивных НТ крыс CRH на фоне инактивации ГАМКергической системы оказал сильное анксиогенное влияние, возможно, через активацию стресс-лимитирующих систем, не связанных с медиатором ГАМК, тогда как у ВТ крыс в тех же условиях наблюдалось лишь «охранительное торможение» (Шаляпина 2005).

После изучения протективных свойств ДГЭА-С в условиях кортиколиберинового стресса в отдельном опыте под руководством Веры Георгиевны было исследовано влияние этого нейростероида на развитие тревожности после водно-иммерсионного воздействия у двух групп активных крыс, изначально отличающихся по тревожности (Семенова и др. 2012). Гормональную функцию ГГАС оценивали по содержанию кортикостерона в плазме крови. Определение содержания кортикостерона не выявило каких-либо различий между подгруппами спокойных (АС) и тревожных (АТ) крыс. Предварительное трёхкратное введение ДГЭА-С оказало антистрессорное воздействие на обе группы животных. Содержание кортикостерона было достоверно ниже в подгруппах крыс, получавших перед стрессом ДГЭА-С, по сравнению с животными с введением физиологического раствора. Этот эффект ДГЭА-С в равной мере проявлялся у АС и АТ крыс. Однако у АТ животных одновременно с уменьшением содержания кортикостерона в плазме крови было зафиксировано снижение уровня тревожности, тогда как у АС крыс ДГЭА-С тормозил стрессорный выброс кортикостерона в кровь, но его предварительное введение увеличивало уровень тревожности и снижало ориентировочно-исследовательскую активность в ПКЛ. Таким образом, проведённое исследование показало, что предварительное введение ДГЭА-С снижает стресс-индуцированную активность ГГАС как у АТ, так и у АС крыс. Однако только у крыс с исходно высоким уровнем тревожности этот нейростероид предотвращает поведенческие эффекты стресса, значительно улучшая показатели тревожности и ориентировочно-исследовательской активности, тогда как у АС крыс ДГЭА-С усили-

вает поведенческие проявления стрессорной реакции.

Стресс-протективное действие ДГЭА-С, выражающееся в снижении активности коры надпочечников при стрессе, было отмечено и другими исследователями (Обут и др. 2002). В работе Т. А. Обута и соавторов (Обут и др. 2002; Овсякова и др. 2011) было показано, что введение хронически стрессированным мышам налтрексона (антагониста μ -опиоидных рецепторов) предотвращало стресс-протективный эффект ДГЭА-С, что указывает на возможное вовлечение опиоидной системы в действие ДГЭА-С на стрессорную активность ГГАС. Наряду с ГАМКергической опиоидная система является одной из ведущих стресс-лимитирующих систем, участие которой необходимо для обеспечения пластичности взаимодействия возбуждающих и тормозных механизмов и ограничения стресс-реакции на центральном и периферическом уровнях регуляции (Лишманов и др. 2012; Blum et al. 2021). Опиоидная система тесно взаимодействует с кортиколиберинергическими структурами гипоталамуса и всеми моноаминергическими подкорковыми системами, притормаживая секрецию кортиколиберина и норадреналина (Соколова и др. 2002; Шаляпина 2005; Milanés et al. 1997; Yamauchi et al. 1997). Дефицит опиоидов играет определённую роль в заболеваниях, связанных с нарушением эмоционального фона, в том числе депрессиях и ПТСР (Cota et al. 2007; Tollefson et al. 2017). Кроме того, установлено, что экзогенные опиоиды, блокируя секреторную деятельность аденогипофиза и надпочечников, снижают уровень адренкортикотропного гормона (АКТГ), кортикостероидов и адреналина в плазме крови (Лишманов и др. 2012; Niederhoffer et al. 2001; Ziegler et al. 2010).

Поиск новых фармакологических схем лечения расстройств, связанных с психотравмирующим воздействием, предполагает индивидуальный подход в связи с широким спектром проявления психопатологий и необходимостью подбора лекарственных средств в каждом конкретном случае. Принцип разделения однолинейных крыс Вистар на группы с различной поведенческой стратегией, предложенный Верой Георгиевной, используется в лабораторных исследованиях и сейчас.

Синтетический аналог лей-энкефалина фармакологический препарат «Даларгин» взаимодействует преимущественно с μ - и δ -опиоидными рецепторами, плохо проникает через гематоэнцефалический барьер, не вызывает физической зависимости и, ограничивая проявление стресс-

реакции, повышает выживаемость животных в экстремальных условиях (Лишманов и др. 2012). Под руководством Н. Э. Ордян было изучено влияние фармакологического препарата «Даларгин» на стрессорные изменения у крыс с различными индивидуально-типологическими особенностями поведения. По результатам тестирования в Т-образном лабиринте и ПКЛ были сформированы группы: активные низкотревожные (АНТ), активные высокотревожные (АВТ) и пассивные. Для формирования экспериментального аналога ПТСР использовали водно-иммерсионное воздействие в парадигме «стресс — рестресс». Результаты исследования показали, что лечение даларгином оказывает антистрессорное воздействие только на группы активных крыс (АНТ, АВТ), у которых под воздействием препарата содержание кортикостерона в крови снижается, по сравнению с животными с введением физиологического раствора (Семенова и др. 2024а). Однако у низкотревожных особей (АНТ) вследствие снижения стресс-индуцированной активности ГАС, вероятно, возникает дефицит необходимых для адаптации стрессорных гормонов надпочечников. В ответ на снижение в крови концентрации этих гормонов увеличиваются уровни CRH и АКТГ для стимуляции продукции кортикостерона и адреналина, что подтверждается увеличением размеров пучковой зоны коры и мозгового вещества надпочечников (Семенова и др. 2024б). Одновременно повы-

шенный уровень CRH может быть причиной усиления тревожности АНТ крыс, получивших лечение даларгином в модели ПТСР (Семенова и др. 2021). У высокотревожных крыс (АВТ) при развитии ПТСР-подобного состояния увеличение содержания кортикостерона в крови (Семенова и др. 2024а) сопровождается повышением уровня тревожности (Семенова и др. 2021), вероятно, вследствие нарушения регуляции ГАС по механизму отрицательной обратной связи. Лечение даларгином блокировало продукционную деятельность надпочечников, воспрепятствовав дизрегуляции ГАС и одновременно нивелируя стрессорную поведенческую реакцию высокотревожных животных. В отличие от активных крыс у пассивных животных лечение даларгином не снижает стресс-индуцированную активность ГАС. Высокая тревожность и сохранение изменений в надпочечниках, характерных для ПТСР-подобного состояния, свидетельствует об отсутствии антистрессорного действия даларгина на этих животных.

Полученные данные согласуются с результатами исследования протективных свойств ДГЭА-С, проводимого под руководством Веры Георгиевны (табл. 2): снижение уровня кортикостерона у активных крыс при действии ДГЭА-С (АС, АТ) и даларгина (АНТ, АВТ), а также разнонаправленное влияние этих веществ на показатели тревожности у спокойных (АС, АНТ) и тревожных (АТ, АВТ) животных.

Табл. 2. Влияние дегидроэпиандростерон-сульфата (ДГЭА-С) и даларгина на уровень кортикостерона, тревожность и морфологию надпочечников в условиях стресса

Группа	Параметр	Стресс	ДГЭА-С + стресс	Стресс	Стресс + даларгин
АНТ	уровень КС	↑	↓	↑	↓
	тревожность	↑	↑↑	=	↑
	толщина zF (мкм)	—	—	=	↑
	площадь МВ (мм ²)	—	—	=	↑
АВТ	уровень КС	↑	↓	↑	↓
	тревожность	↑	↓	↑	↓
	толщина zF (мкм)	—	—	↑	↓
	площадь МВ (мм ²)	—	—	=	=
пассив	уровень КС	—	—	↑	↑↑
	тревожность	—	—	↑	↑↑
	толщина zF (мкм)	—	—	↑	=
	площадь МВ (мм ²)	—	—	↓	=

Примечание: АНТ — группа активных низкотревожных крыс; АВТ — группа активных высокотревожных крыс; пассив — группа пассивных крыс; КС — кортикостерон; zF — пучковая зона коры надпочечников; МВ — мозговое вещество надпочечников; (↑) — увеличение; (↓) — уменьшение; (=) — нет изменений; в столбце «стресс» — изменение состояния по сравнению с контролем; в столбцах «ДГЭА-С+стресс», «стресс+даларгин» — изменение по сравнению с состоянием после стресса.

Table 2. Effects of dehydroepiandrosterone sulfate (DEA-S) and dalargin on corticosterone levels, anxiety, and adrenal morphology under stress

Group	Parameter	Stress	DEA-S + stress	Stress	Stress + dalargin
ALA	CS levels	↑	↓	↑	↓
	anxiety	↑	↑↑	=	↑
	zF thickness (μm)	–	–	=	↑
	adrenal medulla area (mm ²)	–	–	=	↑
AHA	CS levels	↑	↓	↑	↓
	anxiety	↑	↓	↑	↓
	zF thickness (μm)	–	–	↑	↓
	adrenal medulla area (mm ²)	–	–	=	=
passive	CS levels	–	–	↑	↑↑
	anxiety	–	–	↑	↑↑
	zF thickness (μm)	–	–	↑	=
	adrenal medulla area (mm ²)	–	–	↓	=

Note: ALA — active low-anxiety rats; AHA — active high-anxiety rats; passive — passive rats; CS — corticosterone; zF — the zona fasciculata of the adrenal cortex; (↑) — increase; (↓) — decrease; (=) — no change. For the ‘Stress’ column, changes are shown relative to control; for the ‘DEA-S + stress’ and ‘Stress + dalargin’ columns, changes are shown relative to the post-stress state.

Совокупный анализ данных морфофункционального исследования и результатов поведенческих проявлений стрессорной реакции (Семенова и др. 2021; 2024а; 2024б) подтверждает предположение Веры Георгиевны, что особи с индивидуально-типологическими отличиями поведения обладают разной организацией стресс-активационной кортиколиберинергической системы (Флеров, Шаляпина 2008), которая является пусковым звеном стресса и интегрирует в ходе его развития эндокринные функции и поведение (Шаляпина, Ракицкая 2003; Шаляпина и др. 2003). К настоящему моменту исследователями установлено, что животные, имеющие различия в индивидуально-типологических характеристиках нервной системы, отличаются также по ряду таких параметров, как энергетический и белковый обмены в мозге, метаболизм биогенных аминов, уровень свободно-радикального окисления липидов (Перцов и др. 2011; Саркисова и др. 1991; Флеров и др. 2004; Чумаков и др. 2005). Известно, что развитие депрессии во многом связано с нарушением пластичности мозга, которая в значительной степени определяется степенью модификации нейронных мембран (Барабой и др. 1992; Флеров, Герасимова 2006). Аверсивные воздействия приводят прежде всего к повреждению жизненно важных структур нервных клеток на молекулярном, субклеточном и тканевом уровнях. Основную роль при этом играют свободные радикалы, к повреждающему действию которых

особенно восприимчивы важнейшие компоненты липидного матрикса клеточных мембран — фосфолипиды, а наиболее быстрым способом модификации нейронных мембран является свободно-радикальное окисление липидов. К моменту исследования формирования депрессий у линейных крыс КНА и КЛА конкретные биохимические изменения в мозгу при развитии психопатологии изучены не были. В исследованиях, выполненных на крысах КНА и КЛА (Флеров, Шаляпина 2008), было показано, что «снижение перекисного окисления липидов у пассивных крыс в ходе “созревания” психопатологии является адаптивным процессом и лишь его усиление в период формирования выраженной депрессии отражает развитие патологического состояния. В то же время у активных особей активация перекисного окисления липидов в начальные периоды после аверсивного воздействия имеет стрессорную природу и лишь во время развития депрессии приобретает патологический характер» (Флеров, Шаляпина 2008). При этом усиление перекисного окисления липидов у активных особей наряду со стриптумом проявляется в гиппокампе, а у пассивных особей — в гипоталамусе. Эти различия могут быть следствием разной гормональной обеспеченности организма животных в этот период. У активных крыс депрессия формируется на фоне высокого уровня кортикостерона, к которому особенно чувствительны клетки гиппокампа, тогда как у пассивных особей имеет

место снижение гормональной функции ГГАС, и причиной этого может быть происходящее в этот период поражение гипоталамуса. Таким образом, у пассивных особей «с низкой пластичностью мозга адаптивные процессы направлены на сохранение того состояния, в котором они находились исходно, и это состояние в определённой мере имитирует тот “поведенческий дефицит”, который формируется у активных особей при стрессе» (Флеров, Шаляпина 2008). Эта «устойчивость», однако, может быть чисто внешней и сопровождаться глубокими системными перестройками, которые в итоге приводят к развитию устойчивого патологического состояния.

Участие свободно-радикального окисления биомолекул в регуляции приспособительного поведения и патогенезе постстрессорных психопатологий

При психопатологии создаются также условия для интенсификации образования продуктов свободно-радикального окисления биомолекул. Белки плазмы, подвергшиеся окислительной деструкции, имеют довольно большой период полураспада. Повышение уровня карбонильных групп окисленных белков является наиболее перспективным маркером интенсивности свободно-радикальных процессов при ряде патологических состояний и воздействии неблагоприятных внешних факторов. В нашей лаборатории были исследованы уровни окислительной модификации белка (ОМБ) и активности компонентов антиоксидантной системы (АОС) в сыворотке крови у крыс с установленными индивидуально-типологическими отличиями поведения не только в норме, но и при развитии постстрессорной психопатологии (Вьюшина и др. 2011). При разделении исходного массива крыс Вистар были сформированы группы активных высокотревожных (№ 1) и активных низкотревожных крыс (№ 2), группа животных со средней двигательной активностью (№ 3), по дополнительным показателям сходная с активной группой № 2, и пассивные животные (№ 4), которые отличались высокой неуравновешенностью нервных процессов, самым высоким уровнем эмоциональности и одновременно самой низкой исследовательской и двигательной активностью в отличие от всех остальных групп. В норме посттрансляционная модификация белка в процессах свободно-радикального окисления почти заблокирована у крыс группы № 4 и снижена у крыс группы № 3. При этом инду-

цированная ОМБ демонстрирует потенциальную возможность этого процесса, интенсивность которого в группе № 4 остаётся минимальной по сравнению с другими исследованными группами животных. Хотя процессы ОМБ носят случайный характер, они вовлечены в регуляцию обмена белков и в пространственно-временное распределение их в клетке. При анализе показателей ОМБ, связанных с разными аминокислотными остатками, можно предположить, что изменения структурной конформации белка, вызванные окислительной модификацией, различны у исследованных групп крыс. По-видимому, это может быть следствием структурных различий в белковых компонентах, подвергающихся свободно-радикальному окислению у разных групп животных. Это имеет большое значение в нормальных физиологических реакциях и свидетельствует о том, что поведение определяется характером биохимических процессов. Значительные различия по показателям ОМБ и АОС между группами № 1 и № 2 появляются только вслед за развитием постстрессорной психопатологии, что согласуется с данными об усилении различий между разными типами ВНД после патологических воздействий. Группа № 3 по результатам исследований выделяется среди изученных групп и имеет особенности в процессах ОМБ и активности супероксиддисмутазы (СОД), как в норме, так и после развития постстрессорной психопатологии. По результатам анализа ОМБ и активности СОД можно предположить, что животные группы № 4 в норме находятся в состоянии угнетения окислительных процессов. Вполне вероятно, что низкий уровень ОМБ и АОС является индивидуально-типологической особенностью этой группы. По результатам проведённых исследований группу № 4 можно охарактеризовать как животных со слабой нервной системой. Однако, как известно, слабость нервной системы есть результат её повышенной чувствительности к сверхслабым подпороговым раздражителям, что с эволюционной точки зрения не может свидетельствовать о «врождённой патологичности» данного типа нервной системы, а в определённых условиях оказывается весьма благоприятным. Поэтому, возможно, низкий уровень процессов свободно-радикального окисления у этой группы сопряжён с повышенной чувствительностью к сверхслабым подпороговым раздражителям. В целом на основании представленных данных можно заключить, что разная реакция на постстрессорную психопатологию у крыс с индивидуально-типологическими особенностями поведения тесно связана с изменением процессов

ОМБ и активности АОС. Эти изменения являются следствием развития психопатологии. По результатам биохимических показателей наиболее неблагоприятна реакция животных групп № 1 и № 3. По-видимому, компонент мобилизации и невозможность реализовать витальную мотивацию в данной модели пост-стрессорной психопатологии вызывает у активных крыс группы № 1 истощение адаптационных систем, что проявляется в соответствующих изменениях исследованных биохимических показателей. Реакция пассивных животных группы № 3, вероятно, определена низкой лабильностью в биохимических процессах и обусловленной этим нарушением адаптацией к резкой смене привычного окружения. Таким образом, полученные результаты косвенно подтверждают мнение Веры Георгиевны о том, что в основе различий в поведенческих стратегиях лежат различия в нейрохимических механизмах, отвечающих за стрессореактивность.

Заключение

Для реализации поведенческого компонента стрессорной реакции необходимо сопоставление ранее сформированного функционального режима организма с изменёнными параметрами, заданными стрессом. При поступающей информации о несоответствии функционирования организма условиям стресса происходит перестройка и формирование окончательной программы приспособительного поведения. У части особей это поведение имеет активный характер и при встрече с опасностью направлено на «борьбу» или «бегство». В популяции присутствуют и особи, которые для ухода от опасных ситуаций используют пассивную поведенческую стратегию «затаивания». Не пытаясь привлечь к объяснению типологических особенностей приспособительного поведения все многообразие накопленных знаний по этому вопросу, Вера Георгиевна и сотрудники лаборатории нейроэндокринологии, которую она многие годы возглавляла, сосредоточили свои исследования на CRНергической системе мозга. По меткому выражению Веры

Георгиевны, «стрессорное поведение является функционально ориентированным, и в его “симфонию нейрохимических звуков” вплетается первый медиатор и интегратор всех его звеньев — кортиколиберин» (Шаляпина 2005, 134). Особую роль Вера Георгиевна отводила CRH и в патогенезе тревожно-депрессивных расстройств, а чувствительность мозговых структур к CRH, различающаяся у активных и пассивных особей, она рассматривала как предиктор поведенческих и гормональных нарушений при стрессе. Вера Георгиевна впервые выдвинула и обосновала теорию о двух контурах нейроэндокринной регуляции функций — гипоталамическом и экстрагипоталамическом звеньях CRНергической системы мозга. Благодаря этим исследованиям классическая нейроэндокринология была переведена с гипоталамического уровня на экстрагипоталамический, расширив тем самым эту область физиологии.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Вклад авторов

- а. Семенова Ольга Геннадьевна — написание рукописи, редактирование рукописи;
- б. Вьюшина Анна Вадимовна — написание рукописи, редактирование рукописи;
- в. Ордян Наталья Эдуардовна — идея статьи, написание рукописи, редактирование рукописи.

Author Contributions

- a. Olga G. Semenova — drafted the manuscript;
- b. Anna V. Vyushina — drafted the manuscript;
- c. Natalia E. Ordyan — develop the research concept, drafted the manuscript.

Литература

- Барабой, В. А., Брехман, И. И., Голотин, В. Г., Кудряшов, Ю. Б. (1992) *Перекисное окисление и стресс*. СПб.: Наука, 148 с.
- Вьюшина, А. В., Притворова, А. В., Семенова, О. Г. и др. (2011) Взаимосвязь окислительной модификации белка и антиоксидантной системы с индивидуально-типологическими особенностями поведения у крыс в норме и при постстрессорной психопатологии. *Нейрохимия*, т. 28, № 4, с. 300–306.
- Гончаров, Н. П., Кация, Г. В., Нижник, А. Н. (2004) *Формула жизни: дегидроэпиандростерон. Свойства, метаболизм, биологическое значение*. М.: АдамантЪ, 159 с.

- Дмитриев, Ю. С., Бачманов, А. А. (1992) Особенности поведения крыс, селектированных по способности к обучению. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 42, № 2, с. 302–309.
- Лишманов, Ю. Б., Маслов, Л. Н., Нарыжная, Н. В. и др. (2012) Эндогенная опиоидная система как звено срочной и долговременной адаптации организма к экстремальным воздействиям. Перспективы клинического применения опиоидных пептидов. *Вестник Российской академии медицинских наук*, т. 67, № 6, с. 73–82. <https://doi.org/10.15690/vramn.v67i6.287>
- Маркель, А. Л., Галактионов, Ю. К., Ефимов, В. М. (1988) Факторный анализ поведения крыс в тесте открытого поля. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 38, № 5, с. 855–863.
- Миронова, В. И., Рыбникова, Е. А., Ракицкая, В. В., Шаляпина, В. Г. (2004) Содержание кортиколиберина в гипоталамусе крыс с различной стратегией поведения при постстрессорной депрессии. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 90, № 9, с. 1161–1169.
- Мокрушин, А. А., Хама-Мурад, А. Х., Семенова, О. Г., Шаляпина, В. Г. (2008) Электрофизиологические характеристики депрессивных состояний у крыс с пассивной стратегией приспособительного поведения. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 94, № 2, с. 230–237.
- Мокрушин, А. А., Хама-Мурад, А. Х., Семенова, О. Г., Шаляпина, В. Г. (2009) Эффекты экзогенной аппликации кортиколиберина на срезах обонятельной коры мозга крыс с активной стратегией приспособительного поведения в водно-иммерсионной модели депрессии. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, т. 147, № 3, с. 244–248.
- Обут, Т. А., Липина, Т. В., Корякина, Л. А., Кудрявцева, Н. Н. (2001) Является ли дегидроэпиандростерон-сульфат анксиолитическим агентом? *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 51, № 4, с. 502–506.
- Обут, Т. А., Овсюкова, М. В., Черкасова, О. П. (2002) Влияние дегидроэпиандростерон-сульфата на стресс-реактивность: μ -опиатный механизм. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 88, № 12, с. 1578–1584.
- Овсюкова, М. В., Обут, Т. А., Сарыг, С. К. (2011) Влияние дегидроэпиандростерон-сульфата на тревожное и депрессивное поведение: участие μ -опиоидных рецепторов. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 97, № 9, с. 903–913.
- Перцов, С. С., Коплик, Е. В., Калиниченко, Л. С. (2011) Интенсивность окислительных и антиоксидантных процессов в головном мозге крыс с разными параметрами поведения при острой стрессовой нагрузке. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, т. 152, № 7, с. 4–7.
- Рыбникова, Е. А., Шаляпина, В. Г., Замуруев, О. Н. (1999) Влияние введения кортиколиберина в стриатум на поведение крыс линий КНА и КЛА в открытом поле и челночной камере. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 49, № 1, с. 77–83.
- Саркисова, К. Ю., Ноздрачева, Л. В., Куликов, М. А. (1991) Взаимосвязь между индивидуальными особенностями поведения и показателями энергетического метаболизма мозга у крыс. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 41, № 5, с. 963–972.
- Семенова, М. Г., Ракицкая, В. В., Шаляпина, В. Г. (2005) Морфофункциональные изменения коры надпочечников в ходе развития постстрессорных депрессий у крыс с активной и пассивной стратегиями приспособительного поведения. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 91, № 5, с. 551–557.
- Семенова, М. Г., Ракицкая, В. В., Шаляпина, В. Г. (2007) Кортикостероидные гормоны в патогенетической гетерогенности постстрессорных депрессий. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 93, № 1, с. 63–68.
- Семенова, О. Г., Вьюшина, А. В., Притворова, А. В., Ордян, Н. Э. (2018) Влияние блокады ГАМК_A-рецепторов на изменения ориентировочно-исследовательской активности и тревожности, вызванных кортиколиберинем. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 104, № 12, с. 1478–1488. <https://doi.org/10.1134/s0869813918120087>
- Семенова, О. Г., Вьюшина, А. В., Притворова, А. В. и др. (2021) Влияние даларгина на изменение тревожности у крыс с различными индивидуально-типологическими особенностями поведения в модели ПТСР. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 71, № 5, с. 680–689. <https://doi.org/10.31857/s0044467721050099>
- Семенова, О. Г., Вьюшина, А. В., Притворова, А. В. и др. (2024a) Влияние даларгина на уровень кортикостерона у крыс с различными индивидуально-типологическими особенностями поведения в модели ПТСР. *Известия Российской Академии наук. Серия биологическая*, № 2, с. 216–222. <https://doi.org/10.31857/s1026347024020059>
- Семенова, О. Г., Вьюшина, А. В., Притворова, А. В. и др. (2024b) Морфологические изменения надпочечников у крыс с различными индивидуально-типологическими особенностями поведения в модели ПТСР после введения даларгина. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 110, № 1, с. 58–78. <https://doi.org/10.31857/s0869813924010048>
- Семенова, О. Г., Ракицкая, В. В. (2013) Избирательное влияние аллопрегнанолона на тревожность, вызванную кортиколиберинем. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, т. 156, № 12, с. 677–680.

- Семенова, О. Г., Ракицкая, В. В., Вершинина, Е. А. и др. (2010) Избирательное влияние дегидроэпиандростерон-сульфата на тревожность, вызванную кортиколиберинем. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 96, № 10, с. 988–998.
- Семенова, О. Г., Ракицкая, В. В., Пивина, С. Г., Ордян, Н. Э. (2012) Влияние дегидроэпиандростерон-сульфата на поведенческие проявления стресса у низко- и высокотревожных крыс. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 98, № 7, с. 862–870.
- Семенова, О. Г., Ракицкая, В. В., Шаляпина, В. Г. (2006а) Блокада рецепторов кортиколиберина предотвращает развитие постстрессорной психопатологии у крыс с активной стратегией приспособительного поведения. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 92, № 11, с. 1345–1350.
- Семенова, О. Г., Семенова, М. Г., Ракицкая, В. В., Шаляпина, В. Г. (2006б) Психомоторная реактивность к кортиколиберину крыс с активной и пассивной стратегией приспособительного поведения в водно-иммерсионной модели депрессии. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 92, № 8, с. 1016–1021.
- Силькис, И. Г. (2000) Взаимосвязанные биохимические процессы в нейронах стриатума, вызванные активацией возбудительного, тормозного и дофаминового входов. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 86, № 5, с. 507–518.
- Соколова, Н. А., Маслова, М. В., Маклакова, А. С., Ашмарин, И. П. (2002) Пренатальный гипоксический стресс: физиологические и биохимические последствия, коррекция регуляторными пептидами. *Успехи физиологических наук*, т. 33, № 2, с. 56–67.
- Флеров, М. А., Герасимова, И. А. (2006) Перекисное окисление липидов некоторых отделов головного мозга в развитии постстрессорных депрессивных состояний у крыс с разной стратегией адаптивного поведения. *Нейрохимия*, т. 23, № 4, с. 307–312.
- Флеров, М. А., Герасимова, И. А., Шаляпина, В. Г. (2004) Перекисное окисление липидов в некоторых гормончувствительных отделах головного мозга двух линий крыс с разной скоростью выработки условного рефлекса активного избегания в норме и при стрессе. *Нейрохимия*, т. 21, № 1, с. 52–57.
- Флеров, М. А., Шаляпина, В. Г. (2008) Свободнорадикальное окисление липидов в мозгу активных и пассивных крыс в ходе развития постстрессорных депрессий. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 94, № 5, с. 592–597.
- Чумаков, В. Н., Ливанова, Л. М., Крылин, В. В. и др. (2005) Влияние хронической невротизации на моноаминергические системы различных структур мозга крыс с различными типологическими характеристиками. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 55, № 3, с. 410–417.
- Шаляпина, В. Г. (2005) Кортиколиберин в регуляции приспособительного поведения и патогенезе постстрессорной психопатологии. В кн.: В. Г. Шаляпина, П. Д. Шабанов (ред.). *Основы нейроэндокринологии*. СПб.: Элби-СПб, с. 84–146.
- Шаляпина, В. Г., Вершинина, Е. А., Ракицкая, В. В. и др. (2006а) Изменение приспособительного поведения активных и пассивных крыс Вистар в водно-иммерсионной модели депрессии. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 56, № 4, с. 543–547.
- Шаляпина, В. Г., Мокрушин, А. А., Хама-Мурад, А. Х., Семенова, О. Г. (2008) Влияние кортиколиберина на синаптическую передачу в срезах обонятельной коры мозга крыс в водно-иммерсионной модели депрессии. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 94, № 8, с. 952–961.
- Шаляпина, В. Г., Ордян, Н. Э., Пивина, С. Г., Ракицкая, В. В. (1995) Нейроэндокринные механизмы формирования адаптивного поведения. *Физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 81, № 8, с. 94–100.
- Шаляпина, В. Г., Ракицкая, В. В. (2003) Реактивность гипофизарно-адренкортикальной системы на стресс у крыс с активной и пассивной стратегиями поведения. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 89, № 5, с. 585–590.
- Шаляпина, В. Г., Ракицкая, В. В., Петрова, Е. И. (2005) Роль кортикотропин-рилизинг гормона в нарушениях поведения после неизбежного стресса у активных и пассивных крыс. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 55, № 2, с. 241–246.
- Шаляпина, В. Г., Ракицкая, В. В., Петрова, Е. И., Миронова, В. И. (2002) Приспособительное поведение активных и пассивных крыс после интраназального введения кортикотропин-рилизинг гормона. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 88, № 9, с. 1212–1218.
- Шаляпина, В. Г., Ракицкая, В. В., Рыбникова, Е. А. (2003) Кортикотропин-рилизинг гормон в интеграции эндокринных функций и поведения. *Успехи физиологических наук*, т. 34, № 4, с. 75–92.
- Шаляпина, В. Г., Ракицкая, В. В., Семенова, М. Г., Семенова, О. Г. (2006б) Гормональная функция гипофизарно-адренкортикальной системы в патогенетической гетерогенности постстрессорных депрессий. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 92, № 4, с. 480–487.
- Шаляпина, В. Г., Рыбникова, Е. А., Ракицкая, В. В. (2000) Кортиколиберинергические механизмы неостриатума в нейроэндокринной регуляции стресса. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 86, № 11, с. 1435–1440.

- Akwa, Y., Purdy, R. H., Koob, G. F., Britton, K. T. (1999) The amygdale mediates the anxiolytic-like effect of the neurosteroid allopregnanolone in rat. *Behavioral Brain Research*, vol. 106, no. 1–2, pp. 119–125. [https://doi.org/10.1016/s0166-4328\(99\)00101-1](https://doi.org/10.1016/s0166-4328(99)00101-1)
- Authement, M. E., Langlois, L. D., Shepard, R. D. et al. (2018) A role for corticotropin-releasing factor signaling in the lateral habenula and its modulation by early-life stress. *Science Signaling*, vol. 11, no. 520, article ean6480. <https://doi.org/10.1126/scisignal.aan6480>
- Belelli, D., Lambert, J. J. (2005) Neurosteroids: Endogenous regulators of the GABA_A receptor. *Nature Reviews Neuroscience*, vol. 6, no. 7, pp. 565–575. <https://doi.org/10.1038/nrn1703>
- Berridge, C. W., Dunn, A. J. (1987) A corticotropin-releasing factor antagonist reverses the stress-induced changes of exploratory behavior in mice. *Hormones and Behavior*, vol. 21, no. 3, pp. 393–401. [https://doi.org/10.1016/0018-506x\(87\)90023-7](https://doi.org/10.1016/0018-506x(87)90023-7)
- Blum, K., Modestino, E. J., Baron, D. et al. (2021) Endorphinergic enhancement attenuation of post-traumatic stress disorder (PTSD) via activation of neuro-immunological function in the face of a viral pandemic. *Current Psychopharmacology*, vol. 10, no. 2, pp. 86–97. <https://doi.org/10.2174/221155600999210104221215>
- Brot, M. D., Akwa, Y., Purdy, R. H. et al. (1997) The anxiolytic-like effects of the neurosteroid allopregnanolone: Interactions with GABA_A receptors. *European Journal of Pharmacology*, vol. 325, no. 1, pp. 1–7. [https://doi.org/10.1016/s0014-2999\(97\)00096-4](https://doi.org/10.1016/s0014-2999(97)00096-4)
- Brunton, P. J., McKay, A. J., Ochędalski, T. et al. (2009) Central opioid inhibition of neuroendocrine stress responses in pregnancy in the rat is induced by the neurosteroid allopregnanolone. *Journal of Neuroscience*, vol. 29, no. 20, pp. 6449–6460. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0708-09.2009>
- Brunton, P. J., Russell, J. A. (2011) Allopregnanolone and suppressed hypothalamo-pituitary-adrenal axis stress responses in late pregnancy in the rat. *Stress*, vol. 14, no. 1, pp. 6–12. <https://doi.org/10.3109/10253890.2010.482628>
- Cador, M., Ahmed, S. H., Koob, G. F. et al. (1992) Corticotropin-releasing factor induces a place aversion independent of its neuroendocrine role. *Brain Research*, vol. 597, no. 2, pp. 304–309. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(92\)91487-y](https://doi.org/10.1016/0006-8993(92)91487-y)
- Chaki, S., Nakazato, A., Kennis, L. et al. (2004) Anxiolytic- and antidepressant-like profile of a new CRF₁ receptor antagonist R278995/CRA0450. *European Journal of Pharmacology*, vol. 485, no. 1–3, pp. 145–158. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2003.11.032>
- Compagnone, N. A., Mellon, S. H. (2000) Neurosteroids: Biosynthesis and function of these novel neuromodulators. *Frontiers in Neuroendocrinology*, vol. 21, no. 1, pp. 1–56. <https://doi.org/10.1006/frne.1999.0188>
- Cota, D., Steiner, M.-A., Marsicano, G. et al. (2007) Requirement of cannabinoid receptor type 1 for the basal modulation of hypothalamic-pituitary-adrenal axis function. *Endocrinology*, vol. 148, no. 4, pp. 1574–1581. <https://doi.org/10.1210/en.2005-1649>
- Dunn, A. J., Berridge, C. W. (1990) Physiological and behavioral responses to corticotropin-releasing factor administration: Is CRF a mediator of anxiety or stress responses. *Brain Research Reviews*, vol. 15, no. 2, pp. 71–100. [https://doi.org/10.1016/0165-0173\(90\)90012-D](https://doi.org/10.1016/0165-0173(90)90012-D)
- Gallagher, J. P., Orozco-Cabal, L. F., Liu, J., Shinnick-Gallagher, P. (2008) Synaptic physiology of central CRH system. *European Journal of Pharmacology*, vol. 583, no. 2–3, pp. 215–225. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2007.11.075>
- Gold, P. W., Chrousos, G., Kellner, C. et al. (1984) Psychiatric implication of basic and clinical studies with corticotropin-releasing factor. *American Journal of Psychiatry*, vol. 141, no. 5, pp. 619–627. <https://doi.org/10.1176/ajp.141.5.619>
- Hoffman, W. H., Haberly, L. B. (1989) Bursing induces persistent All-or-None EPSPs by an NMDA-dependent process in piriform cortex. *Journal of Neuroscience*, vol. 9, no. 1, pp. 206–215. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.09-01-00206.1989>
- Ikemoto, S., Kohl, R. R., McBride, W. J. (1997) GABA_A receptor blockade in the anterior ventral tegmental area increases extracellular levels of dopamine in the nucleus accumbens of rats. *Journal of Neurochemistry*, vol. 69, no. 1, pp. 137–143. <https://doi.org/10.1046/j.1471-4159.1997.69010137.x>
- Joshi, N., McAree, M., Chandler, D. (2020) Corticotropin releasing factor modulates excitatory synaptic transmission. *Vitamins and Hormones*, vol. 114, pp. 53–69. <https://doi.org/10.1016/bs.vh.2020.04.003>
- Jung, M. W., Larson, J., Lynch, G. (1990) Role of NMDA and non-NMDA receptors in synaptic transmission in rat piriform cortex. *Experimental Brain Research*, vol. 82, no. 2, pp. 451–455. <https://doi.org/10.1007/BF00231264>
- Koob, G. F., Heinrichs, S. C. (1999) A role for corticotropin releasing factor and urocortin in behavioral responses to stressors. *Brain Research*, vol. 848, no. 1–2, pp. 141–152. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(99\)01991-5](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(99)01991-5)
- Kroboth, P. D., Salek, F. S., Pittenger, A. L. et al. (1999) DHEA and DHEA-S: A review. *Journal of Clinical Pharmacology*, vol. 39, no. 4, pp. 327–348. <https://doi.org/10.1177/00912709922007903>
- Lee, Y., Davis, M. (1997) Role of the hippocampus, the bed nucleus of the stria terminalis, and the amygdala in the excitatory effect of corticotropin-releasing hormone on the acoustic startle reflex. *Journal of Neuroscience*, vol. 17, no. 16, pp. 6434–6446. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-16-06434.1997>
- Liang, K. C., Melia, K. R., Campeau, S. et al. (1992) Lesion of the central nucleus of the amygdala, but not the paraventricular nucleus of the hypothalamus, block the excitatory effects of corticotropin-releasing factor on the acoustic startle reflex. *Journal of Neuroscience*, vol. 12, no. 6, pp. 2313–2320. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.12-06-02313.1992>

- Lopes, L. M., Reis-Silva, L. L., Rodrigues, B., Crestani, C. C. (2024) Pharmacological manipulation of corticotropin-releasing factor receptors in the anterior and posterior subregions of the insular cortex differently affects anxiety-like behaviors in the elevated plus maze in rats. *BioMed Research International*, vol. 2024, article 8322844. <https://doi.org/10.1155/2024/8322844>
- Majewska, M. D., Demirgoren, S., Spivak, C. E., London, E. D. (1990) The neurosteroid dehydroepiandrosterone sulfate is an allosteric antagonist of the GABA_A receptor. *Brain Research*, vol. 526, no. 1, pp. 143–146. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(90\)90261-9](https://doi.org/10.1016/0006-8993(90)90261-9)
- Maninger, N., Wolkowitz, O. M., Reus, V. I. et al. (2009) Neurobiological and neuropsychiatric effects of dehydroepiandrosterone (DHEA) and DHEA sulfate (DHEAS). *Frontiers in Neuroendocrinology*, vol. 30, no. 1, pp. 65–91. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2008.11.002>
- Mellon, S. H., Griffin, L. D., Compagnone, N. A. (2001) Biosynthesis and action of neurosteroids. *Brain Research Reviews*, vol. 37, no. 1–3, pp. 3–12. [https://doi.org/10.1016/s0165-0173\(01\)00109-6](https://doi.org/10.1016/s0165-0173(01)00109-6)
- Miklós, I. H., Kovács, K. J. (2002) GABAergic innervation of corticotropin-releasing hormone (CRH)-secreting parvocellular neurons and its plasticity as demonstrated by quantitative immunoelectron microscopy. *Neuroscience*, vol. 113, no. 3, pp. 581–592. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(02\)00147-1](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(02)00147-1)
- Milanés, M. V., Laorden, M. L., Chapleur-Château, M., Burlet, A. (1997) Differential regulation of corticotropin-releasing factor and vasopressin in discrete brain regions after morphine administration: Correlations with hypothalamic noradrenergic activity and pituitary-adrenal response. *Naunyn-Schmiedeberg's Archives of Pharmacology*, vol. 356, no. 5, pp. 603–610. <https://doi.org/10.1007/pl00005096>
- Nemeroff, C. B. (1988) The role of corticotropin-releasing factor in the pathogenesis of major depression. *Pharmacopsychiatry*, vol. 21, no. 2, pp. 76–82. <https://doi.org/10.1055/s-2007-1014652>
- Niederhoffer, N., Hansen, H. H., Fernandez-Ruiz, J. J., Szabo, B. (2001) Effects of cannabinoids on adrenaline release from adrenal medullary cells. *British Journal of Pharmacology*, vol. 134, no. 6, pp. 1319–1327. <https://doi.org/10.1038/sj.bjp.0704359>
- Orozco-Cabal, L., Pollandt, S., Liu, J. et al. (2006) Regulation of synaptic transmission by CRF receptors. *Reviews in the Neurosciences*, vol. 17, no. 3, pp. 279–308. <https://doi.org/10.1515/revneuro.2006.17.3.279>
- Prasad, A., Imamura, M., Prasad, C. (1997) Dehydroepiandrosterone decreases behavioral despair in high- but not low-anxiety rats. *Physiology & Behavior*, vol. 62, no. 5, pp. 1053–1057. [https://doi.org/10.1016/s0031-9384\(97\)00239-4](https://doi.org/10.1016/s0031-9384(97)00239-4)
- Rupprecht, R. (2005) Neuroactive steroids. In: T. Steckler, N. H. Kalin, J. M. Reul (eds.). *Handbook of stress and the brain. Pt 1. The neurobiology of stress*. Amsterdam: Elsevier Science Publ., pp. 545–560. [https://doi.org/10.1016/S0921-0709\(05\)80030-6](https://doi.org/10.1016/S0921-0709(05)80030-6)
- Smagin, G. N., Heinrichs, S. C., Dunn, A. J. (2001) The role of CRH in behavioral responses to stress. *Peptides*, vol. 22, no. 5, pp. 713–724. [https://doi.org/10.1016/s0196-9781\(01\)00384-9](https://doi.org/10.1016/s0196-9781(01)00384-9)
- Smith, M. A., Bissette, G., Slotkin, T. A. et al. (1986) Release of corticotropin-releasing factor from rat brain regions *in vitro*. *Endocrinology*, vol. 118, no. 5, pp. 1997–2001. <https://doi.org/10.1210/endo-118-5-1997>
- Tollefson, S., Himes, M., Narendran, R. (2017) Imaging corticotropin-releasing-factor and nociceptin in addiction and PTSD models. *International Review of Psychiatry*, vol. 29, no. 6, pp. 567–579. <https://doi.org/10.1080/09540261.2017.1404445>
- Tseng, G. F., Haberly, L. B. (1988) Characterization of synaptically mediated fast and slow inhibitory processes in piriform cortex in an *in vitro* slice preparation. *Journal of Neurophysiology*, vol. 59, no. 5, pp. 1352–1376. <https://doi.org/10.1152/jn.1988.59.5.1352>
- Van Broekhoven, F., Verkes, R. J. (2003) Neurosteroids in depression: A review. *Psychopharmacology*, vol. 165, no. 2, pp. 97–110. <https://doi.org/10.1007/s00213-002-1257-1>
- Vasconcelos, M., Stein, D. J., Gallas-Lopes, M. et al. (2020) Corticotropin-releasing factor receptor signaling and modulation: Implications for stress response and resilience. *Trends in Psychiatry and Psychotherapy*, vol. 42, no. 2, pp. 195–206. <https://doi.org/10.1590/2237-6089-2018-0027>
- Wang, J. M., Liu, L., Irwin, R. W. et al. (2008) Regenerative potential of allopregnanolone. *Brain Research Reviews*, vol. 57, no. 2, pp. 398–409. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2007.08.010>
- Yamauchi, N., Shibasaki, T., Wakabayashi, I., Demura, H. (1997) Brain β -endorphin and other opioids are involved in restraint stress-induced stimulation of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis, the sympathetic nervous system, and the adrenal medulla in the rat. *Brain Research*, vol. 777, no. 1–2, pp. 140–146. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(97\)01097-4](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(97)01097-4)
- Yang, X., Geng, F. (2023) Corticotropin-releasing factor signaling and its potential role in the prefrontal cortex-dependent regulation of anxiety. *Journal of Neuroscience Research*, vol. 101, no. 12, pp. 1781–1794. <https://doi.org/10.1002/jnr.25238>
- Zhang, R., Asai, M., Mahoney, C. E. et al. (2017) Loss of hypothalamic corticotropin-releasing hormone markedly reduces anxiety behaviors in mice. *Molecular Psychiatry*, vol. 22, no. 5, pp. 733–744. <https://doi.org/10.1038/mp.2016.136>
- Ziegler, C. G., Mohn, C., Lamounier-Zepter, V. et al. (2010) Expression and function of endocannabinoid receptors in the human adrenal cortex. *Hormone and Metabolic Research*, vol. 42, no. 2, pp. 88–92. <https://dx.doi.org/10.1055/s-0029-1241860>

References

- Akwa, Y., Purdy, R. H., Koob, G. F., Britton, K. T. (1999) The amygdale mediates the anxiolytic-like effect of the neurosteroid allopregnanolone in rat. *Behavioral Brain Research*, vol. 106, no. 1–2, pp. 119–125. [https://doi.org/10.1016/s0166-4328\(99\)00101-1](https://doi.org/10.1016/s0166-4328(99)00101-1) (In English)
- Authement, M. E., Langlois, L. D., Shepard, R. D. et al. (2018) A role for corticotropin-releasing factor signaling in the lateral habenula and its modulation by early-life stress. *Science Signaling*, vol. 11, no. 520, article eaan6480. <https://doi.org/10.1126/scisignal.aan6480> (In English)
- Baraboj, V. A., Brekhman, I. I., Golotin, V. G., Kudryashov, Yu. B. (1992) *Perekisnoe okislenie i stress [Peroxidation and stress]*. Saint Petersburg: Nauka Publ., 148 p. (In Russian)
- Belelli, D., Lambert, J. J. (2005) Neurosteroids: Endogenous regulators of the GABA_A receptor. *Nature Reviews Neuroscience*, vol. 6, no. 7, pp. 565–575. <https://doi.org/10.1038/nrn1703> (In English)
- Berridge, C. W., Dunn, A. J. (1987) A corticotropin-releasing factor antagonist reverses the stress-induced changes of exploratory behavior in mice. *Hormones and Behavior*, vol. 21, no. 3, pp. 393–401. [https://doi.org/10.1016/0018-506x\(87\)90023-7](https://doi.org/10.1016/0018-506x(87)90023-7) (In English)
- Blum, K., Modestino, E. J., Baron, D. et al. (2021) Endorphinergic enhancement attenuation of post-traumatic stress disorder (PTSD) *via* activation of neuro-immunological function in the face of a viral pandemic. *Current Psychopharmacology*, vol. 10, no. 2, pp. 86–97. <https://doi.org/10.2174/2211556009999210104221215> (In English)
- Brot, M. D., Akwa, Y., Purdy, R. H. et al. (1997) The anxiolytic-like effects of the neurosteroid allopregnanolone: Interactions with GABA_A receptors. *European Journal of Pharmacology*, vol. 325, no. 1, pp. 1–7. [https://doi.org/10.1016/s0014-2999\(97\)00096-4](https://doi.org/10.1016/s0014-2999(97)00096-4) (In English)
- Brunton, P. J., McKay, A. J., Ochędalski, T. et al. (2009) Central opioid inhibition of neuroendocrine stress responses in pregnancy in the rat is induced by the neurosteroid allopregnanolone. *Journal of Neuroscience*, vol. 29, no. 20, pp. 6449–6460. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0708-09.2009> (In English)
- Brunton, P. J., Russell, J. A. (2011) Allopregnanolone and suppressed hypothalamo-pituitary-adrenal axis stress responses in late pregnancy in the rat. *Stress*, vol. 14, no. 1, pp. 6–12. <https://doi.org/10.3109/10253890.2010.482628>
- Cador, M., Ahmed, S. H., Koob, G. F. et al. (1992) Corticotropin-releasing factor induces a place aversion independent of its neuroendocrine role. *Brain Research*, vol. 597, no. 2, pp. 304–309. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(92\)91487-y](https://doi.org/10.1016/0006-8993(92)91487-y) (In English)
- Chaki, S., Nakazato, A., Kennis, L. et al. (2004) Anxiolytic- and antidepressant-like profile of a new CRF₁ receptor antagonist R278995/CRA0450. *European Journal of Pharmacology*, vol. 485, no. 1–3, pp. 145–158. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2003.11.032> (In English)
- Chumakov, V. N., Livanova, L. M., Krylin, V. V. et al. (2005) Vliyaniye khronicheskoy nevrotizatsii na monoaminergicheskie sistemy razlichnykh struktur mozga krysa s razlichnymi tipologicheskimi kharakteristikami [The influence of chronic neurotization on the monoaminergic systems of different brain structures in rats with different typological characteristics]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 55, no. 3, pp. 410–417. (In Russian)
- Compagnone, N. A., Mellon, S. H. (2000) Neurosteroids: Biosynthesis and function of these novel neuromodulators. *Frontiers in Neuroendocrinology*, vol. 21, no. 1, pp. 1–56. <https://doi.org/10.1006/frne.1999.0188> (In English)
- Cota, D., Steiner, M.-A., Marsicano, G. et al. (2007) Requirement of cannabinoid receptor type 1 for the basal modulation of hypothalamic-pituitary-adrenal axis function. *Endocrinology*, vol. 148, no. 4, pp. 1574–1581. <https://doi.org/10.1210/en.2005-1649> (In English)
- Dmitriev, Yu. S., Bachmanov, A. A. (1992) Osobennosti povedeniya krysa, selektirovannykh po sposobnosti k obucheniyu [The behavioral characteristics of rats selected for their learning capacity]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 42, no. 2, pp. 302–300. (In Russian)
- Dunn, A. J., Berridge, C. W. (1990) Physiological and behavioral responses to corticotropin-releasing factor administration: Is CRF a mediator of anxiety or stress responses. *Brain Research Reviews*, vol. 15, no. 2, pp. 71–100. [https://doi.org/10.1016/0165-0173\(90\)90012-D](https://doi.org/10.1016/0165-0173(90)90012-D) (In English)
- Flerov, M. A., Gerasimova, I. A. (2006) Perekisnoe okislenie lipidov nekotorykh otdelov golovnogogo mozga v razviti poststressornykh depressivnykh sostoyanij u krysa s raznoj strategiej adaptivnogo povedeniya [Lipid peroxidation in brain regions during development of post-stress depression in rats with different strategy of adaptive behavior]. *Nejrokhimiya*, vol. 23, no. 4, pp. 307–312. (In Russian)
- Flerov, M. A., Gerassimova, I. A., Shalyapina, V. G. (2004) Perekisnoe okislenie lipidov v nekotorykh gormonchuvstvitel'nykh otdelakh golovnogogo vozga dvukh linij krysa s raznoj skorost'yu vyrabotki uslovnogo refleksa aktivnogo izbeganiya v norme i pri stresse [Lipid peroxidation in hormone sensitive brain regions of two rats strains selected for different ability to active avoidance]. *Nejrokhimiya*, vol. 21, no. 1, pp. 52–57. (In Russian)
- Flerov, M. A., Shalyapina, V. G. (2008) Svobodnoradikal'noe okislenie lipidov v mozgu aktivnykh i passivnykh krysa v khode razvitiya poststressornykh depressij [Peroxidation of lipids in the brain of active and passive rats during development of poststress depressions]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 94, no. 5, pp. 592–597. (In Russian)
- Gallagher, J. P., Orozco-Cabal, L. F., Liu, J., Shinnick-Gallagher, P. (2008) Synaptic physiology of central CRH system. *European Journal of Pharmacology*, vol. 583, no. 2–3, pp. 215–225. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2007.11.075> (In English)

- Gold, P. W., Chrousos, G., Kellner, C. et al. (1984) Psychiatric implication of basic and clinical studies with corticotropin-releasing factor. *American Journal of Psychiatry*, vol. 141, no. 5, pp. 619–627. <https://doi.org/10.1176/ajp.141.5.619> (In English)
- Goncharov, N. P., Katsiya, G. V., Nizhnik, A. N. (2004) *Formula zhizni: dehidroepiandrosteron. Svoystva, metabolism, biologicheskoe znachenie [The formula of life: Dehydroepiandrosterone. Properties, metabolism, biological significance]*. Moscow: Adamant Publ., 159 p. (In Russian)
- Hoffman, W. H., Haberly, L. B. (1989) Bursing induces persistent All-or-None EPSPs by an NMDA-dependent process in piriform cortex. *Journal of Neuroscience*, vol. 9, no. 1, pp. 206–215. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.09-01-00206.1989> (In English)
- Ikemoto, S., Kohl, R. R., McBride, W. J. (1997) GABA_A receptor blockade in the anterior ventral tegmental area increases extracellular levels of dopamine in the nucleus accumbens of rats. *Journal of Neurochemistry*, vol. 69, no. 1, pp. 137–143. <https://doi.org/10.1046/j.1471-4159.1997.69010137.x> (In English)
- Joshi, N., McAree, M., Chandler, D. (2020) Corticotropin releasing factor modulates excitatory synaptic transmission. *Vitamins and Hormones*, vol. 114, pp. 53–69. <https://doi.org/10.1016/bs.vh.2020.04.003> (In English)
- Jung, M. W., Larson, J., Lynch, G. (1990) Role of NMDA and non-NMDA receptors in synaptic transmission in rat piriform cortex. *Experimental Brain Research*, vol. 82, no. 2, pp. 451–455. <https://doi.org/10.1007/BF00231264> (In English)
- Koob, G. F., Heinrichs, S. C. (1999) A role for corticotropin releasing factor and urocortin in behavioral responses to stressors. *Brain Research*, vol. 848, no. 1–2, pp. 141–152. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(99\)01991-5](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(99)01991-5) (In English)
- Kroboth, P. D., Salek, F. S., Pittenger, A. L. et al. (1999) DHEA and DHEA-S: A review. *Journal of Clinical Pharmacology*, vol. 39, no. 4, pp. 327–348. <https://doi.org/10.1177/00912709922007903> (In English)
- Lee, Y., Davis, M. (1997) Role of the hippocampus, the bed nucleus of the stria terminalis, and the amygdala in the excitatory effect of corticotropin-releasing hormone on the acoustic startle reflex. *Journal of Neuroscience*, vol. 17, no. 16, pp. 6434–6446. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-16-06434.1997> (In English)
- Liang, K. C., Melia, K. R., Campeau, S. et al. (1992) Lesion of the central nucleus of the amygdala, but not the paraventricular nucleus of the hypothalamus, block the excitatory effects of corticotropin-releasing factor on the acoustic startle reflex. *Journal of Neuroscience*, vol. 12, no. 6, pp. 2313–2320. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.12-06-02313.1992> (In English)
- Lishmanov, Yu. B., Maslov, L. N., Naryzhnaya, N. V. et al. (2012) Endogennaya opioidnaya sistema kak zveno srochnoj i dolgovremennoj adaptatsii organizma k ekstremal'nym vozdeystviyam. Perspektivy klinicheskogo primeneniya opioidnykh peptidov [Endogenous opioid system as a mediator of acute and long-term adaptation to stress. Prospects for clinical use of opioid peptides]. *Vestnik Rossijskoj Akademii meditsinskikh nauk — Annals of the Russian Academy of Medical Sciences*, vol. 67, no. 6, pp. 73–82. <https://doi.org/10.15690/vramn.v67i6.287> (In Russian)
- Lopes, L. M., Reis-Silva, L. L., Rodrigues, B., Crestani, C. C. (2024) Pharmacological manipulation of corticotropin-releasing factor receptors in the anterior and posterior subregions of the insular cortex differently affects anxiety-like behaviors in the elevated plus maze in rats. *BioMed Research International*, vol. 2024, article 8322844. <https://doi.org/10.1155/2024/8322844> (In English)
- Majewska, M. D., Demigoren, S., Spivak, C. E., London, E. D. (1990) The neurosteroid dehydroepiandrosterone sulfate is an allosteric antagonist of the GABA_A receptor. *Brain Research*, vol. 526, no. 1, pp. 143–146. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(90\)90261-9](https://doi.org/10.1016/0006-8993(90)90261-9) (In English)
- Maninger, N., Wolkowitz, O. M., Reus, V. I. et al. (2009) Neurobiological and neuropsychiatric effects of dehydroepiandrosterone (DHEA) and DHEA sulfate (DHEAS). *Frontiers in Neuroendocrinology*, vol. 30, no. 1, pp. 65–91. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2008.11.002> (In English)
- Markel, A. L., Galaktionov, Yu. K., Efimov, V. M. (1988) Faktornyj analiz povedeniya krysa v teste otkrytogo polya [Factor analysis of rat behavior in the open-field test]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 38, no. 5, pp. 855–863. (In Russian)
- Mellon, S. H., Griffin, L. D., Compagnone, N. A. (2001) Biosynthesis and action of neurosteroids. *Brain Research Reviews*, vol. 37, no. 1–3, pp. 3–12. [https://doi.org/10.1016/s0165-0173\(01\)00109-6](https://doi.org/10.1016/s0165-0173(01)00109-6) (In English)
- Miklós, I. H., Kovács, K. J. (2002) GABAergic innervation of corticotropin-releasing hormone (CRH)-secreting parvocellular neurons and its plasticity as demonstrated by quantitative immunoelectron microscopy. *Neuroscience*, vol. 113, no. 3, pp. 581–592. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(02\)00147-1](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(02)00147-1) (In English)
- Milanés, M. V., Laorden, M. L., Chapleur-Château, M., Burlet, A. (1997) Differential regulation of corticotropin-releasing factor and vasopressin in discrete brain regions after morphine administration: Correlations with hypothalamic noradrenergic activity and pituitary-adrenal response. *Naunyn-Schmiedeberg's Archives of Pharmacology*, vol. 356, no. 5, pp. 603–610. <https://doi.org/10.1007/pl00005096> (In English)
- Mironova, V. I., Rybnikova, E. A., Rakitskaya, V. V., Shalyapina, V. G. (2004) Soderzhanie kortikoliberina v gipotalamuse krysa s razlichnoj strategiej povedeniya pri poststressornoj depressii [Dynamics of hypothalamic CRH immune reactivity in active and passive rats in the course of development of behavioural depression]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 90, no. 9, pp. 1161–1169. (In Russian)

- Mokrushin, A. A., Hama-Murad, A. H., Semenova, O. G., Shalyapina, V. G. (2008) Elektrofiziologicheskie kharakteristiki depressivnykh sostoyanij u kryss s passivnoj strategiej prispособitel'nogo povedeniya [Electrophysiological characteristics of the discomposedly depressive status of the rats with passive strategy of the adaptive behavior]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 94, no. 2, pp. 230–237. (In Russian)
- Mokrushin, A. A., Hama-Murad, A. H., Semenova, O. G., Shalyapina, V. G. (2009) Effekty ekzogennoj aplikatsii kortikoliberina na srezakh obonyatel'noj kory mozga kryss s aktivnoj strategiej prispособitel'nogo povedeniya v vodno-immersionnoj modeli depressii [Effects of exogenous application of corticotropin-releasing hormone to slices of the olfactory cortex from rats with an active strategy of adaptive behavior on the water-immersion model of depression]. *Byulleten' eksperimental'noj biologii i meditsiny*, vol. 147, no. 3, pp. 244–248. (In Russian)
- Nemeroff, C. B. (1988) The role of corticotropin-releasing factor in the pathogenesis of major depression. *Pharmacopsychiatry*, vol. 21, no. 2, pp. 76–82. <https://doi.org/10.1055/s-2007-1014652> (In English)
- Niederhoffer, N., Hansen, H. H., Fernandez-Ruiz, J. J., Szabo, B. (2001) Effects of cannabinoids on adrenaline release from adrenal medullary cells. *British Journal of Pharmacology*, vol. 134, no. 6, pp. 1319–1327. <https://doi.org/10.1038/sj.bjp.0704359> (In English)
- Obut, T. A., Lipina, T. V., Koryakina, L. A., Kudryavtseva, N. N. (2001) Yavlyaetsya li degidroeipandrosteron-sul'fat anksioloticheskim agentom? [Is dehydroepiandrosterone sulfate an anxiolytic agent?]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 51, no. 4, pp. 502–506. (In Russian)
- Obut, T. A., Ovsiukova, M. V., Cherkasova, O. P. (2002) Vliyanie degidroeipandrosteron-sulfata na stress-reaktivnost: μ -opiatnyj mekhanizm [Effect of dehydroepiandrosterone sulfate on stress reactivity: Mu-opioid mechanism]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 88, no. 12, pp. 1578–1584. (In Russian)
- Orozco-Cabal, L., Pollandt, S., Liu, J. et al. (2006) Regulation of synaptic transmission by CRF receptors. *Reviews in the Neurosciences*, vol. 17, no. 3, pp. 279–308. <https://doi.org/10.1515/revneuro.2006.17.3.279> (In English)
- Ovsyukova, M. V., Obut, T. A., Saryg, S. K. (2011) Vliyanie degidroeipandrosteron-sulfata na trevozhnoe i depressivnoe povedenie: uchastie μ -opiidnykh retseptorov [The dehydroepiandrosterone sulfate influence on anxiety and depressive behaviour: Participation of mu-opioid receptors]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 97, no. 9, pp. 903–913. (In Russian)
- Pertsov, S. S., Koplík, E. V., Kalinichenko, L. S. (2011) Intensivnost' okislitel'nykh i antioksidantnykh protsessov v golovnom mozge kryss s raznymi parametrami povedeniya pri ostroj stressovoj nagruzke [Intensity of oxidative and antioxidant processes in the brain of rats with various behavioral characteristics during acute stress]. *Byulleten' eksperimental'noj biologii i meditsiny*, vol. 152, no. 7, pp. 4–7. (In Russian)
- Prasad, A., Imamura, M., Prasad, C. (1997) Dehydroepiandrosterone decreases behavioral despair in high- but not low-anxiety rats. *Physiology & Behavior*, vol. 62, no. 5, pp. 1053–1057. [https://doi.org/10.1016/s0031-9384\(97\)00239-4](https://doi.org/10.1016/s0031-9384(97)00239-4) (In English)
- Rupprecht, R. (2005) Neuroactive steroids. In: T. Steckler, N. H. Kalin, J. M. Reul (eds.). *Handbook of stress and the brain. Pt 1. The neurobiology of stress*. Amsterdam: Elsevier Science Publ., pp. 545–560. [https://doi.org/10.1016/S0921-0709\(05\)80030-6](https://doi.org/10.1016/S0921-0709(05)80030-6) (In English)
- Rybnikova, E. A., Shaliapina, V. G., Zamuruev, O. N. (1999) Vliyanie vvedeniya kortikoliberina v striatum na povedenie kryss linij KNA i KLA v otkrytom pole i chelnochnoj kamere [The effect of administering corticoliberin into the striatum on the open-field and shuttle-box behaviors of KHA and KLA strain rats]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 49, no. 1, pp. 77–83. (In Russian)
- Sarkisova, K. Iu., Nozdracheva, L. V., Kulikov, M. A. (1991) Vzaimosvyaz' mezhdú individual'nymi osobennostyami povedeniya i pokazatelyami energeticheskogo metabolizma mozga u kryss [The interrelation between individual behavioral characteristics and the indices of brain energy metabolism in rats]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 41, no. 5, pp. 963–972. (In Russian)
- Semenova, M. G., Rakitskaia, V. V., Shaliapina, V. G. (2005) Morfofunktsional'nye izmeneniya kory nadpochechnikov v khode razvitiya poststressornykh depressij u kryss s aktivnoj i passivnoj strategiyami prispособitel'nogo povedeniya [Morpho-functional alterations of the adrenal cortex in rats with active and passive strategy of adaptive behavior]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 91, no. 5, pp. 551–557. (In Russian)
- Semenova, M. G., Rakitskaya, V. V., Shalyapina, V. G. (2007) Kortikosteroidnye gormony v patogeneticheskoy geterogennosti poststressornykh depressij [Corticosteroid hormones in pathogenetic heterogeneity of post-stress depression]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 93, no. 1, pp. 63–68. (In Russian)
- Semenova, O. G., Rakitskaya, V. V. (2013) Izbiratel'noe vliyanie allopregnanolona na trevozhnost', vyzvannuyu kortikoliberinom [Selective effect of allopregnanolone on corticoliberin-induced anxiety]. *Byulleten' eksperimental'noj biologii i meditsiny*, vol. 156, no. 12, pp. 677–680. (In Russian)
- Semenova, O. G., Rakitskaya, V. V., Pivina, S. G., Ordyan, N. E. (2012) Vliyanie degidroeipandrosteron-sulfata na povedencheskie proyavleniya stressa u nizko- i vysokotrevozhnykh kryss [The effect of dehydroepiandrosterone-sulphate on stress behavior in high- and low-anxiety rats]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 98, no. 7, pp. 862–870. (In Russian)

- Semenova, O. G., Rakitskaya, V. V., Shaliapina, V. G. (2006a) Blokada retseptorov kortikoliberina predotvrashchaet razvitie poststressornoj psikhopatologii u kryv s aktivnoj strategiej prisposobitel'nogo povedeniya [Blockade of corticoliberin receptors prevents development of poststressor psychopathology in rats with active strategy of adaptive behavior]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 92, no. 11, pp. 1345–1350. (In Russian)
- Semenova, O. G., Rakitskaya, V. V., Vershinina, E. A. et al. (2010) Izbiratel'noe vliyanie degidroepiandrosteron-sulfata na trevozhnost', vyzvannuyu kortikoliberinom [Selective influence of dehydroepiandrosterone-sulphate on anxiety induced by corticotropin-releasing hormone injection]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 96, no. 10, pp. 988–998. (In Russian)
- Semenova, O. G., Semenova, M. G., Rakitskaya, V. V., Shalyapina, V. G. (2006b) Psikhomotornaya reaktivnost' k kortikoliberinu kryv s aktivnoj i passivnoj strategiej prisposobitel'nogo povedeniya v vodno-immersionnoj modeli depressii [Psychomotor responsiveness to CRH in rats with active and passive adaptive strategy in water-immersion paradigm of depression]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 92, no. 8, pp. 1016–1021. (In Russian)
- Semenova, O. G., Vyushina, A. V., Pritvorova, A. V., Ordyan, N. E. (2018) Vliyanie blokady GAMKA-retseptorov na izmeneniya orientirovochno-issledovatel'skoj aktivnosti i trevozhnosti, vyzvannykh kortikoliberinom [The effect of GABA_A-receptor blockade on anxiety, caused by CRF]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 104, no. 12, pp. 1478–1488. <https://doi.org/10.1134/S0869813918120087> (In Russian)
- Semenova, O. G., Vyushina, A. V., Pritvorova, A. V. et al. (2021) Vliyanie dalargina na izmenenie trevozhnosti u kryv s razlichnymi individual'no-tipologicheskimi osobennostyami povedeniya v modeli PTSR [Effects of dalargin on anxiety changes in rats with different individual-typological behavioral features in the PTSD model]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 71, no. 5, pp. 680–689. <https://doi.org/10.31857/S0044467721050099> (In Russian)
- Semenova, O. G., Vyushina, A. V., Pritvorova, A. V. et al. (2024a) Vliyanie dalargina na uroven' kortikosterona u kryv s razlichnymi individual'no-tipologicheskimi osobennostyami povedeniya v modeli PTSR [The effect of dalargin on the level of corticosterone in rats with different individual typological features of behavior in the PTSD model]. *Izvestiya Rossijskoj Akademii nauk. Seriya biologicheskaya — Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological Series*, no. 2, pp. 216–222. <https://doi.org/10.31857/S1026347024020059> (In Russian)
- Semenova, O. G., Vyushina, A. V., Pritvorova, A. V. et al. (2024b) Morfologicheskie izmeneniya nadpochechnikov u kryv s razlichnymi individual'no-tipologicheskimi osobennostyami povedeniya v modeli PTSR posle vvedeniya dalargina [Morphological adrenal glands changes in rats with different individual-typological behavior features in the PTSD model after dalargin injections]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 110, no. 1, pp. 58–78. <https://doi.org/10.31857/S0869813924010048> (In Russian)
- Shalyapina, V. G. (2005) Kortikoliberin v regulyatsii risposobitel'nogo povedeniya i patogeneze poststressornoj psikhopatologii [Corticoliberin in the regulation of adaptive behavior and the pathogenesis of post-stress psychopathology]. In: V. G. Shalyapina, P. D. Shabanov (eds.). *Osnovy nejroendokrinologii [Bases of neuroendocrinology]*. Saint Petersburg: Elbi-SPb Publ., pp. 84–146. (In Russian)
- Shalyapina, V. G., Mokrushin, A. A., Hama-Murad, A. H., Semenova, O. G. (2008) Vliyanie kortikoliberina na sinapticheskuyu peredachu v srezakh obonyatel'noj kory mozga krya v vodno-immersionnoj modeli depressii [Effects of the corticoliberin on synaptic transmission in the rat olfactory cortex slices in water-immersion model depression]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 94, no. 8, pp. 952–961. (In Russian)
- Shalyapina, V. G., Ordyan, N. E., Pivina, S. G., Rakitskaya, V. V. (1995) Nejroendokrinnye mekhanizmy formirovaniya adaptivnogo povedeniya [Neuroendocrine mechanisms of the formation of adaptive behavior]. *Fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova*, vol. 81, no. 8, pp. 94–100. (In Russian)
- Shalyapina, V. G., Rakitskaya, V. V. (2003) Reaktivnost' gipofizarno-adrenokortikal'noj sistemy na stress u kryv s aktivnoj i passivnoj strategiyami povedeniya [Stress responsiveness of the hypophyseal-adrenocortical system in rats with active and passive types of behavior]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 89, no. 5, pp. 585–590. (In Russian)
- Shalyapina, V. G., Rakitskaya, V. V., Petrova, E. I. (2005) Rol' kortikotropin-rilizing gormona v narusheniyakh povedeniya posle neizbegaemogo stressa u aktivnykh i passivnykh kryv [The role of corticotropin-releasing hormone in alteration of adaptive behavior of the active and passive rats after inescapable stress]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 55, no. 2, pp. 241–246. (In Russian)
- Shalyapina, V. G., Rakitskaya, V. V., Petrova, E. I., Mironova, V. I. (2002) Prisposobitel'noe povedenie aktivnykh i passivnykh kryv posle intranazal'nogo vvedeniya kortikotropin-rilizing gormona [Adaptive behaviour of active and passive rats after intranasal administration of the corticotropin-releasing hormone]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 88, no. 9, pp. 1212–1218. (In Russian)
- Shalyapina, V. G., Rakitskaya, V. V., Rybnikova, E. A. (2003) Kortikotropin-rilizing gormon v integratsii endokrinnyx funktsij i povedeniya [Corticotropin-releasing hormone in the regulation of adaptive behavior]. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk — Progress in Physiological Science*, vol. 34, no. 4, pp. 75–92. (In Russian)

- Shalyapina, V. G., Rakitskaya, V. V., Semenova, M. G., Semenova, O. G. (2006b) Gormonal'naya funktsiya gipofizarno-adrenokortikal'noj sistemy v patogeneticheskoj geterogennosti poststressornykh depressij [Hormonal function of the hypophyseal-adrenocortical system in the pathogenetic heterogeneity of post-stress depressions]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 92, no. 4, pp. 480–487. (In Russian)
- Shalyapina, V. G., Rybnikova, E. A., Rakitskaia, V. V. (2000) Kortikoliberinergicheskie mekhanizmy neostriatuma v nejroendokrinnnoj regulyatsii stressa [Corticoliberinergic mechanisms of the neostriatum in the neuroendocrine stress regulation]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 86, no. 11, pp. 1435–1440. (In Russian)
- Shalyapina, V. G., Vershinina, E. A., Rakitskaya, V. V. et al. (2006a) Izmenenie prisposobitel'nogo povedeniya aktivnykh i passivnykh krysv Vistar v vodno-immersionnoj modeli depressii [Alteration of active and passive Wistar rats adaptive behavior in water-immersion model of depression]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 56, no. 4, pp. 543–547. (In Russian)
- Silkis, I. G. (2000) Vzaimosvyazannye biokhimicheskie protsessy v nejronakh striatuma, vyzvannye aktivatsiej vzbuditel'nogo, tormoznogo i dofaminovogo vkhodov [Interconnected biochemical processes in striatal neurons induced by activation of excitatory, inhibitory, and dopamine inputs]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 86, no. 5, pp. 507–518. (In Russian)
- Smagin, G. N., Heinrichs, S. C., Dunn, A. J. (2001) The role of CRH in behavioral responses to stress. *Peptides*, vol. 22, no. 5, pp. 713–724. [https://doi.org/10.1016/s0196-9781\(01\)00384-9](https://doi.org/10.1016/s0196-9781(01)00384-9) (In English)
- Smith, M. A., Bissette, G., Slotkin, T. A. et al. (1986) Release of corticotropin-releasing factor from rat brain regions *in vitro*. *Endocrinology*, vol. 118, no. 5, pp. 1997–2001. <https://doi.org/10.1210/endo-118-5-1997> (In English)
- Sokolova, N. A., Maslova, M. V., Maklakova, A. S., Ashmarin, I. P. (2002) Prenatal'nyj gipoksicheskij stress: fiziologicheskie i biokhimicheskie posledstviya, korrektsiya regulatorynymi peptidami [Prenatal hypoxic stress: Physiological and biochemical consequences, correction by regulator peptides]. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk — Progress in Physiological Science*, vol. 33, no. 2, pp. 56–67. (In Russian)
- Tollefson, S., Himes, M., Narendran, R. (2017) Imaging corticotropin-releasing-factor and nociceptin in addiction and PTSD models. *International Review of Psychiatry*, vol. 29, no. 6, pp. 567–579. <https://doi.org/10.1080/09540261.2017.1404445> (In English)
- Tseng, G. F., Haberly, L. B. (1988) Characterization of synaptically mediated fast and slow inhibitory processes in piriform cortex in an *in vitro* slice preparation. *Journal of Neurophysiology*, vol. 59, no. 5, pp. 1352–1376. <https://doi.org/10.1152/jn.1988.59.5.1352> (In English)
- Van Broekhoven, F., Verkes, R. J. (2003) Neurosteroids in depression: A review. *Psychopharmacology*, vol. 165, no. 2, pp. 97–110. <https://doi.org/10.1007/s00213-002-1257-1> (In English)
- Vasconcelos, M., Stein, D. J., Gallas-Lopes, M. et al. (2020) Corticotropin-releasing factor receptor signaling and modulation: Implications for stress response and resilience. *Trends in Psychiatry and Psychotherapy*, vol. 42, no. 2, pp. 195–206. <https://doi.org/10.1590/2237-6089-2018-0027> (In English)
- Vyushina, A. V., Pritvorova, A. V., Semenova, O. G. et al. (2011) Vzaimosvyaz' okislitel'noj modifikatsii belka i antioksidantnoj sistemy s individual'no-tipologicheskimi osobennostyami povedeniya u krysv v norme i pri poststressornoj psikhopatologii [Correlation between protein oxidation and antioxidant system and individual typological particularities of rat behavior in norm and post-stress psychopathology]. *Nejrokhiimiya*, vol. 28, no. 4, pp. 300–306. (In Russian)
- Wang, J. M., Liu, L., Irwin, R. W. et al. (2008) Regenerative potential of allopregnanolone. *Brain Research Reviews*, vol. 57, no. 2, pp. 398–409. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2007.08.010> (In English)
- Yamauchi, N., Shibasaki, T., Wakabayashi, I., Demura, H. (1997) Brain β -endorphin and other opioids are involved in restraint stress-induced stimulation of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis, the sympathetic nervous system, and the adrenal medulla in the rat. *Brain Research*, vol. 777, no. 1–2, pp. 140–146. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(97\)01097-4](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(97)01097-4) (In English)
- Yang, X., Geng, F. (2023) Corticotropin-releasing factor signaling and its potential role in the prefrontal cortex-dependent regulation of anxiety. *Journal of Neuroscience Research*, vol. 101, no. 12, pp. 1781–1794. <https://doi.org/10.1002/jnr.25238> (In English)
- Zhang, R., Asai, M., Mahoney, C. E. et al. (2017) Loss of hypothalamic corticotropin-releasing hormone markedly reduces anxiety behaviors in mice. *Molecular Psychiatry*, vol. 22, no. 5, pp. 733–744. <https://doi.org/10.1038/mp.2016.136> (In English)
- Ziegler, C. G., Mohn, C., Lamounier-Zepter, V. et al. (2010) Expression and function of endocannabinoid receptors in the human adrenal cortex. *Hormone and Metabolic Research*, vol. 42, no. 2, pp. 88–92. <https://dx.doi.org/10.1055/s-0029-1241860> (In English)



УДК 57.085.23, 577.353.2, 577.29, 929

EDN THIZEZ

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-445-455>

Физиология механо- и электрорецепторов: от рецепторных структур до рецепторного белка

Н. А. Бойченко¹, Ю. В. Плахова^{✉1}, Б. В. Крылов¹

¹Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторах

Надежда Андреевна Бойченко, e-mail: nadejdanb13@yandex.ru

Юлия Владиславовна Плахова, e-mail: juliapla@mail.ru

Борис Владимирович Крылов, SPIN-код: 3946-6408, e-mail: krylov@infran.ru

Для цитирования: Бойченко, Н. А., Плахова, Ю. В., Крылов, Б. В. (2025) Физиология механо- и электрорецепторов: от рецепторных структур до рецепторного белка. *Интегративная физиология*, т. 6, № 4, с. 445–455. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-445-455> EDN THIZEZ

Получена 22 ноября 2025; прошла рецензирование 14 декабря 2025; принята 23 декабря 2025.

Финансирование: Работа поддержана средствами федерального бюджета в рамках государственного задания ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН (№1021062411787-0-3.1.8).

Права: © Н. А. Бойченко, Ю. В. Плахова, Б. В. Крылов (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY 4.0](#).

Аннотация. Представлен краткий обзор исследований в области механо- и электрорецепторной сенсорных систем, проводимых Олегом Борисовичем Ильинским, его учениками и коллегами, и полученных выдающихся результатов, которые остаются актуальными и до настоящих дней. Ещё в 1965 году Олег Борисович опубликовал в журнале *Nature* статью, в которой предсказал существование дирекционной чувствительности рецепторной структуры (тельца Пачини), что прямо указало на существование в нервном окончании этого рецепторного прибора белковых молекулярных структур — механочувствительных каналов. Фундаментальные исследования механорецепторной системы принесли в прошлом веке Олегу Борисовичу и его школе мировую известность, что подтвердила организованная им международная конференция 1974 года, прошедшая в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР. Только спустя почти полвека произошло открытие первичной аминокислотной последовательности рецепторных белков — механочувствительных каналов Piezo, что позволило в 2021 году Дэвиду Джулиусу и Ардему Патапутяну получить Нобелевскую премию. Пионерские работы Олега Борисовича и его учеников внесли неменьший вклад и в понимание физиологических механизмов функционирования электрорецепторной системы, которой обладают некоторые виды рыб, амфибий и млекопитающих. Исследования этого органа чувств рыб позволили Олегу Борисовичу и его ученикам открыть физиологический механизм восприятия магнитного поля Земли этими животными. Настоящий обзор посвящён рассмотрению влияния результатов исследований и идей этого замечательного учёного на современные тенденции развития интегративной физиологии в области сенсорных систем на примере механо- и электрорецепции.

Ключевые слова: сенсорные системы, физиологические рецепторные структуры, механорецепторы, электрорецепторы, рецепторные белки

Physiology of mechano- and electroreceptors: From receptor structures to receptor proteins

N. A. Boychenko¹, I. V. Plakhova ¹, B. V. Krylov¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Nadezhda A. Boychenko, e-mail: nadejdanb13@yandex.ru

Iuliya V. Plakhova, e-mail: juliapla@mail.ru

Boris V. Krylov, SPIN: 3946-6408, e-mail: krylov@infran.ru

For citation: Boychenko, N. A., Plakhova, I. V., Krylov, B. V. (2025) Physiology of mechano- and electroreceptors: From receptor structures to receptor proteins. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 4, pp. 445–455. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-445-455> EDN THIZEZ

Received 22 November 2025; reviewed 14 December 2025; accepted 23 December 2025.

Funding: The work was supported by funds from the federal budget within the framework of the state assignment of the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences (No. 1021062411787-0-3.1.8).

Copyright: © N. A. Boychenko, I. V. Plakhova, B. V. Krylov (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under [CC BY License 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Abstract. This article presents a brief overview of research findings in the field of mechanoreceptor and electroreceptor sensory systems, based on the outstanding contributions by Oleg B. Ilyinsky and his colleagues, — work that remains relevant to this day. As early as 1965, Ilyinsky published an article in *Nature* demonstrating directional sensitivity of a receptor structure (the Pacinian corpuscle), thereby directly predicting the existence of protein molecular structures — mechanosensitive ion channels — in the nerve terminal of this physiological receptor. Fundamental research into the mechanoreceptor system brought Oleg Ilyinsky and his school worldwide renown in the last century, as confirmed by the international conference he organized in 1974, held at the I. P. Pavlov Institute of Physiology of the USSR Academy of Sciences. Nearly half a century later, the primary amino acid sequences of the receptor proteins — the mechanosensitive Piezo channels were identified, a discovery that led to David Julius and Ardem Patapoutian receiving the Nobel Prize in 2021. The pioneering work of Oleg Ilyinsky and his colleagues made an equally significant contribution to understanding the physiological mechanisms of the electroreceptor system, possessed by some species of fish, amphibians, and mammals. Studies of this sensory organ in fish enabled Oleg Ilyinsky and his team to discover the physiological mechanism by which these animals perceive the Earth's magnetic field. This review examines the impact of this remarkable scientist's research findings and conceptual insights on contemporary trends in the development of integrative physiology in the field of sensory systems, using mechano- and electroreception as an example.

Keywords: sensory systems, physiological receptor structures, mechanoreceptors, electroreceptors, receptor proteins

*Памяти Олега Борисовича Ильинского,
нашего учителя, посвящается*

Введение

Олег Борисович Ильинский родился 5 апреля 1932 года в Ленинграде; окончил 1-й Ленинградский медицинский институт в 1955 году. 1955–1979 — аспирант, младший научный сотрудник, старший научный сотрудник, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР; 1979–1987 — заведующий лабораторией Всесоюзного кардиологического научного центра АМН СССР; 1987–1996 — заместитель директора по научной работе, заведующий лабораторией ЦНИИ спортивной медицины

ГКС СССР (РФ); академик РАЕН (1990); профессор Северо-Техасского университета, США (1996); академик Нью-Йоркской академии наук; заместитель редактора журнала «Сенсорные системы» АН СССР, член редколлегии журнала «Нейрофизиология» (1973–1982), лауреат премии им. К. М. Быкова АН СССР (рис. 1).

Родители Олега Борисовича были врачами, выпускниками 1-го Ленинградского государственного медицинского института им. акад. И. П. Павлова, Анна Владимировна Николаева и Борис Вячеславович Ильинский.

Анна Владимировна происходила из семьи высококвалифицированных ремесленников-

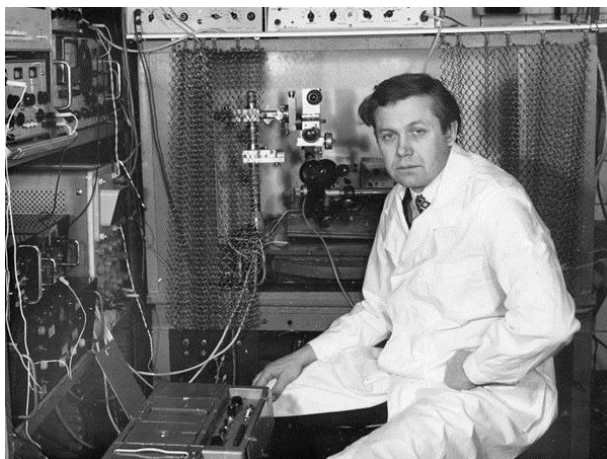


Рис. 1. Доктор биологических наук, профессор Олег Борисович Ильинский (1932–2020) (архив группы научно-исследовательской кинематографии Института физиологии им. И. П. Павлова, РАН)

Fig. 1. Prof. Oleg B. Ilyinsky, Doctor of Biological Sciences (1932–2020) (archive of the Research Cinematography Group, Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences)

ювелиров, и возможно, что Олег Борисович унаследовал свои способности к созданию сложнейших электрофизиологических экспериментальных установок именно по материнской линии. Отметим, что Анна Владимировна работала в поликлинике АН СССР.

Отец, Борис Вячеславович Ильинский (1897–1994), родился в семье потомственных священников. Окончил 1-й Ленинградский медицинский институт в 1926 году, профессор, кардиолог, доктор медицинских наук, ученик академика Г. Ф. Ланга, крупнейшего терапевта своего времени: был одним из основоположников холестеринной теории атеросклероза. Участник советско-финляндской и Великой Отечественной войн. С июня 1941 года по апрель 1944 года служил на Ленинградском фронте (армейский терапевт 23-й и 67-й армий), с июля 1944 года — главный терапевт 3-го Белорусского фронта, участвовал в Белорусской и Восточно-Прусской операциях. Подполковник медицинской службы. Награждён орденами и медалями. После войны заведовал III, затем II терапевтической кафедрами Ленинградского института усовершенствования врачей. Автор 170 научных работ и четырёх монографий.

Жена, Нина Борисовна Костелянец, работала в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР в лаборатории профессора Вадима Давыдовича Глезера и могла сделать выдающуюся научную карьеру, но всю себя посвятила семье и поддержке мужа в самых сложных жизненных ситуациях. Выростила двоих детей.

Дети: сын Пётр Олегович родился в 1965 году. Окончил Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова в 1986 году. Защитил кандидатскую диссертацию в 1990 году. Затем, вслед за родителями, переехал в США, работает по контракту в Гарвардском университете. Является автором научных работ, опубликованных в самых высокорейтинговых журналах. Дочь, Анна Олеговна, родилась в 1970 году. С 1996 года живет с мужем в США, работает в сфере высоких технологий.

Самое сложное жизненное испытание выпало на долю молодого Олега зимой 1942 года. Ему удалось выжить в самом начале Великой Отечественной войны в блокадном Ленинграде благодаря родителям врачам, которые делились своими пайками с ним, его сестрой и тётёй, с которыми жил Олег, поскольку родители работали круглосуточно. В конце зимы при эвакуации на «Дороге жизни» грузовик, в котором находился Олег Борисович с тётёй и сестрой, застрял на обочине. Обычно это завершалось трагически, но судьба решила иначе, сохранив их жизни. Случилось чудо: один из водителей остановился и помог вытащить их машину.

В 1955 году после окончания обучения в 1-м Ленинградском государственном медицинском институте Олег Борисович поступил в аспирантуру Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, в лабораторию выдающегося учёного Владимира Николаевича Черниговского. Именно такое начало карьеры Олега Борисовича не могло не привести в будущем к его замечательным успехам. В 1958 году он защитил кандидатскую диссертацию на соискание учёной степени кандидата медицинских наук на тему «Особенности действия различных наркотиков на рефлекторные дуги шейного и поясничного отделов спинного мозга». Жена, Нина Борисовна, в своих воспоминаниях отмечает, что он начал по собственной инициативе изучать одиночные механорецепторы — тельца Пачини. Именно здесь к нему пришёл большой успех: несмотря на «железный занавес», в 1965 году ему удалось опубликовать свою статью в журнале *Nature* (Ilyinsky 1965), где выходили в свет результаты только высочайшего научного уровня. Олег Борисович считал эту публикацию главной, определившей всю его жизнь. Именно она стала основой приглашения Олега Борисовича в Японию с устным докладом в том же году. По воспоминаниям Нины Борисовны: «Отправили его в туристической группе за свой счёт. Уж не помню, как мы это осилили тогда. Может, его родители поучаствовали. Это была первая и последняя поездка в капстрану из Питера».

Механорецепция

Директор института, академик Владимир Николаевич Черниговский, считал Олега Борисовича одним из талантливейших своих учеников, всегда полностью поддерживал все его начинания. Так, в октябре 1974 года под председательством Владимира Николаевича и всемирно известного профессора А. Игго в институте была проведена конференция «Somatosensory and visceral receptor mechanisms». В организационный комитет входили У. Баргманн (Киль), Х. Т. Чанг (Шанхай), Э. Де Робертис (Буэнос-Айрес), Дж. З. Янг (Лондон), Дж. П. Шаде (Амстердам), Дж. Д. Френч (Лос-Анджелес) и ряд других всемирно известных учёных. Академик В. Н. Черниговский, открывая конференцию, выступил с докладом «Tissue receptors. Historical scope. Modern view. Perspectives» (Chernigovsky 1976). В свою очередь, профессор А. Игго в своём выступлении предложил обсудить интереснейший для того времени вопрос: «Is the physiology of cutaneous receptors determined by morphology?» (Iggo 1976). Вклад Олега Борисовича в проведение этой конференции был огромным: ему удалось не только организовать финансирование для её проведения и преодолеть все организационные проблемы во времена «железного занавеса», но и показать высокий уровень развития физиологии как фундаментальной науки в нашей стране.

Через год после конференции Олег Борисович опубликовал важнейший труд своей жизни: том в «Руководстве по физиологии» под названием «Физиология механорецепторов» (Ильинский 1975). Эта фундаментальная монография состоит из 560 страниц и включает в себя ссылки почти на 2000 источников. Изложенный здесь фактический материал стал обобщением практически всех знаний, существовавших в науке в этой области. Ряд идей автора, высказанных здесь, не потеряли своей актуальности и до настоящего времени.

Действительно, механорецепторы, как и все сенсорные приборы, состоят из следующих основных элементов: 1) вспомогательного аппарата физиологического рецептора вместе с окружающими его структурами; 2) собственно рецептирующих структур, которыми могут быть как окончания сенсорного нейрона, так и специализированные рецепторные клетки; 3) структур, обеспечивающих возникновение и распространение импульсной активности, так называемых зон регенеративной деполяризации (Ильинский 1962; 1963; Davis 1961; Plyinsky et al. 1976a; 1976b). Подчеркнём, что в эти годы белковая природа

молекул рецептирующих структур ещё не была доказана. Тем удивительнее было появление публикаций, где Олег Борисович вместе со своими коллегами из Физико-технического института им. А. Ф. Иоффе АН СССР опубликовал статьи, где анализ шумов генераторного тока тельца Пачини позволил очень близко подойти к регистрации характеристик одиночных механочувствительных каналов. Только технические ограничения (шумы ламповых усилителей), к сожалению, не позволили тогда сделать это открытие (Ильинский, Фикс 1963; Ильинский и др. 1965). Тем не менее замечательная методика, разработанная Олегом Борисовичем Ильинским для изучения электрофизиологических ответов изолированного одиночного волокна механорецептора тельца Пачини, позволила зарегистрировать не только его импульсные ответы, но и знак генераторного потенциала, возникающего в ответ на контролируемое механическое воздействие. Так была открыта дирекционная чувствительность механорецептора (Ильинский 1962; 1975; Plyinsky 1965).

В это время в научном мире все ближе становилось понимание того, что рецепторный белок должен быть идентифицирован в ближайшем будущем. И одна из важнейших работ, подтверждающих это, появилась в 1973 году. Её автором был профессор Стивен Прайс, первым обнаруживший рецепторный белок в обонятельной системе (Price 1973). Олег Борисович пригласил профессора Прайса в свою лабораторию, где он рассказал о своих замечательных результатах. Не менее плодотворными были визиты и других зарубежных учёных, особенно профессора Левенштейна, публикации которого считались важнейшими в области физиологии механорецепторов (Loewenstein 1971). Интерес к поиску механорецепторного белка, по-видимому, поддержала встреча Олега Борисовича с профессором Евгением Евгеньевичем Фесенко, выдающимся биофизиком, который был в то время заведующим лабораторией Института биологической физики АН СССР и также занимался поиском рецепторного белка. Его усилия завершились замечательным открытием: в обонятельном сенсорном эпителии был обнаружен белок, служивший мишенью для молекулы камфары (Fesenko et al. 1979). В это время профессор Фесенко работал со своими сотрудниками на Карадагской биостанции в Крыму, входившей в состав Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. Возможно, именно эта встреча и определила интерес Олега Борисовича к исследованию совершенно нового для того времени направления — электрорецепции.

Электрорецепция

В 1970-е годы Олег Борисович, начиная со своими учениками практически с нуля, не только раскрыл тончайшие механизмы функционирования электрорецепторов ампул Лоренцини холоднокровных животных, но и сделал Карадагскую биологическую станцию в Крыму известной всему миру. Лаборатория начала проводить свои исследования на черноморских скалах (Андрианов и др. 1983; 1984; Броун, Крылов 1978; Броун и др. 1974; 1979; Brown et al. 1974). Затем экспедиционные выезды расширились до биостанции на Баренцевом море (Brown et al. 1979). Выдающиеся успехи пятнадцатилетней работы коллектива исследователей, руководимого Олегом Борисовичем Ильинским, были обобщены в монографии, вышедшей в свет в 1984 году (Броун, Ильинский 1984). Успехи действительно были выдающимися, о чём свидетельствует серия публикаций в *Nature* и самых высокорейтинговых журнала (Акоев et al. 1976; Brown et al. 1974; 1979), а также официальная регистрация сделанного ими открытия (Броун и др. 1992). Авторы виртуозно использовали разработанную ими методику, которая позволяла одновременно записывать импульсную активность электрорецепторов и дыхательный ритм экспериментального животного (Андрианов и др. 1983; Броун, Крылов 1978; Броун и др. 1974; 1979; 1980а; 1980b). При этом удавалось регистрировать ответы на слабые стимулы электрического или магнитного поля, включая предельно слабые воздействия вариаций электромагнитного поля Земли. В результате впервые было доказано существование у ряда животных «шестого чувства», которым служит электрорецепция. Отметим, что исследования в этой области бурно развивались во всем мире (Bennett 1971; Bullock, Heiligenberg 1986; Lissmann 1951; Lissmann, Machin 1963).

В экспедиционных условиях, разумеется, было невозможно проводить эксперимент *in situ*, а именно проводить исследования рецепторного органа электрорецепторной системы с целью поиска «рецепторного белка». Поэтому прорыв был осуществлен иными методами другими исследователями (Bennet, Clusin 1979), сумевшими доказать, что первичное преобразование стимула происходит благодаря активации ионных каналов, а именно ставших хорошо известными к этому времени кальциевых потенциалочувствительных ионных каналов. Итак, сделав огромный вклад в развитие новой области физиологии сенсорных систем, то есть в области

электрорецепции, нового «шестого чувства», Олег Борисович не дошёл до обнаружения специализированного «рецепторного белка», поскольку природа выбрала другой путь, используя в качестве молекулы-рецептора кальциевый ионный канал.

Достижения Олега Борисовича в области исследований физиологических механизмов электрорецепции не остались незамеченными. Он получил приглашение от своего коллеги приехать в Нидерланды на шесть месяцев для выполнения совместного проекта в 1974 году. Запланированные исследования электрорецепторной системы были выполнены, но без участия Олега Борисовича, хотя программа экспериментов была составлена им. По воспоминаниям Нины Борисовны, по непонятным причинам этим планам не суждено было сбыться: «Уж не помню, под каким предлогом заставили отменить поездку. Ездил только в соцстраны. В Брно (Чехословакия) получил медаль Пуркинье. Олега Борисовича неоднократно приглашали работать на Запад, в том числе в ведущие лаборатории мира, включая лабораторию Бернарда Каца, но ни разу не выпустили».

По воспоминаниям его близких: «Время работы в институте он всегда считал лучшим временем в своей жизни». По их словам, пять лауреатов Нобелевской премии в области физиологии или медицины посетили Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР в эти годы, что было обыденным явлением. Видимо, именно в течение тех лет, когда Олег Борисович работал в институте, к нему пришло понимание принципов, на которых он строил свою научную деятельность. Создав в 1972 году лабораторию общей физиологии рецепции, он направлял научную деятельность своих молодых коллег следующим образом. Он считал, что не существует «молодёжной» науки, наука должна быть такой, чтобы каждая статья становилась «классической». Результаты научной деятельности должны принадлежать всему миру, поэтому важно не просто один раз опубликовать свою работу, пусть даже в самом известном в мире журнале, а публикационная активность обязательно должна включать в себя серию высокорейтинговых статей. И ещё, подчеркнём: Олег Борисович особо отмечал, что в первую очередь необходимо выигрывать научную конкуренцию в области идей (постановка задачи научного исследования). Именно поэтому вклад научного руководителя, его знания и интуиция не менее чем на 90% определяют успех руководимого им коллектива. Видимо, благодаря именно

этому его лаборатория добивалась успехов. Он показывал тот научный путь, по которому безошибочно шли его сотрудники. Защиты кандидатских и докторских диссертаций, выполненных под его руководством, как правило, были основаны на результатах публикаций в журнале *Nature* (Brown et al. 1974; 1979; Gerasimov, Akoev 1967; Krylov, Makovsky 1978). Несмотря на то что Олег Борисович навсегда покинул институт, его ученики долгое время, основываясь на его принципах, продолжали публиковать свои результаты на самом высоком уровне (Акоев и др. 1988; Akoev et al. 1988; Krylov et al. 2017).

Заключение

В 1979 году Олег Борисович переехал вместе с семьей в Москву, а в 1996 году — в США. В своей научной деятельности он продолжал руководствоваться идеей поиска рецепторного белка, точнее, выяснения физиологической роли субстанций пептидной природы эндогенного и экзогенного происхождения, и добился в этом немалых успехов. В сфере его интересов был эндорфин, синтетический пептид даларгин и многое другое, а также лечебные методы, включая метод иглоукальвания (Усова, Морохов 1974), ведущие к практическому применению сделанных им открытий, основанных на глубоком понимании физиологических механизмов функционирования организма в норме и при патологии (Акоев и др. 1989; Афонская и др. 1986).

В США Олег Борисович работал в Университете штата Техас (University of Texas Health Science Center). О переезде в США жена, Нина Борисовна, вспоминает следующее: «Теперь, зная США, в голову бы не пришло отправляться в поисках работы в 60 лет. Только его международное имя позволило этой “авантюре” не завершиться полным крахом». В США Олега Борисовича интересовал механизм расширения рецептивных полей нейронов в ядрах спинного мозга после анестезии, также он изучал механизмы ГАМКергического модулирования роста нейритов первичных сенсорных нейронов. Важнейшие результаты этих исследований были опубликованы в высокорейтинговых журналах, что расширяет наши знания о формировании болевого ощущения и возникновении хронической боли (Ilyinsky, Mifflin 2005; Ilyinsky et al. 1990; Schwark, Ilyinsky 2001; Schwark et al. 1999).

Олег Борисович всю жизнь осуществлял свою публикационную активность на самом высоком уровне. Так, в Scopus, базе данных цитирования

рецензируемых научных работ, при его жизни было зафиксировано более 250 цитирований. Но реализовать свою мечту — обнаружить рецепторный белок — ему не удалось. К великому сожалению, дожить до времени обнаружения механочувствительного рецепторного белка Олегу Борисовичу не довелось совсем немного. Через год после его смерти, в 2021 году, «за открытие рецепторов, обеспечивающих восприятие температурных и механических стимулов», была присуждена Нобелевская премия Дэвиду Джулиусу и Ардему Патапутяну. Этим исследователям удалось выяснить первичную аминокислотную последовательность механочувствительного канала Piezo (Coste et al. 2010), т. е. того рецепторного белка, попыткам обнаружения которого были посвящены лучшие годы жизни Олега Борисовича.

Олег Борисович Ильинский был выдающимся учёным, который оставил замечательный след в истории Института физиологии им. И. П. Павлова РАН. Он был учеником академика Владимира Николаевича Черниговского, автора более четырёхсот статей и одиннадцати книг, под руководством которого в эти годы в институте работала плеяда других всемирно известных учёных. Высочайший уровень исследований задавал, конечно, сам Владимир Николаевич (Chernigovsky 1967). Его работы в области interoцепции были известны научному миру, они намного опередили своё время. Даже сегодня является актуальной поставленная им задача поиска механизмов «тёмных ощущений», не решённая до настоящего времени. Может быть, именно поэтому Олег Борисович выбрал экстерорецепторы как предмет своих исследований, пытаясь именно здесь выйти на молекулярный уровень и впервые в мире обнаружить рецепторный белок. И в двух областях сенсорной физиологии, механо- и электрорецепции, он был очень близок к решению этой задачи. Сегодня становится очевидным, что молекулярные механизмы восприятия сенсорных сигналов и регуляции их обработки чрезвычайно сложны, в них вовлечены каскады белковых молекул. Но благодаря идеям Олега Борисовича, стилю и принципам его научного поиска, его ученикам удаётся приблизиться к пониманию физиологической роли белковых структур при изучении ещё одного «шестого чувства», ноцицепции (Kalinina et al. 2023; Penniyaynen et al. 2025; Plakhova et al. 2020; Rogachevskii et al. 2022a; 2022b). Именно за это мы ему очень благодарны. Закончить эту статью хотелось бы словами Альберта Эйнштейна: «Интуиция — священный

дар, а рациональный ум — верный слуга». Нам в высшей степени повезло встретить учителя, обладающего этим священным даром и огромными знаниями. С большой благодарностью мы и сейчас считаем Олега Борисовича нашим самым дорогим соавтором.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Вклад авторов

а. Бойченко Надежда Андреевна — описание исторической части работы, доработка текста;
б. Плахова Юлия Владиславовна — описание исторической части работы, доработка текста;
в. Крылов Борис Владимирович — описание исторической и научной части работы.

Author Contributions

a. Nadezhda A. Boychenko — historical account, manuscript revision;
b. Iuliya V. Plakhova — historical account, manuscript revision;
c. Boris V. Krylov — historical account and research overview.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность канд. биол. наук Нине Борисовне Костелянец и канд. биол. наук Петру Олеговичу Ильинскому, руководителю группы научно-исследовательской кинематографии Николаю Александровичу Мальцеву.

Acknowledgements

The authors express their deep gratitude to Nina B. Kostelyanets, PhD, and Petr O. Ilyinsky, PhD, head of the scientific-research cinematography group Nikolai A. Maltsev for their valuable assistance and support.

Литература

- Акоев, Г. Н., Ильинский, О. Б., Колосова, Л. И. и др. (1989) Влияние опиоидного пептида даларгина на регенерацию седалищного нерва крысы. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 75, № 1, с. 33–37.
- Акоев, Г. Н., Киров, С. А., Крылов, Б. В., Подзорова, С. А. (1988) Кинетика инактивации тетродотоксин-чувствительных натриевых каналов в спинальных ганглиозных нейронах крыс. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 74, № 6, с. 802–808.
- Андрианов, Ю. Н., Броун, Г. Р., Ильинский, О. Б. (1984) Исследование частотных характеристик центральных нейронов электрорецепторной системы ската при действии электрических и магнитных полей. *Нейрофизиология*, т. 16, № 4, с. 464–470.
- Андрианов, Ю. Н., Броун, Г. Р., Ильинский, О. Б., Муравейко, В. М. (1983) Электрофизиологическое исследование центральных проекций ампул Лоренцини у ската. *Нейрофизиология*, т. 15, № 6, с. 611–614.
- Афонская, Н. И., Ильинский, О. Б., Кондаленко, В. Ф. и др. (1986) Влияние опиоидного пептида на заживление экспериментального инфаркта миокарда. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, т. 102, № 12, с. 754–757.
- Броун, Г. Р., Андрианов, Ю. Н., Ильинский, О. Б. (1974) О способности электрорецепторной системы черноморских скатов к восприятию магнитного поля. *Доклады Академии наук СССР*, т. 216, № 1, с. 232–234.
- Броун, Г. Р., Гаврилов, Л. Р., Жадан, Г. Г. и др. (1980а) Действие фокусированного ультразвука на электрорецепторную систему скатов и на некоторые ткани рыб и амфибий. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, т. 16, № 4, с. 352–358.
- Броун, Г. Р., Ильинский, О. Б. (1984) *Физиология электрорецепторов*. Л.: Наука, 247 с.
- Броун, Г. Р., Ильинский, О. Б., Крылов, Б. В. (1979) Реакции ампул Лоренцини в однородном электрическом поле. *Нейрофизиология*, т. 11, № 2, с. 158–166.
- Броун, Г. Р., Ильинский, О. Б., Мамадалиев, А. и др. (1980б) Функциональные характеристики электрорецепторов туркестанского сомика. *Нейрофизиология*, т. 12, № 5, с. 508–516.
- Броун, Г. Р., Ильинский, О. Б., Муравейко, В. М., Горшков, Э. С. (1992) *Закономерность рецепции водными позвоночными действия магнитного поля Земли*. Открытие № 371. Дата регистрации 20.01.1992. Зарегистрировано в Государственном реестре открытий СССР.
- Броун, Г. Р., Крылов, Б. В. (1978) Функциональная роль вспомогательных структур электрорецепторов ампул Лоренцини. *Доклады Академии наук СССР*, т. 240, № 4, с. 993–996.

- Ильинский, О. Б. (1962) Местные и распространяющиеся потенциалы одиночных механорецепторов телец Фатер-Пачини. *Доклады Академии наук СССР*, т. 142, № 2, с. 488–493.
- Ильинский, О. Б. (1963) Свойства одиночных механорецепторов телец Фатер-Пачини. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 49, № 2, с. 201–207.
- Ильинский, О. Б. (1975) *Физиология сенсорных систем*. Ч. 3. *Физиология механорецепторов*. Л.: Наука, 560 с.
- Ильинский, О. Б., Фикс, В. Б. (1963) К механизму возникновения возбуждения в одиночных механорецепторах. *Доклады Академии наук СССР*, т. 152, № 1, с. 218–220.
- Ильинский, О. Б., Фикс, В. Б., Храпкова, С. И. (1965) Действие температуры на биоэлектрическую активность телец Пачини. *Доклады Академии наук СССР*, т. 165, № 1, с. 227–229.
- Усова, М. К., Морохов, С. А. (1974) *Краткое руководство по иглоукалыванию и прижиганию*. М.: Медицина, 143 с.
- Акоев, G. N., Alekseev, N. P., Krylov, B. V. (1988) *Mechanoreceptors: Their functional organization*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., 197 p.
- Акоев, G. N., Ilyinsky, O. B., Zadan, P. M. (1976) Physiological properties of electroreceptors of marine skates. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, vol. 53, no. 2, pp. 201–209. [https://doi.org/10.1016/S0300-9629\(76\)80056-4](https://doi.org/10.1016/S0300-9629(76)80056-4)
- Bennett, M. V. L. (1971) Electric organs. In: W. S. Hoar, D. J. Randall (eds.). *Fish physiology*. Vol. 5. New York: Academic Press, pp. 347–491. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60051-5](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60051-5)
- Bennett, M. V. L., Clusin, W. T. (1979) Transduction at electroreceptors: Origins of sensitivity. In: R. A. Cone, J. E. Dowling (eds.). *Membrane transduction mechanisms*. New York: Raven Press, pp. 91–116.
- Brown, H. R., Andrianov, G. N., Ilyinsky, O. B. (1974) Magnetic field perception by electroreceptors in Black Sea skates. *Nature*, vol. 249, no. 453, pp. 178–179. <https://doi.org/10.1038/249178a0>
- Brown, H. R., Ilyinsky, O. B., Muravejko, V. M. et al. (1979) Evidence that geomagnetic variations can be detected by lorenzian ampullae. *Nature*, vol. 277, no. 5698, pp. 648–649. <https://doi.org/10.1038/277648a0>
- Bullock, T. H., Heiligenberg, W. (1986) *Electroreception*. New York: Wiley Publ., 722 p.
- Chernigovsky, V. N. (1967) *Interoreceptors*. Washington: American Psychological Association Publ., 804 p.
- Chernigovsky, V. N. (1976) Tissue receptors. Historical scope. Modern view. Perspectives. In: A. Iggo, O. B. Ilyinsky (eds.). *Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Proceedings of an International symposium*. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier Publ., pp. 3–14. (Progress in brain research. Vol. 43). [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)64333-2](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)64333-2)
- Coste, B., Mathur, J., Schmidt, M. et al. (2010) Piezo1 and Piezo2 are essential components of distinct mechanically activated cation channels. *Science*, vol. 330, no. 6000, pp. 55–60. <https://doi.org/10.1126/science.1193270>
- Davis, R. C. (1961) Physiological responses as a means of evaluating information. In: A. D. Biderman, H. Zimmer (eds.). *The manipulation of human behavior*. New York: Wiley Publ., pp. 142–168.
- Fesenko, E. E., Novoselov, V. I., Krapivinskaya, L. D. (1979) Molecular mechanisms of olfactory reception. IV. Some biochemical characteristics of the camphor receptor from rat olfactory epithelium. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) — General Subjects*, vol. 587, no. 3, pp. 424–432. [https://doi.org/10.1016/0304-4165\(79\)90446-x](https://doi.org/10.1016/0304-4165(79)90446-x)
- Gerasimov, V. D., Akoev, G. N. (1967) Effects of various ions on the resting and action potentials of the giant nerve cells of the leech *Hirudo medicinalis*. *Nature*, vol. 214, no. 5095, pp. 1351–1352. <https://doi.org/10.1038/2141351b0>
- Iggo, A. (1976) Is the physiology of cutaneous receptors determined by morphology? In: A. Iggo, O. B. Ilyinsky (eds.). *Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Proceedings of an International symposium*. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier Publ., pp. 15–31. (Progress in brain research. Vol. 43). [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)64334-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)64334-4)
- Ilyinsky, O. B. (1965) Processes of excitation and inhibition in single mechanoreceptors (Pacinian corpuscles). *Nature*, vol. 208, no. 5008, pp. 351–353. <https://doi.org/10.1038/208351a0>
- Ilyinsky, O. B., Krasnikova, T. L., Akoev, G. N., Elman, S. I. (1976a) Functional organization of mechanoreceptors. In: A. Iggo, O. B. Ilyinsky (eds.). *Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Proceedings of an International symposium*. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier Publ., pp. 195–203. (Progress in brain research. Vol. 43). [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)64351-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)64351-4)
- Ilyinsky, O., Mifflin, S. (2005) Chronic hypoxia abolishes expiratory prolongation following carotid sinus nerve stimulation in the anesthetized rat. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, vol. 146, no. 2–3, pp. 269–277. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2004.12.005>
- Ilyinsky, O. B., Surkina, I. D., Gotovtseva, E. P. et al. (1990) Immune and opioid systems in stress. *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 594, no. 1, pp. 461–462. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1990.tb40528.x>
- Ilyinsky, O. B., Volkova, N. K., Cherepnov, V. L., Krylov, B. V. (1976b) Morphofunctional properties of Pacinian corpuscles. In: A. Iggo, O. B. Ilyinsky (eds.). *Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Proceedings of an International symposium*. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier Publ., pp. 173–186. (Progress in brain research. Vol. 43). [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)64349-6](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)64349-6)
- Kalinina, A. D., Rogachevskii, I. V., Samosat, D. M. et al. (2023) Analgesic effect of the lysine-containing short peptide is due to modulation of the Na_v1.8 channel activation system. *Life*, vol. 13, no. 9, article 1800. <https://doi.org/10.3390/life13091800>

- Krylov, B. V., Makovsky, V. S. (1978) Spike frequency adaptation in amphibian sensory fibres is probably due to slow K channels. *Nature*, vol. 275, no. 5680, pp. 549–551. <https://doi.org/10.1038/275549a0>
- Krylov, B. V., Rogachevskii, I. V., Shelykh, T. N., Plakhova, V. B. (2017) *New non-opioid analgesics: Understanding molecular mechanisms on the basis of patch-clamp and quantum-chemical studies*. Sharjah: Bentham Science Publ., 203 p. (Frontiers in pain science. Vol. 1). <https://doi.org/10.2174/97816080593001170101>
- Lissmann, H. W. (1951) Continuous electrical signals from the tail of a fish. *Gymnarchus niloticus Cuv. Nature*, vol. 167, no. 4240, pp. 201–202. <https://doi.org/10.1038/167201a0>
- Lissmann, H. W., Machin, K. E. (1963) Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*). *Nature*, vol. 199, no. 4888, pp. 88–89. <https://doi.org/10.1038/199088a0>
- Loewenstein, W. R. (1971) Mechano-electric transduction in the Pacinian corpuscle. Initiation of sensory impulses in mechanoreceptors. In: *Principles of receptor physiology*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., pp. 269–290. (Handbook of sensory physiology. Vol. 1). https://doi.org/10.1007/978-3-642-65063-5_9
- Penniyaynen, V. A., Samosvat, D. M., Plakhova, V. B. et al. (2025) A novel target for analgesic substances: Physiological role of Na,K-ATPase as the signal transducer. *Frontiers in Molecular Neuroscience*, vol. 18, article 1717676. <https://doi.org/10.3389/fnmol.2025.1717676>
- Plakhova, V. B., Penniyaynen, V. A., Rogachevskii, I. V. et al. (2020) Dual mechanism of modulation of Na_v1.8 sodium channels by ouabain. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, vol. 98, no. 11, pp. 785–802. <https://dx.doi.org/10.1139/cjpp-2020-0197>
- Price, S. (1973) Phosphodiesterase in tongue epithelium: Activation by bitter taste stimuli. *Nature*, vol. 241, no. 5384, pp. 54–55. <https://doi.org/10.1038/241054a0>
- Rogachevskii, I. V., Plakhova, V. B., Penniyaynen, V. A. et al. (2022a) New approaches to the design of analgesic medicinal substances. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, vol. 100, no. 1, pp. 43–52. <https://doi.org/10.1139/cjpp-2021-0286>
- Rogachevskii, I. V., Plakhova, V. B., Penniyaynen, V. A. et al. (2022b) Arginine-containing tripeptides as analgesic substances: The possible mechanism of ligand-receptor binding to the slow sodium channel. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 23, no. 11, article 5993. <https://doi.org/10.3390/ijms23115993>
- Schwark, H. D., Ilyinsky, O. B. (2001) Inflammatory pain reduces correlated activity in the dorsal column nuclei. *Brain Research*, vol. 889, no. 1–2, pp. 295–302. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(00\)03137-1](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(00)03137-1)
- Schwark, H. D., Tennison, C. F., Ilyinsky, O. B., Fuchs, J. L. (1999) Inhibitory influences on receptive field size in the dorsal column nuclei. *Experimental Brain Research*, vol. 126, no. 3, pp. 439–442. <https://doi.org/10.1007/s002210050750>

References

- Afonskaia, N. I., Ilyinsky, O. B., Kondalenko, V. F. et al. (1986) Vliyanie opioidnogo peptida na zazhivlenie eksperimental'nogo infarkta miokarda [Effect of an opioid peptide on the healing of experimental myocardial infarct]. *Byulleten' eksperimental'noj biologii i meditsiny — Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, vol. 102, no. 12, pp. 754–757. (In Russian)
- Akoev, G. N., Alekseev, N. P., Krylov, B. V. (1988) *Mechanoreceptors: Their functional organization*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., 197 p. (In English)
- Akoev, G. N., Ilyinsky, O. B., Kolosova, L. I. et al. (1989) Vliyanie opioidnogo peptida dalargina na regeneratsiyu sedalishchnogo nerva krysy [The effect of the opioid peptide dalargin on the regeneration of the rat sciatic nerve]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR imeni I. M. Sechenova*, vol. 75, no. 1, pp. 33–37. (In Russian)
- Akoev, G. N., Ilyinsky, O. B., Zadan, P. M. (1976) Physiological properties of electroreceptors of marine skates. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, vol. 53, no. 2, pp. 201–209. [https://doi.org/10.1016/S0300-9629\(76\)80056-4](https://doi.org/10.1016/S0300-9629(76)80056-4) (In English)
- Akoev, G. N., Kirov, S. A., Krylov, B. V., Podzorova, S. A. (1988) Kinetika inaktivatsii tetrodotoksin-chuvstvitel'nykh natrievykh kanalov v spinal'nykh ganglioznykh nejronakh krysy [Kinetics of the inactivation of tetrodotoxin-sensitive sodium channels in the spinal ganglion neurons of rats]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR imeni I. M. Sechenova*, vol. 74, no. 6, pp. 802–808. (In Russian)
- Andrianov, Yu. N., Broun, G. R., Ilyinsky, O. B., Muraveiko, V. M. (1983) Elektrofiziologicheskoe issledovanie tsentral'nykh proektsij ampul Lorentsini u skata [Electrophysiological study of central projections of ampullae of lorenzini in skates]. *Nejrofiziologiya*, vol. 15, no. 6, pp. 611–614. (In Russian)
- Andrianov, Yu. N., Broun, G. R., Ilyinsky, O. B., Muraveiko, V. M. (1984) Issledovanie chastotnykh kharakteristik tsentral'nykh nejronov elektrotseptornoj sistemy skata pri dejstvii elektricheskikh i magnitnykh polej [Frequency characteristics of skate electroreceptive central neurons responding to electrical and magnetic stimulation]. *Nejrofiziologiya*, vol. 16, no. 4, pp. 464–470. (In Russian)
- Bennett, M. V. L. (1971) Electric organs. In: W. S. Hoar, D. J. Randall (eds.). *Fish physiology*. Vol. 5. New York: Academic Press, pp. 347–491. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60051-5](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60051-5) (In English)
- Bennett, M. V. L., Clusin, W. T. (1979) Transduction at electroreceptors: Origins of sensitivity. In: R. A. Cone, J. E. Dowling (eds.). *Membrane transduction mechanisms*. New York: Raven Press, pp. 91–116. (In English)

- Broun, G. R., Andrianov, Yu. N., Ilyinsky, O. B. (1974) O sposobnosti elektoretseptornoj sistemy chernomorskikh skatov k vospriyatiyu magnitnogo polya [Capability of the electroreceptor system of the Black Sea skate for magnetic field reception]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 216, no. 1, pp. 232–234. (In Russian)
- Broun, G. R., Gavrilov, L. R., Zhadan, G. G. et al. (1980a) Dejstvie fokusirovannogo ul'trazvuka na elektoretseptornuyu sistemu skatov i na nekotorye tkani ryb i amfibij [Effect of focused ultrasound on the electroreceptor system of skates and certain fish and amphibian tissues]. *Zhurnal evolyutsionnoj biokhimii i fiziologii*, vol. 16, no. 4, pp. 352–358. (In Russian)
- Broun, G. R., Ilyinsky, O. B. (1984) *Fiziologiya elektoretseptorov [Physiology of electroreceptors]*. Leningrad: Nauka Publ., 247 p. (In Russian)
- Broun, G. R., Ilyinsky, O. B., Krylov, B. V. (1979) Reaktsii ampul Lorentsini v odnorodnom elektricheskom pole [Responses of ampullae of Lorenzini in a uniform electric field]. *Nejrofiziologiya*, vol. 11, no. 2, pp. 158–166. (In Russian)
- Broun, G. R., Ilyinsky, O. B., Mamadaliev, A. et al. (1980b) Funktsional'nye kharakteristiki elektoretseptorov turkestanskogo somika [Functional characteristics of the electroreceptors of the Turkestan catfish]. *Nejrofiziologiya*, vol. 12, no. 5, pp. 508–516. (In Russian)
- Broun, G. R., Ilyinsky, O. B., Muravejko, V. M., Gorshkov, E. S. (1992) *Zakonomernost' retseptsii vodnymi pozvonochnymi dejstviya magnitnogo polya Zemli [The pattern of reception by aquatic vertebrates of the action of the Earth's magnetic field]*. Discovery No. 371. Register date 20.01.1992. Registered in the State Register of Discoveries of the USSR. (In Russian)
- Broun, G. R., Krylov, B. V. (1978) Funktsional'naya rol' vspomogatel'nykh struktur elektoretseptorov ampul Lorentsini [Functional role of the accessory structures of Lorenzini ampullar electroreceptors]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 240, no. 4, pp. 993–996. (In Russian)
- Brown, H. R., Andrianov, G. N., Ilyinsky, O. B. (1974) Magnetic field perception by electroreceptors in Black Sea skates. *Nature*, vol. 249, no. 453, pp. 178–179. <https://doi.org/10.1038/249178a0> (In English)
- Brown, H. R., Ilyinsky, O. B., Muravejko, V. M. et al. (1979) Evidence that geomagnetic variations can be detected by lorenzinian ampullae. *Nature*, vol. 277, no. 5698, pp. 648–649. <https://doi.org/10.1038/277648a0> (In English)
- Bullock, T. H., Heiligenberg, W. (1986) *Electroreception*. New York: Wiley Publ., 722 p. (In English)
- Chernigovsky, V. N. (1967) *Interoceptors*. Washington: American Psychological Association Publ., 804 p. (In English)
- Chernigovsky, V. N. (1976) Tissue receptors. Historical scope. Modern view. Perspectives. In: A. Iggo, O. B. Ilyinsky (eds.). *Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Proceedings of an International symposium*. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier Publ., pp. 3–14. (Progress in brain research. Vol. 43). [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)64333-2](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)64333-2) (In English)
- Coste, B., Mathur, J., Schmidt, M. et al. (2010) Piezo1 and Piezo2 are essential components of distinct mechanically activated cation channels. *Science*, vol. 330, no. 6000, pp. 55–60. <https://doi.org/10.1126/science.1193270> (In English)
- Davis, R. C. (1961) Physiological responses as a means of evaluating information. In: A. D. Biderman, H. Zimmer (eds.). *The manipulation of human behavior*. New York: Wiley Publ., pp. 142–168. (In English)
- Fesenko, E. E., Novoselov, V. L., Krapivinskaya, L. D. (1979) Molecular mechanisms of olfactory reception. IV. Some biochemical characteristics of the camphor receptor from rat olfactory epithelium. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) — General Subjects*, vol. 587, no. 3, pp. 424–432. [https://doi.org/10.1016/0304-4165\(79\)90446-x](https://doi.org/10.1016/0304-4165(79)90446-x) (In English)
- Gerasimov, V. D., Akoev, G. N. (1967) Effects of various ions on the resting and action potentials of the giant nerve cells of the leech *Hirudo medicinalis*. *Nature*, vol. 214, no. 5095, pp. 1351–1352. <https://doi.org/10.1038/2141351b0> (In English)
- Iggo, A. (1976) Is the physiology of cutaneous receptors determined by morphology? In: A. Iggo, O. B. Ilyinsky (eds.). *Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Proceedings of an International symposium*. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier Publ., pp. 15–31. (Progress in brain research. Vol. 43). [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)64334-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)64334-4) (In English)
- Ilyinsky, O. B. (1962) Mestnye i rasprostranyayushchiesya potentsialy odinochnykh mekhanoretseptorov telets Vater-Pachini [Local and propagating potentials of single mechanoreceptors of Vater-Pacini bodies]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 142, no. 2, pp. 488–493. (In Russian)
- Ilyinsky, O. B. (1963) Svoystva odinochnykh mekhanoretseptorov telets Vater-Pachini [Properties of single mechanoreceptors (Vater-Pacini) corpuscles]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 49, no. 2, pp. 201–207. (In Russian)
- Ilyinsky, O. B. (1965) Processes of excitation and inhibition in single mechanoreceptors (Pacini corpuscles). *Nature*, vol. 208, no. 5008, pp. 351–353. <https://doi.org/10.1038/208351a0> (In English)
- Ilyinsky, O. B. (1975) *Fiziologiya sensorynykh sistem. Ch. 3. Fiziologiya mekhanoretseptorov [Physiology of sensory systems. Pt 3. Physiology of mechanoreceptors]*. Leningrad: Nauka Publ., 560 p. (In Russian)
- Ilyinsky, O. B., Fiks, V. B. (1963) K mekhanizmu voznikoveniya vzbuzhdeniya v odinochnykh mekhanoretseptorakh [On the mechanism of excitation in single mechanoreceptors]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 152, no. 1, pp. 218–220. (In Russian)

- Ilyinsky, O. B., Fiks, V. B., Khrapkova, S. I. (1965) Dejstvie temperatury na bioelektricheskuyu aktivnost' telets Pachini [The effect of temperature on the bioelectric activity of Pacinian bodies]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 164, no. 1, pp. 227–229. (In Russian)
- Ilyinsky, O. B., Krasnikova, T. L., Akoev, G. N., Elman, S. I. (1976a) Functional organization of mechanoreceptors. In: A. Iggo, O. B. Ilyinsky (eds.). *Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Proceedings of an International symposium*. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier Publ., pp. 195–203. (Progress in brain research. Vol. 43). [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)64351-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)64351-4) (In English)
- Ilyinsky, O., Mifflin, S. (2005) Chronic hypoxia abolishes expiratory prolongation following carotid sinus nerve stimulation in the anesthetized rat. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, vol. 146, no. 2–3, pp. 269–277. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2004.12.005> (In English)
- Ilyinsky, O. B., Surkina, I. D., Gotovtseva, E. P. et al. (1990) Immune and opioid systems in stress. *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 594, no. 1, pp. 461–462. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1990.tb40528.x> (In English)
- Ilyinsky, O. B., Volkova, N. K., Cherepnov, V. L., Krylov, B. V. (1976b) Morphofunctional properties of Pacinian corpuscles. In: A. Iggo, O. B. Ilyinsky (eds.). *Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Proceedings of an International symposium*. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier Publ., pp. 173–186. (Progress in brain research. Vol. 43). [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)64349-6](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)64349-6) (In English)
- Kalinina, A. D., Rogachevskii, I. V., Samosat, D. M. et al. (2023) Analgesic effect of the lysine-containing short peptide is due to modulation of the Na_v1.8 channel activation system. *Life*, vol. 13, no. 9, article 1800. <https://doi.org/10.3390/life13091800> (In English)
- Krylov, B. V., Makovsky, V. S. (1978) Spike frequency adaptation in amphibian sensory fibres is probably due to slow K channels. *Nature*, vol. 275, no. 5680, pp. 549–551. <https://doi.org/10.1038/275549a0> (In English)
- Krylov, B. V., Rogachevskii, I. V., Shelykh, T. N., Plakhova, V. B. (2017) *New non-opioid analgesics: Understanding molecular mechanisms on the basis of patch-clamp and quantum-chemical studies*. Sharjah: Bentham Science Publ., 203 p. (Frontiers in pain science. Vol. 1). <https://doi.org/10.2174/97816080593001170101> (In English)
- Lissmann, H. W. (1951) Continuous electrical signals from the tail of a fish. *Gymnarchus niloticus Cuv. Nature*, vol. 167, no. 4240, pp. 201–202. <https://doi.org/10.1038/167201a0> (In English)
- Lissmann, H. W., Machin, K. E. (1963) Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*). *Nature*, vol. 199, no. 4888, pp. 88–89. <https://doi.org/10.1038/199088a0> (In English)
- Loewenstein, W. R. (1971) Mechano-electric transduction in the Pacinian corpuscle. Initiation of sensory impulses in mechanoreceptors. In: *Principles of receptor physiology*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., pp. 269–290. (Handbook of sensory physiology. Vol. 1). https://doi.org/10.1007/978-3-642-65063-5_9 (In English)
- Penniyaynen, V. A., Samosat, D. M., Plakhova, V. B. et al. (2025) A novel target for analgesic substances: Physiological role of Na,K-ATPase as the signal transducer. *Frontiers in Molecular Neuroscience*, vol. 18, article 1717676. <https://doi.org/10.3389/fnmol.2025.1717676> (In English)
- Plakhova, V. B., Penniyaynen, V. A., Rogachevskii, I. V. et al. (2020) Dual mechanism of modulation of Na_v1.8 sodium channels by ouabain. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, vol. 98, no. 11, pp. 785–802. <https://dx.doi.org/10.1139/cjpp-2020-0197> (In English)
- Price, S. (1973) Phosphodiesterase in tongue epithelium: Activation by bitter taste stimuli. *Nature*, vol. 241, no. 5384, pp. 54–55. <https://doi.org/10.1038/241054a0> (In English)
- Rogachevskii, I. V., Plakhova, V. B., Penniyaynen, V. A. et al. (2022a) New approaches to the design of analgesic medicinal substances. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, vol. 100, no. 1, pp. 43–52. <https://doi.org/10.1139/cjpp-2021-0286> (In English)
- Rogachevskii, I. V., Plakhova, V. B., Penniyaynen, V. A. et al. (2022b) Arginine-containing tripeptides as analgesic substances: The possible mechanism of ligand-receptor binding to the slow sodium channel. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 23, no. 11, article 5993. <https://doi.org/10.3390/ijms23115993> (In English)
- Schwark, H. D., Ilyinsky, O. B. (2001) Inflammatory pain reduces correlated activity in the dorsal column nuclei. *Brain Research*, vol. 889, no. 1–2, pp. 295–302. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(00\)03137-1](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(00)03137-1) (In English)
- Schwark, H. D., Tennison, C. F., Ilyinsky, O. B., Fuchs, J. L. (1999) Inhibitory influences on receptive field size in the dorsal column nuclei. *Experimental Brain Research*, vol. 126, no. 3, pp. 439–442. <https://doi.org/10.1007/s002210050750> (In English)
- Usova, M. K., Morokhov, S. A. (1974) *Kratkoe rukovodstvo po igloukalyvaniyu i prizhiganiyu [A short guide to acupuncture and moxibustion]*. Moscow: Meditsina Publ., 143 p. (In Russian)



Check for updates

Обзоры

УДК 681.3

EDN UUNOHQ

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-456-478>

Внедрение вычислительной техники в Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН

В. Н. Чихман ¹, С. Д. Солнушкин ¹

¹Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторах

Валерий Николаевич Чихман, SPIN-код: 2405-9435, Scopus AuthorID: 6701761501, ResearcherID: MFI-3551-2025, ORCID: 0000-0002-4955-4608, e-mail: chikhmanvn@infran.ru

Сергей Дмитриевич Солнушкин, SPIN-код: 3827-6155, Scopus AuthorID: 6602924586, ORCID: 0000-0003-4009-6716, e-mail: solnushkin@list.ru

Для цитирования: Чихман, В. Н., Солнушкин, С. Д. (2025) Внедрение вычислительной техники в Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН. *Интегративная физиология*, т. 6, № 4, с. 456–478. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-456-478> EDN UUNOHQ

Получена 9 июля 2025; прошла рецензирование 15 сентября 2025; принята 19 сентября 2025.

Финансирование: Работа выполнена за счёт средств федерального бюджета в рамках государственного задания ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН (№ 1021062411645-5-3.1.8).

Права: © В. Н. Чихман, С. Д. Солнушкин (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. Представлен исторический обзор этапов внедрения средств вычислительной техники в физиологических исследованиях, проводимых в Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН. Приводятся названия и описания используемых в разное время средств вычислительной техники, их технические характеристики и особенности. Описаны разработанные устройства для количественного измерения физиологических сигналов, их преобразования и ввода в вычислительную машину для накопления в памяти и дальнейшей обработки. Представлены устройства, реализованные как на больших универсальных ЭВМ, так и на появившихся в результате эволюции мини- и микроЭВМ. Наряду с описанием разработанных аппаратных средств приведены примеры решённых с их помощью физиологических задач. Для эффективного применения средств автоматизации эксперимента была выработана концепция построения проблемно-ориентированных средств с использованием базы данных, графического отображения сигналов в реальном времени. Приведены примеры создания в рамках этой концепции проблемно-ориентированного аппаратно-программного обеспечения для различных физиологических экспериментов. Например, для автоматизации исследований дыхания, исследования кровеносной и лимфатической систем, для обработки импульсной активности нейронов, организации управляемого стимулирующего воздействия на лабораторное животное в поведенческих экспериментах, автоматизации психофизических экспериментов по изучению зрительного восприятия и др. Названы имена математиков, программистов, инженеров, техников, участвовавших в освоении и сопровождении средств вычислительной техники в институте.

Ключевые слова: вычислительные устройства, электронные вычислительные машины, история вычислительной техники, компьютеры, информационные технологии, математическое моделирование, вычислительный центр

Implementation of computer technology at the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences

V. N. Chikhman ¹, S. D. Solnushkin ¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Valeriy N. Chikhman, SPIN: [2405-9435](#), Scopus AuthorID: [6701761501](#), ResearcherID: [MFI-3551-2025](#), ORCID: [0000-0002-4955-4608](#), e-mail: chikhmanvn@infran.ru

Sergey D. Solnushkin, SPIN: [3827-6155](#), Scopus AuthorID: [6602924586](#), ORCID: [0000-0003-4009-6716](#), e-mail: solnushkin@list.ru

For citation: Chikhman, V. N., Solnushkin, S. D. (2025) Implementation of computer technology at the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 4, pp. 456–478. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-456-478> EDN UUNOHQ

Received 9 July 2025; reviewed 15 September 2025; accepted 19 September 2025.

Funding: The work was carried out at the expense of the federal budget within the framework of the state assignment of the Pavlov Institute of Physiology RAS (No. 1021062411645-5-3.1.8).

Copyright: © V. N. Chikhman, S. D. Solnushkin (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under [CC BY License 4.0](#).

Abstract. The article provides a historical overview of the stages of computer technology implementation in physiological research conducted at the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences. It discusses names and descriptions of computer technology used at different periods, along with their technical characteristics and features. It also describes devices developed for the quantitative measurement of physiological signals, including their transformation and input into computers for memory storage and subsequent processing. The systems discussed range from large general-purpose computers to the mini- and microcomputers that emerged as technology evolved. Along with the description of the developed hardware, the article provides examples of physiological problems addressed using these tools. To facilitate the effective use of experimental automation, a concept was developed for constructing problem-oriented tools incorporating databases and real-time graphical display of signals. Examples of problem-oriented hardware and software for various physiological experiments within the framework of this concept are given, including automation of respiration studies, investigation of the circulatory and lymphatic systems, processing of neuronal impulse activity, organization of controlled stimulation in behavioral experiments, and automation of psychophysical studies on visual perception, among others. The article acknowledges the names of mathematicians, programmers, engineers, and technicians who participated in the development and maintenance of computer technology at the Institute.

Keywords: computing devices, electronic computers, history of computing technology, computers, information technology, mathematical modeling, computing center

Введение

Постоянная потребность в ускорении выполнения и в расширении счётных операций на всём протяжении существования и развития человечества была и является причиной появления многочисленных изобретений и открытий, воплотившихся в множестве счётных устройств и механизмов — от примитивных приспособлений в виде абака до современных индивидуальных смартфонов и суперЭВМ для реализации систем искусственного интеллекта.

Во многих публикациях рассмотрены эволюционные и революционные этапы создания средств вычислительной техники от древних времён до сегодняшнего дня (Гутер, Полунов 1981; Полунов 2004). В ряде работ приведены

сведения об изобретениях и открытиях в науке и технике, способствовавших развитию вычислительных средств, опубликованы параметры классификации вычислительных средств по типам, назначению, техническим характеристикам (Апокин, Майстров 1990; Казакова 2011; Чихман 2025). Вычислительные устройства широко используются во всех областях жизни и, конечно, являются важнейшей частью методического обеспечения научных физиологических исследований. Современные физиологические экспериментальные исследования трудно представить без внедрения и совершенствования методов измерения разнообразных параметров исследуемых организмов, проведения расчётов при широко используемых приёмах математического моделирования.

В статье приводится исторический обзор этапов внедрения вычислительных устройств в Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН.

Счётные устройства и аналоговая техника

Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР был основан в 1925 году. Можно предположить, что в качестве счётных инструментов, например для выполнения бухгалтерских работ, в институте в 1920-х годах использовали обыкновенные русские счёты (один из вариантов абака). Вполне вероятно, что для выполнения различных расчётов учёные института могли использовать в качестве вычислительного инструмента логарифмическую линейку. В послевоенные годы и вплоть до 1970-х годов в бухгалтерии и научных подразделениях института применяли механические арифмометры «Феликс». Со временем для расчётов стали использовать разнообразные электронные калькуляторы (рис. 1).



Рис. 1. Электронный калькулятор (Источник: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/8f/Casio_fx-991ES_Calculator_New.jpg)

Fig. 1. Electronic calculator (URL: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/8f/Casio_fx-991ES_Calculator_New.jpg)

В 1960-х годах по мере внедрения в физиологические исследования математических методов в лабораториях института появились аналоговые вычислительные устройства (Бороздин и др. 1980; Кожевников, Мещерский 1963; Романов 1974, 1975). Аналоговая вычислительная машина представляет числовые данные при помощи физических параметров, например таких, как электрическое напряжение (Смолов 1972). То есть входные, промежуточные и выходные данные аналоговой машины представляют напряжения — непрерывные аналоги математических переменных решаемой биологической задачи. Эти напряжения преобразуются операционными усилителями и потенциометрами, которые выполняют математические операции сложения, вычитания, умножения. Аналоговая вычислительная техника предназначалась в основном для моделирования в реальном масштабе времени линейных и нелинейных динамических систем, описываемых дифференциальными уравнениями. Аналоговые устройства предоставляли высокую скорость вычислений в реальном масштабе времени за счёт параллельных действий, обеспечивая высокое быстродействие при сравнительно низкой стоимости, простое сопряжение с экспериментальной аппаратурой, удобное взаимодействие пользователя с машиной. Аналоговые машины широко использовали в 1950–1960-е годы для математического моделирования ракетных систем и комплексов космических кораблей, самолётов, судов, энергетических установок и других объектов на всех этапах их создания. Кроме того, эти средства внедряли для решения задач в медицине, биологии. Аналоговые вычислительные машины применяли, например, для исследования нейронных сетей при реализации математической модели Ходжкина и Хаксли, описывающей возбуждение аксона.

В институте в лаборатории физиологии движений (зав. — проф. Н. А. Рокотова) эксплуатировали аналоговую вычислительную машину МН-7 (рис. 2), предназначенную для исследования динамических систем методом математического моделирования.

Установка работала в реальном масштабе времени. Результат решения задач можно было наблюдать на электронно-лучевом индикаторе. Машина выполняла основные операции: суммирование, умножение на коэффициент, интегрирование, инвертирование, перемножение и деление двух зависимых переменных, воспроизведение нелинейных функций от одной переменной. Разработанная в 1958 году советскими



Рис. 2. Аналоговая машина МН-7

(Источник: https://www.computerra.ru/wp-content/uploads/2018/08/analog_02.jpeg)

Fig. 2. MN-7 analog machine

(URL: https://www.computerra.ru/wp-content/uploads/2018/08/analog_02.jpeg)

учёными следующая модификация данной аналоговой машины МН-10 стала первой в мире полупроводниковой аналоговой машиной, демонстрировавшейся на выставке в Нью-Йорке в июне 1959 года. Эти машины производили на заводе математических машин в г. Томске. В лаборатории физиологии движений аналоговую машину МН-7 применяли для тестирования мышечных рецепторов при различных условиях удержания позы или совершения движений, а также в экспериментах по исследованию следящих движений человека (Романов 1974; 1975; Шапков, Романов 1972).

Однако аналоговая вычислительная техника, обеспечивая высокую скорость параллельных вычислений, уступала цифровой в точности и способности запоминать данные. Количество операционных усилителей аналоговых машин ограничивало сложность решаемых математических выражений.

Дальнейшие этапы применения вычислительной техники в Институте физиологии были связаны с внедрением (наряду с продолжением эксплуатации аналоговой техники) цифровых электронных вычислительных машин.

Электронные вычислительные машины

В конце 1960-х годов в научно-техническом отделе института (НТО) была установлена цифровая ЭВМ «МИР-1» (сокращение от «Машина

для инженерных расчётов») (рис. 3). Данная машина была создана в киевском Институте кибернетики Академии наук СССР в 1960-х годах под руководством академика В. М. Глушкова и предназначалась для установки в учебных заведениях и научных организациях. В машине использовалась десятичная система счисления. Действия могли выполняться с числами произвольной разрядности и произвольной длины, ограниченной только объёмом памяти в 4096 символов. Время на выполнение операции сложения составляло 50 мкс. Среднее быстродействие составляло величину около 1–2 тыс. операций в секунду. В комплект машины входила электрическая печатная машинка для ввода и вывода информации со скоростью семь знаков в секунду. Управление машиной было организовано на микропрограммном принципе. С помощью микропрограмм выполнялось большинство арифметических действий. Вычисление элементарных функций выполнялось перед трансляцией и интерпретацией входной программы. Микрокоманды машины МИР-1 записывались на сменных микропрограммных матрицах.

Это позволяло менять набор арифметических и логических операций и быстро изменять характер использования машины. ЭВМ имела аппаратно реализованный машинный язык, близкий к языкам программирования высокого уровня. Отметим, что МИР-1 была единственной



Рис. 3. ЭВМ МИР-1 (Источник: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/ru/thumb/0/04/Computer_MIR-1.jpg/220px-Computer_MIR-1.jpg)

Fig. 3. MIR-1 computer (URL: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/ru/thumb/0/04/Computer_MIR-1.jpg/220px-Computer_MIR-1.jpg)

советской вычислительной машиной, купленной фирмой IBM в 1967 году.

Однако для удовлетворения всёвозрастающих научных потребностей Института физиологии в счётных устройствах мощности данной техники было явно недостаточно. Постановлением Президиума АН СССР (Решение № 30-37-516 от 5 июня 1969 г.) при активном содействии академика В. Н. Черниговского, чл.-корр. А. М. Уголева, профессоров К. П. Иванова, Н. Ф. Суворова, В. А. Кожевникова, Л. А. Чистович, В. Д. Глезера, В. А. Кислякова, Н. А. Рокотовой, М. И. Митюшова, Я. А. Альтмана в Институте физиологии была организована лаборатория прикладной математики с целью обслуживания вычислительными работами подразделений Института физиологии им. И. П. Павлова и других ленинградских ин-

ститутов биологического профиля АН СССР. Заведующим лабораторией был утверждён д-р техн. наук В. К. Лабутин. Затем в 1973 году на базе лаборатории были созданы Межинститутский вычислительный центр (ВЦ) и группа прикладной математики (Иванов, Клещев 1975). Вначале в лаборатории эксплуатировали большую универсальную ЭВМ (мэйнфрейм) «Днепр-21» (заводской номер 27) (рис. 4). Главным конструктором полупроводниковой управляющей машины широкого назначения «Днепр» был Б. Н. Малиновский, докторская диссертация которого и называлась «Разработка и применение управляющей машины широкого назначения УМШН Днепр». Кстати, одна из установок «Днепр» в те годы в СССР была установлена на судне «Космонавт Юрий Гагарин» для управления космическими полётами.



Рис. 4. Машинный зал ЭВМ «Днепр-21» (фото В. Н. Чихмана, 1970 г.)

Fig. 4. Machine room of a Dnepr-21 computer (photo by V. N. Chikhman, 1970)

В последующие годы институтом приобретались и эксплуатировались в ВЦ большие ЭВМ (клоны знаменитой системы IBM 360) отечественного производства — ЭВМ М-4030, М-4030-1 (рис. 5), ЕС-1036 (рис. 6).

В середине 1970-х годов в институте была приобретена и установлена на набережной Макарова мини-ЭВМ ВАНГ-2200 (США), а в Колтушах — отечественные измерительно-вычислительные комплексы ИВК-1, ИВК-2 соответственно на базе мини-ЭВМ СМ-3, СМ-4. Для решения задач, требующих значительных вычислительных ресурсов, поддерживалась работа канала связи с ЛНИВЦ АН СССР для выполнения дистанционных расчётов на суперЭВМ «Cyber» (США).

В 1970-е годы на больших машинах ВЦ были выполнены оригинальные разработки системного программного обеспечения, которые были приоритетными в стране и привлекли внимание специалистов многих организаций СССР. Так, были разработаны универсальный язык про-

граммирования, названный в честь института «ИНФ», транслятор этого языка для ЭВМ «Днепр-21» (Клещёв, Тёмов 1973), библиотеки математических процедур (Надпорожская, Егоров 1975). Позднее на идеях ИНФа была разработана программная метаалгоритмическая система общего назначения — «МАСОН», включающая язык программирования и транслятор (Меншуткин и др. 1975). Эти разработки программного обеспечения приобретались рядом научных и технических организаций (например, ЦАГИ, Институт кибернетики АН СССР, ЦКБ Полюс и др.) в рамках оказания технической помощи. С целью ознакомления с передовым опытом работы ВЦ Институт физиологии посещали представители многих научных и технических организаций, например академик Н. П. Бехтерева, руководители ВЦ ЛЭТИ — Е. Александров, Ю. Рудня и др.

В то время идея централизованной обработки данных была доминирующей. Кроме математической постановки и решения на ЭВМ



Рис. 5. ЭВМ М-4030-1 (Источник: http://www.etheroneph.com/images/machinery/es_evm/m4031.jpg)

Fig. 5. M 4030-1 computer (URL: http://www.etheroneph.com/images/machinery/es_evm/m4031.jpg)



Рис. 6. ЭВМ ЕС-1036 (источник: <https://i.pinimg.com/736x/9e/17/ea/9e17ea25b07e09b1307ae93010e18c1b.jpg>)

Fig. 6. ES1036 computer (URL: <https://i.pinimg.com/736x/9e/17/ea/9e17ea25b07e09b1307ae93010e18c1b.jpg>)

биологических задач в ВЦ была организована коммерческая продажа машинного времени сторонним организациям, что обеспечивало поступление в институт дополнительных средств. В Институт физиологии с просьбой предоставить машинное время и выполнить расчёты на ЭВМ обращались, например, такие организации, как Математический институт им. В. А. Стеклова АН СССР, Ленинградский университет, Институт озераведения АН СССР, НПО «Дальняя

связь», Челябинский медицинский институт, ВНИИ Электромаш и др. Вычислительный процесс проходил на универсальных ЭВМ, состоящих из множества блоков, десятков тысяч контактов (потенциальных источников неисправностей). ЭВМ были действительно большими («Днепр-21» весила 27 тонн, занимала площадь 130 кв. м), требовали стабильного питания, охлаждения, постоянного технического обслуживания (рис. 7, 8).



Рис. 7. Обслуживание ЭВМ (фото В. Н. Чихмана, 1970–1982 гг.)

Fig. 7. Computer maintenance (photo by V. N. Chikhman, 1970–1982)



Рис. 8. Оператор ЭВМ «Днепр-21» В. Семенова, программист С. Егоров (фото В. Н. Чихмана, 1971 г.)

Fig. 8. V. Semenova (Dnepr-21 computer operator) and S. Egorov (programmer) (photo by V. N. Chikhman, 1971)

Технические характеристики ЭВМ были по меркам сегодняшнего дня весьма скромными. Например, оперативная память машины «Днепр-21» объёмом 8 кбайт размещалась в восьми двухметровых шкафах с большим числом электронных плат. Работа на ЭВМ при поступлении большого количества заказов на вычислительные расчёты была организована в три смены, т. е. круглосуточно без выключения оборудования. Штат ВЦ состоял из 33 единиц. В те годы практически вся математическая обработка экспериментальной физиологической информации, получаемой в лабораториях института, проводилась в вычислительном центре.

Группа прикладной математики выполняла работы по математическому моделированию физиологических механизмов, статистической обработке и анализу экспериментальных данных (Бедров, Кузнецов 1983). Можно привести следующие примеры поставленных математиками и успешно решённых с помощью ЭВМ физиологических задач:

— обработка нистагмограмм и моделирование по данным экспериментальных исследований лаборатории физиологии вестибулярного аппарата, зав. — В. А. Кисляков (Гусев, Кисляков 1986; Гусев и др. 1996; Егоров и др. 1974; Левашов и др. 1974);

— построение математических моделей в нейрофизиологических исследованиях зрительного анализатора по данным лаборатории физиологии зрения, зав. — проф. В. Д. Глезер (Бедров, Панин 1983; Гусев, Подвигин 1986; Куперман, Подвигин 1988);

— моделирование процесса обучения антропоидов по данным лаборатории физиологии поведения приматов, зав. — д-р биол. наук Л. М. Фирсов (Воронова 1979; Воронова, Клещев 1975; Воронова и др. 1978);

— разработка языка для моделирования гидробиологических процессов совместно с Институтом эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР (Меншуткин и др. 1975);

— математическое моделирование процессов кинетики обмена веществ по данным лаборатории физиологии пищеварения, зав. — д-р биол. наук П. К. Климов (Кузнецов и др. 1974; Троицкая и др. 1992);

— математическая обработка речевых сигналов в процессе исследований, проводимых совместно с лабораторией физиологии речи, зав. — д-р биол. наук Л. А. Чистович (Родионов 1980; Тёмов 1971; Чистович и др. 1981; Чихман 1979);

— обработка экспериментальных данных и моделирование в рамках исследований лаборатории терморегуляции, зав. — проф. К. П. Иванов (Бедров, Гехман 1975; Чихман и др. 1974).

Сотрудники ВЦ и группы прикладной математики занимались техническим сопровождением ЭВМ, разработкой математических методов, их программной реализацией для решения биологических задач на разных этапах становления ВЦ:

— математики, программисты, инженеры: д. т. н. В. К. Лабутин, Ж. А. Першин, к. т. н. В. Л. Тёмов, к. ф.-м. н. А. С. Клещев, к. т. н. Я. А. Бедров, д. ф.-м. н. В. М. Гусев, к. ф.-м. н. А. Долгобродов, к. т. н. В. Н. Чихман, к. т. н. В. А. Калинин, С. К. Егоров, Е. В. Надпорожская, М. Л. Воронова, В. Д. Родионов, В. Л. Кузнецов, Т. П. Суворова, Е. А. Вершинина, С. Д. Солнушкин, А. Г. Голузина, Н. И. Вольская, Г. Мельникова, Т. Ф. Макаревич, С. П. Андреева, В. Б. Коржуев, В. И. Семёнов, О. Д. Столяров, В. Фролова, З. В. Зачек, А. В. Макаревич, В. И. Гусев, В. М. Фасман, Ю. Романов, В. П. Павлинов, М. Л. Жаков, С. В. Щербань, А. Н. Баляков, О. А. Бердинских, А. И. Панин, В. Ф. Штром, М. А. Копейкин, Е. Л. Орёл, Ю. Ткач, Ю. Половко, С. А. Ермолин, А. Риехокайнен, Н. П. Винокурова, И. С. Жуков, С. Миронов, В. Спиринов, А. Жариков;

— техники: В. В. Трушин, В. Ф. Филимонов, О. Истомин, Ю. Поляков, И. Андреев, В. Курочкин, С. Лебедев, С. Танцев, В. Лебедев, Л. Н. Антонов, А. И. Захаров, А. Лангинен;

— операторы ЭВМ: Г. Бороздина, Г. Сергеева, З. Клочкова, В. Семенова, В. Михайлова, А. Паркин, Е. Ефимова, Л. Пукконен, Т. Блинова, Л. Палконен, Л. Лебедева, Н. Е. Демидчик, Л. Семёнова, Н. Давыдкина, Г. Самаркина, Н. Бахолдина, И. Михалченкова, Л. Матвеева; — машинистка Л. И. Трушина; — сестра-хозяйка Н. А. Пархута.

Функционирование ВЦ и группы прикладной математики в 1970-е и 1980-е годы способствовало развитию культуры математического анализа физиологических данных в институте, подготовило почву для последующего перехода к распределённым вычислениям.

Автоматизация физиологических экспериментов

Сотрудниками ВЦ были осуществлены разработки ряда аппаратно-программных средств для автоматизации физиологических экспериментов, например, с целью дистанционного ввода в универсальную ЭВМ и дальнейшей обработки сигналов с экспериментальных

установок, вывода сигналов из ЭВМ для стимулирования объекта и управления экспериментальным оборудованием.

Были реализованы первые эксперименты на линии с большой ЭВМ (Чихман и др. 1974; Чихман 1975a; 1975b; 1979) (рис. 9). Так, например, созданы аппаратно-программные средства автоматизации эксперимента совместно с лабораториями физиологии речи, зав. — проф. Л. А. Чистович (Венцов и др. 1990; Гранстрем, Чихман 1978; 1981; Чистович и др. 1981), физиологии зрения, зав. — проф. В. Д. Глезер (Данилов и др. 1984), сенсорно-моторных функций, зав. — проф. Н. Ф. Подвигин (Подвигин и др. 1986;

1992), терморегуляции, зав. — проф. К. П. Иванов (Иванов, Клещев 1975).

Отметим, что наряду с внедрением вычислительной техники в институте для осуществления измерений на изображениях биологических объектов в те годы активно применялись кино- и телевизионные методы (Кисляков и др. 1985; Левкович, Сотников 1976; Левкович и др. 1994; Шелепин и др. 1985).

В 1980-е годы были реализованы приоритетные разработки систем автоматизации эксперимента с использованием мини-ЭВМ СМ-4 (рис. 10), микроЭВМ «Электроника-60» и средств КАМАК, объединённых в локальную сеть



Рис. 9. Наладка АЦП на ЭВМ «Днепр-21» (фото В. Н. Чихмана, 1971 г.)

Fig. 9. Adjustment of the analog-to-digital converter (ADC) on a Dnepr-21 computer (photo by V. N. Chikhman, 1971)

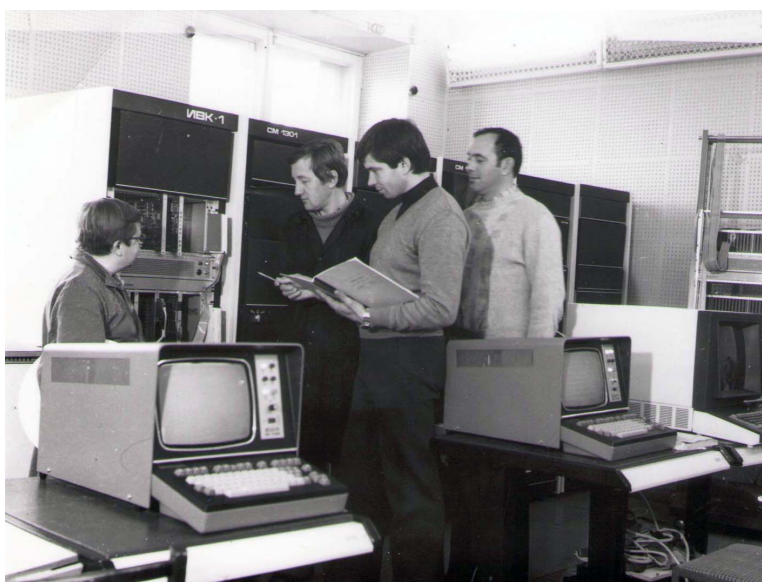


Рис. 10. Наладка мини-ЭВМ СМ-4 и оборудования КАМАК (фото В. Н. Чихмана, 1982 г.)

Fig. 10. Adjustment of an SM-4 minicomputer and the CAMAC equipment (photo by V. N. Chikhman, 1982)

(Вершинина и др. 1991; Гехман 1979; Данилов и др. 1984; Дик и др. 1993; Дудкин, Гаузельман 1979; Жаков и др. 1984; Карпов и др. 1993; Копейкин и др. 1988; Пантелеев и др. 1996).

Использование КАМАК аппаратуры в качестве интерфейса между ЭВМ и экспериментальным оборудованием обеспечивало возможность расширения и гибкость автоматизированной лабораторной системы, так как номенклатура модулей КАМАК постоянно пополнялась новыми разработками, выпускаемыми промыш-

ленностью. На рисунке 11 приведён типичный вид экспериментального лабораторного оборудования для автоматизации эксперимента в 1980–1990-х годах.

С доминированием тенденции перехода к распределённым вычислениям в институте стали активно внедрять и развивать лабораторные вычислительные системы — вначале на базе микроЭВМ ДЗ-28, БК-01, Электроника-60, ДВК-3, ДВК-4 и далее на базе IBM PC-подобных компьютеров (рис. 12, 13).

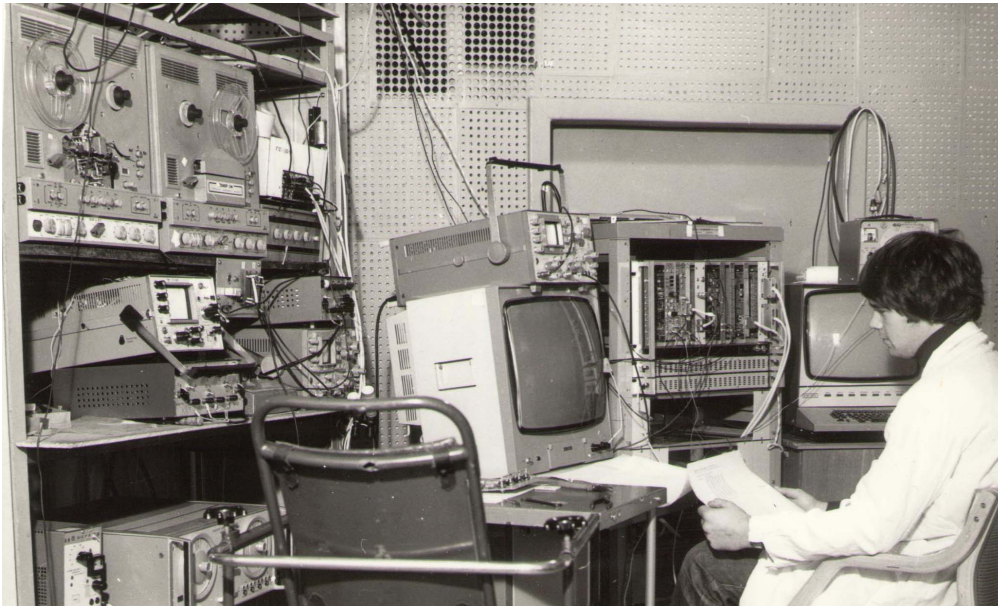


Рис. 11. Автоматизация эксперимента на базе микроЭВМ Электроника-60 и средств КАМАК (фото В. Н. Чихмана, 1984 г.)

Fig. 11. Experiment automation on an Elektronika-60 microcomputer and the CAMAC equipment (photo by V. N. Chikhman, 1984)



Рис. 12. МикроЭВМ ДЗ-28 (слева) и Электроника-60 (справа) (Источник: https://www.google.com/url?sa=i&url=https%3A%2F%2Fd3-28.ru%2F&psig=AOvVaw14WEyOhYmSrHYJO_rTiQ-F&ust=1750491419935000&source=images&cd=vfe&opi=89978449&ved=0CBEQjRxqFwoTCNC5ya2_40DFQAAAAAdAAAAABAE;https://commons.wikimedia.org/wiki/File:E60M.JPG?uselang=ru)

Fig. 12. Microcomputer D3-28 (left) and Elektronika-60 (right) (URL: https://www.google.com/url?sa=i&url=https%3A%2F%2Fd3-28.ru%2F&psig=AOvVaw14WEyOhYmSrHYJO_rTiQ-F&ust=1750491419935000&source=images&cd=vfe&opi=89978449&ved=0CBEQjRxqFwoTCNC5ya2_40DFQAAAAAdAAAAABAE;https://commons.wikimedia.org/wiki/File:E60M.JPG?uselang=ru)



Рис. 13. IBM PC компьютер (Источник: https://cdn.forbes.ru/files/c/375x221/forbes_import/01/01a87bne.jpg)

Fig. 13. IBM PC (URL: https://cdn.forbes.ru/files/c/375x221/forbes_import/01/01a87bne.jpg)

Информационные системы на базе персональных компьютеров

На рубеже 1980–1990-х годов появился новый класс ЭВМ, основанных на применении микропроцессоров, которые стали основой информационных технологий 1990-х годов. Появилось множество новых аппаратных средств и системных решений, таких как локальные и глобальные сети ЭВМ, системы мультимедиа и т. д. На смену тенденциям централизованного использования вычислительной техники приходят тенденции распределённых средств обработки информации. В 1995 году вычислительный центр был преобразован в сектор информационных технологий и далее, после объединения с группой прикладной математики, в лабораторию информационных технологий и математического моделирования.

Подразделение выполняло работы по автоматизации физиологического эксперимента, обработке сигналов и биологических изображений, поддержке и развитию средств электронной коммуникации, сопровождению локальных сетей и организации их связи с глобальными компьютерными сетями Интернет. В начале 1990-х годов по инициативе сотрудников нашего подразделения институт подключился к интернет-узлу Kaja-soft сети Relcom. В подразделении заработала для всех сотрудников первая в институте система электронной почты (chi@physiology.su). В то время основной физической средой передачи сообщений была обычная телефонная сеть. Выход в интернет был обеспечен институту как члену ассоциации научных и учебных организаций — пользова-

телей электронных сетей передачи данных — RELARN. Сотрудниками лаборатории эксплуатировались серверы, были проложены первые структурированные кабельные сети (СКС) в колтушских корпусах и на набережной Макарова, затем протянуты первые оптоволоконные линии для связи с провайдером, используя технические средства Ленэнерго.

Первые персональные компьютеры IBM PC (рис. 13) в институте были также освоены в нашей лаборатории. Затем была оказана помощь в освоении и эксплуатации персональных компьютеров академиком В. А. Говырину и А. М. Уголеву. Ещё один компьютер был установлен в планово-экономическом отделе (зав. Л. К. Белявская), где многие годы эксплуатировалась разработанная нами программа обработки экономической информации, учитывающая специфику института.

По заказу дирекции также была разработана и эксплуатировалась программа контроля исполнительской деятельности управленческого аппарата — АСКИД. В нашем подразделении осваивались и эксплуатировались первые в институте лазерные принтеры и сканеры, средства мультимедиа. На протяжении длительного времени наши сотрудники осуществляли сопровождение компьютеров (ремонт, восстановление системного программного обеспечения после сбоев, антивирусную обработку, оптимизацию и пр.) в научных лабораториях и административно-хозяйственных подразделениях, а также сопровождение мультимедийных средств для проведения конференций, собраний.

По мере массового внедрения в подразделениях института персональных ЭВМ типа

IBM PC в лаборатории информационных технологий были выполнены разработки аппаратно-программных средств автоматизации физиологического эксперимента с использованием этой техники (Молодцов и др. 1999). Была разработана концепция создания проблемно-ориентированных аппаратно-программных средств, реализующая преобразование и ввод в компьютер сигналов в реальном времени, их обработку, хранение в базе данных, графическое представление результатов обработки, диалог с экспериментатором. Были реализованы различные аппаратные модули ввода в компьютер информации: встроенные на шину AT BUS платы аналого-цифрового преобразования (АЦП), а также дискретного ввода-вывода информации. Для ввода в память IBM PC электрофизиологических сигналов были разработаны и реализованы АЦП различной разрядности и быстродействия (MD42, MD142, MD70, MD88, MD93, MD32), усилители сигналов (MD90, MD95, MD42U), блок ввода межимпульсных интервалов (MD79) и др. (Чихман и др. 2022). Созданы программные модули оптимального хранения данных со средствами упаковки информации, уменьшающими объём используемой памяти и увеличивающими скорость доступа к ней. Разработанные средства автоматизации эксперимента использовали систему управления базами данных (СУБД), что обеспечивало экономию дискового пространства и оперативной памяти, уменьшало время доступа к информации, увеличивало быстродействие и реактивность системы. На базе разработанных модулей был выполнен ряд работ по автоматизации физиологических экспериментов.

Было реализовано аппаратно-программное обеспечение для проведения исследований биоэлектрической активности переживающих срезов мозга.

Созданы аппаратно-программные средства для автоматизированного эксперимента по анализу динамики содержания мембранно-связанного кальция в нервных клетках мозга.

Разработаны программные модули, реализующие вычислительный алгоритм для оценки параметров экспоненциального представления токов проводимости ионных каналов электровозбудимых мембран, исследуемых методом патч-клампа, позволившие оценить константы инактивации.

Для лаборатории физиологии высшей нервной деятельности была реализована регистрация в автоматизированном эксперименте импульсной активности нейронов в реальном времени. Параллельно выполнялась регистрация медлен-

ных процессов (движение лапы животного при выработке инструментального оборонительного рефлекса) и управление стимуляторами (звуковой и токовый раздражители).

Комплекс программ был реализован с помощью Delphi в среде Windows.

В 1990-е годы в лаборатории проводилась работа по развитию центра обработки изображений биологических объектов (организованного в соответствии с приказом директора института № 6 от 17.04.1997 г. и частично поддержанного грантом РФФИ 96-04-55000). Были комплексированы аппаратно-программные средства для ввода в компьютер физиологических изображений (в частности, морфологических структур) на базе телевизионной камеры РИИ 780, сопряжённой с качественным микроскопом, аппаратуры захвата кадра (FrameGrabber), видеоконтрольного устройства (ВКУ) и соответствующего программного обеспечения, функционирующего в средах MS DOS и Windows. На базе этих средств был проведён морфометрический анализ скоплений инициальных нейронов зрительных полей коры мозга кошки, меченных пероксидазой хрена, ввод изображений препаратов и рисунков для измерения площади рецепторных полей отдельных «кустиков» нервных сплетений, длины волокон и др. (Солнушкин, Чихман 2015b; 2018). В центре обработки изображений были разработаны алгоритмы измерения, классификации и математического анализа пространственно-яркостных, геометрических характеристик хроматиновых и гетерохроматиновых областей с разной оптической плотностью в нейронных ядрах структур развивающегося головного мозга эмбрионов крыс.

В порядке оказания технической и методической помощи по компьютерной обработке изображений выполнялась работа для кафедры нормальной анатомии Санкт-Петербургского государственного медицинского университета им. акад. И. П. Павлова (зав. — проф. А. К. Косоуров), кафедры анатомии Университета физической культуры им. П. Ф. Лесгафта.

При участии сотрудников лаборатории были запущены в действие автоматизированные установки для исследования зрительного восприятия: электрофизиологическая установка по исследованию функционального состояния сетчатки животного с регистрацией ретинограммы; психофизическая установка для проведения зрительных экспериментов по исследованию пространственного зрения человека. Осуществлялась работа по исследованию механизмов зрительного восприятия совместно

с лабораторией физиологии зрения в плане выполнения гранта РФФИ 96-04-48613 «Исследование влияния внешней помехи на контрастную чувствительность» (Шелепин и др. 1998). В лаборатории информационных технологий был выполнен грант РФФИ «Создание аппаратно-программных средств для исследования механизмов зрительного восприятия натуральных сцен», а затем грант РФФИ «Исследование когнитивных процессов восприятия фрагментированных изображений», а также грант РГНФ «Исследование психофизиологических механизмов зрительного восприятия неполных изображений». В процессе выполнения грантов и дальнейшей работы были разработаны программы синтеза контурных изображений с изменяемыми параметрами; программа синтеза верньерных изображений с узкополосной помехой; вычислены оптико-геометрические характеристики тестовых контурных изображений, количественные характеристики двумерных спектров контурных изображений с разной степенью фрагментации, вычислены «центры тяжести» двумерных спектров, так называемые центроиды, и выявлена взаимосвязь последних с пороговыми характеристиками восприятия контурных изображений; проведено моделирование оценки сложности изображений, исходя из различных представлений о реализации этой характеристики зрительной системой; разработана программа для моделей локального частотного анализа

при восприятии верньерных изображений на основе данных, полученных в экспериментах по исследованию механизмов пространственного зрения и др. (Bondarko et al. 2024; Chikhman et al. 2006; 2012).

Внедрение современных разработок

В 2000-е годы появились микросхемы с программируемой логикой, специализированные средства разработки схмотехнических решений на их основе. На базе этих средств в лаборатории был разработан ряд новых аппаратных модулей (рис. 14). Были созданы модули, подключаемые к компьютеру через USB-интерфейс или по радиоканалу. Устройства программируемой логики (PLD — Programmable Logic Device) позволяли применять микросхемы высокого уровня интеграции для проектов малой тиражности, что, наряду с SMD компонентами (Surface Mounted Device), минимизирует число элементов, увеличивает надёжность оборудования.

Например, были созданы аппаратно-программные средства для исследования сократительной функции сосудов. В качестве ключевого компонента был реализован многоканальный сигма-дельта АЦП с USB-интерфейсом (MD 155), обеспечивающий преобразование в цифровую форму и ввод в компьютер биопотенциала и силы сокращения гладкой мышцы, температуры (Молодцов и др. 2011). Созданная информационная

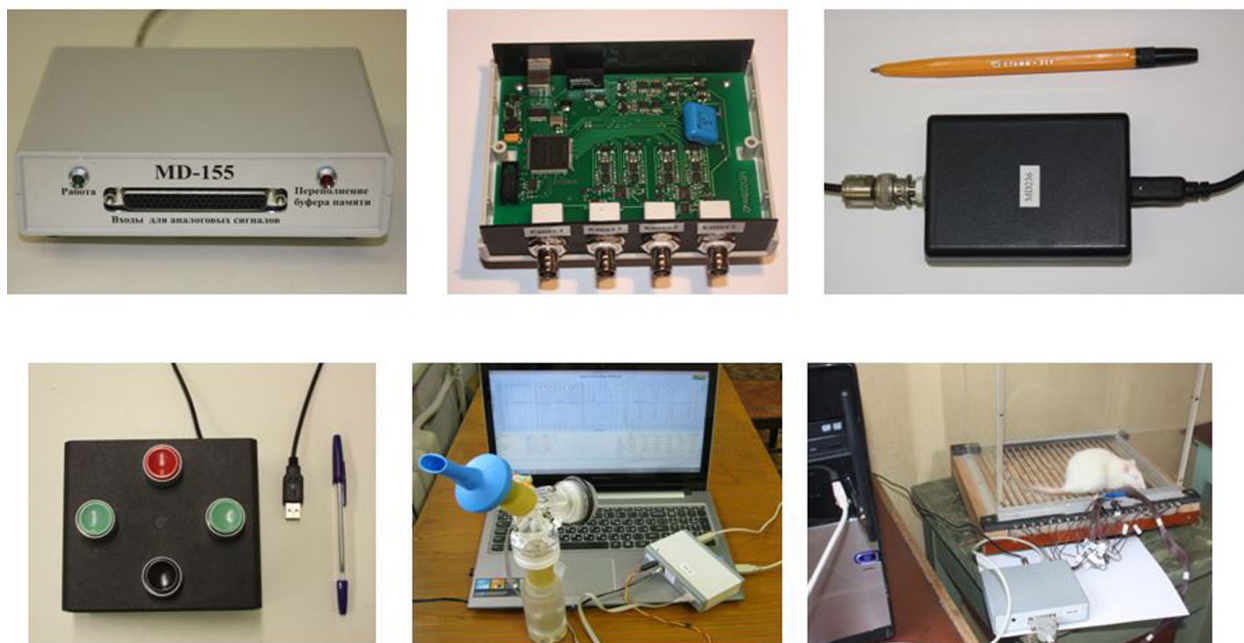


Рис. 14. Аппаратные модули для автоматизации экспериментов (фото В. Н. Чихмана, 2012–2018 гг.)

Fig. 14. Hardware modules for experiment automation (photo by V. N. Chikhman, 2012–2018)

система обеспечивала регистрацию сигналов, отображение процессов на экране, сохранение оцифрованных процессов в базе данных. СУБД позволяла вести отсроченную работу с накопленными данными. Для реализации вышеуказанных процедур, кроме средств Delphi, были использованы функции пакета Matlab.

Был разработан аппаратный модуль MD236, предназначенный для контроля в электрофизиологическом эксперименте изменения частоты импульсной активности нейронов при воздействии на биологический объект (Солнушкин, Чихман 2015а). На базе устройства MD236 проводятся эксперименты по исследованию фармакологии синаптической передачи в рецепторах вестибулярного аппарата лягушки (лаборатория interoцепции, зав. — проф. А. Г. Марков).

Устройство MD245 (внедрено в лаборатории физиологии дыхания, зав. — д-р биол. наук Н. П. Александрова) предназначено для использования в комплексе оценки функционального состояния дыхательных мышц человека. Система осуществляет регистрацию инспираторного сигнала на управляемых этапах исследования дыхания (спокойное дыхание, дыхание с перекрытием, манёвр Мюллера), которые реализуются путём управления со стороны программы клапанным механизмом (Солнушкин, Чихман 2017).

Для определения порога болевой чувствительности лабораторных животных, его автоматизированной регистрации в экспериментах лаборатории генетики высшей нервной деятельности (зав. — д-р биол. наук Н. А. Дюжикова) разработано устройство MD286 (Чихман и др. 2019). Осуществляется измерение болевого порога путём программного управления параметрами стрессора, регистрации ноцицептивной реакции животного. Для обеспечения одинаковой силы физического воздействия для синтеза стрессора был разработан модуль на основе генератора тока MD 287 (Чихман и др. 2020).

Для проведения совместно с лабораторией физиологии зрения (зав. — проф. Ю. Е. Шелепин) психофизических экспериментов было реализовано эргономичное кнопочное устройство для ввода ответов испытуемых MD74 (Молодцов и др. 2021а).

Для контроля параметров жизнедеятельности экспериментального животного в ходе эксперимента по изучению механизмов висцеральной боли (внедрено в лаборатории кортико-висцеральной физиологии, зав. — д-р биол. наук О. А. Любашина) создано устройство MD300, обеспечивающее параллельно с регистрацией

импульсной активности нейронов измерение артериального давления и параметров дыхания, управление стимуляцией, отображение результатов измерения на дисплее (Молодцов и др. 2022).

Разработка проблемно-ориентированных компьютерных средств автоматизации физиологических экспериментов на базе современных аппаратных и программных решений затребована и успешно продолжается в лаборатории по сегодняшний день (Бондарко и др. 2016; 2024; Молодцов и др. 2011; 2021а; 2021б; 2022; 2023; Солнушкин, Чихман 2015а; 2015б; 2017; 2018; Столярова и др. 2020; 2022; Чихман и др. 2019; 2020; 2024; Bondarko et al. 2024). Получены патенты, разработанные программы зарегистрированы во Всероссийском фонде алгоритмов и программ.

Одной из последних разработок нашего коллектива являются устройства MD308, MD308а для изучения ASR (acoustic startle reflex) (Чихман и др. 2024). Реализованные аппаратно-программные модули на основе пьезодатчиков и акселерометра обеспечивают измерение и регистрацию параметров рефлекса вздрагивания с высокой чувствительностью, их отображение в режиме реального времени на дисплее в ходе эксперимента (рис. 15). Используются в лаборатории регуляции функций нейронов мозга, зав. — проф. РАН Е. А. Рыбникова.

Математический анализ данных

Наряду с разработкой проблемно-ориентированных аппаратно-программных средств автоматизации эксперимента традиционно выполнялись работы по математическому анализу экспериментальных данных для лабораторий института и других организаций в рамках сотрудничества (Вершинина, Сафарова 2019).

Например, для лаборатории физиологии движений по теме «Анализ мозговой и мышечной активности при управлении кортико-спинальным нейроинтерфейсом» статистическими методами проанализированы интегральные характеристики ЭМГ-активности мышц нижних конечностей при реальных и воображаемых движениях. Для оценки влияния на ЭМГ-активность мышц условий эксперимента и инструкций испытуемому данные обрабатывали с использованием моделей многомерного смешанного дисперсионного анализа Mixed ANOVA. Оценку отклонений распределения от нормального проводили с использованием критерия Колмогорова — Смирнова. Для совместного исследования

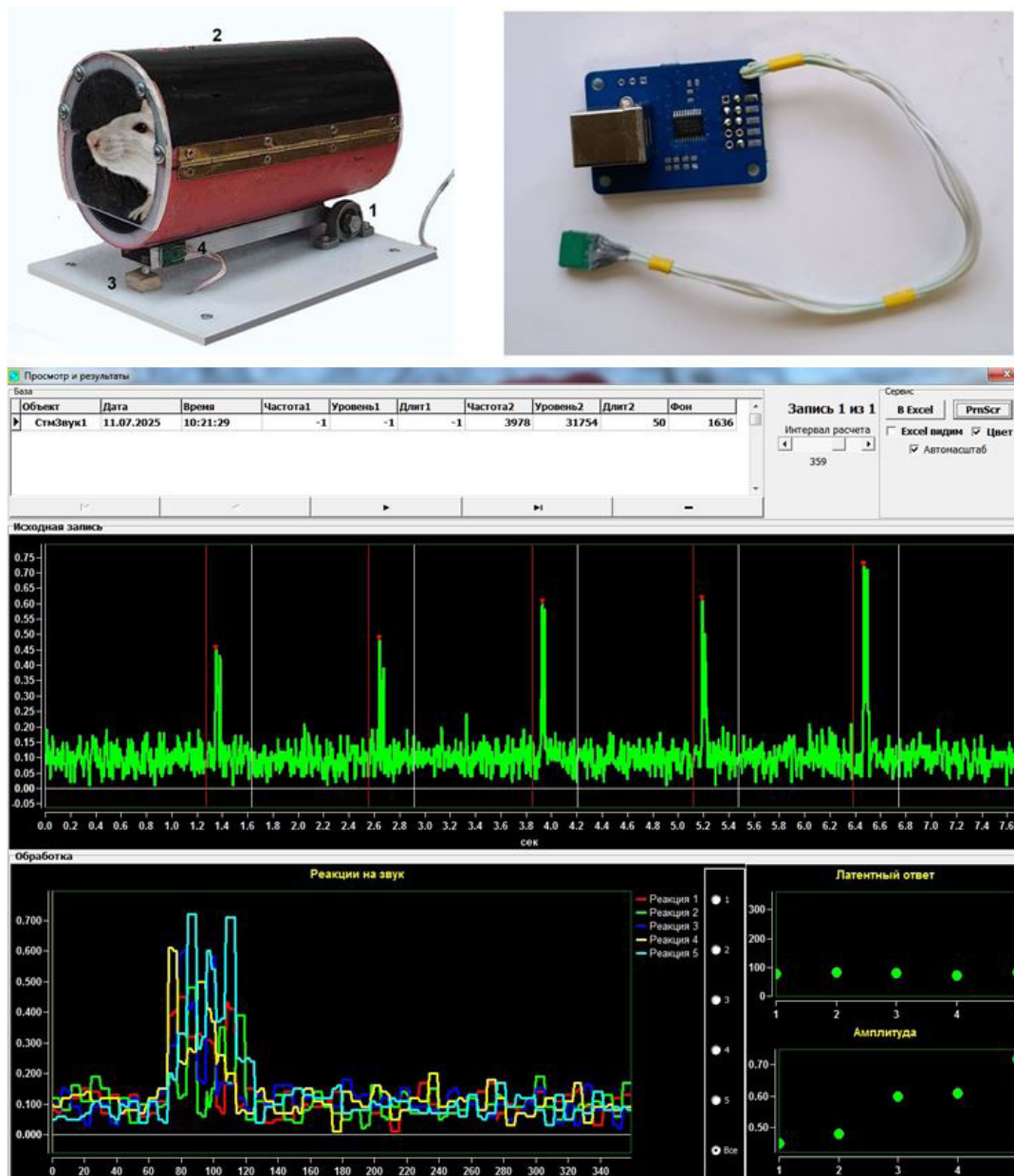


Рис. 15. Аппаратно-программное обеспечение для регистрации рефлекса вздрагивания (acoustic startle reflex) (фото В. Н. Чихмана, 2025 г.)

Fig. 15. Hardware and software for acoustic startle reflex (ASR) registration (photo by V. N. Chikhman, 2025)

лаборатории физиологии движения и Национального медицинского исследовательского центра им. В. А. Алмазова были подобраны методы математического анализа данных по применению «биологической обратной связи у пациентов с инсультом». В этой работе частоты и распределения переменных анализировали с использованием критерия χ^2 или точного критерия Фишера. Корреляции рассчитывали с использованием коэффициентов Пирсона и Спирмена.

Для лаборатории онтогенеза нервной системы выполнен анализ данных по изучению влияния стресса, связанного с неонаталь-

ной болью, на когнитивные функции у крыс. Влияние различных факторов на кратковременную и долговременную память проверяли с использованием смешанного дисперсионного анализа ANOVA и с использованием теста Бонферрони.

Заключение

В настоящее время в лабораториях института успешно эксплуатируются сотни современных компьютеров, в отдельных лабораториях установлены мощные серверные системы, например, обеспечивающие реализацию задач

обработки динамических изображений, моделирования нейронных сетей, искусственного интеллекта.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Вклад авторов

- а. Чихман Валерий Николаевич — разработка аппаратных средств, написание статьи;
- б. Солнушкин Сергей Дмитриевич — разработка программного обеспечения, подготовка иллюстрационного материала.

Author Contributions

- a. Valery N. Chikhman — hardware development, manuscript writing;
- b. Sergey D. Solnushkin — software development, visualization.

Литература

- Апокин, И. А., Майстров, Л. Е. (1990) *История вычислительной техники*. М.: Наука, 260 с.
- Бедров, Я., Гехман, Б. (1975) Оценка с помощью математической модели кожного кровотока и теплоотдачи при терморегуляторной реакции. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 61, № 11, с. 1723–1729.
- Бедров, Я., Кузнецов, В. (1983) О некоторых особенностях использования математических средств в биологии. В кн.: Н. П. Бехтерев (ред.). *Методологические проблемы обработки медико-биологической информации*. Л.: Изд-во Института экспериментальной медицины, с. 111–119.
- Бедров, Я., Панин, А. (1983) Восстановление весовых функций простых полей зрительной коры с учетом нелинейности. *Биофизика*, т. 28, № 1, с. 114–118.
- Бондарко, В. М., Данилова, М. В., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2016) Программное обеспечение психофизиологических исследований зрительного восприятия. *Биомедицинская радиоэлектроника*, № 4, с. 21–24.
- Бондарко, В. М., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2024) Оценка кривизны изображений в присутствии дистракторов. *Оптический журнал*, т. 91, № 10, с. 94–105. <http://doi.org/10.17586/1023-5086-2024-91-10-94-105>
- Бороздин, А. Н., Головешкин, В. Т., Кожевников, А. А., Шупляков, В. С. (1980) Особенности изображений речевых сигналов моделью спектрального слухового анализа. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 66, № 1, с. 125–131.
- Венцов, А. В., Надпорожская, Е. В., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (1990) Исследование восприятия речи: организация интерактивного режима обработки речевых сигналов. *Сенсорные системы*, т. 4, № 3, с. 327–330.
- Вершинина, Е. А., Данилов, Ю. П., Орёл, Е. Л. и др. (1991) Использование ритмографического метода для контроля состояния животного. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 77, № 7, с. 99–103.
- Вершинина, Е. А., Сафарова, Г. А. (2019) О применении методов математической статистики в клинических и экспериментальных исследованиях. *Успехи геронтологии*, т. 32, № 6, с. 1052–1062.
- Воронова, М. Л. (1979) Математическое моделирование сложных форм поведения у антропоидов. В кн.: *Механизмы условнорефлекторного и отсроченного поведения у обезьян*. Л.: Наука, с. 103–121.
- Воронова, М. Л., Клещёв, А. С. (1975) Моделирование процесса формирования понятий в одном классе экспериментов. В кн.: *Прикладная математика и вычислительная техника в биологии*. Л.: Наука, с. 15–26.
- Воронова, М. Л., Клещёв, А. С., Фирсов, Л. А. (1978) Процессы научения сложному поведению. *Доклады Академии наук СССР*, т. 240, № 5, с. 1248–1251.
- Гехман, Б. И. (1979) Устройство для предварительной обработки импульсной активности одиночного нейрона в ходе электрофизиологического эксперимента. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 65, № 6, с. 934–937.
- Гранстрем, М. П., Чихман, В. Н. (1978) Современные вычислительные средства автоматизации речевых исследований. В кн.: *Автоматизация экспериментальных физиологических исследований*. Л.: [б. и.], с. 26–36.
- Гранстрем, М. П., Чихман, В. Н. (1981) Цифровая модель речеобразования в речевом тракте с потерями. В кн.: *Исследование моделей речеобразования и речевосприятия*. Л.: Науч. совет по комплекс. пробл. физиологии человека и животных, с. 80–86.

- Гусев, В. М., Кисляков, В. А. (1986) Взаимодействие отолитового органа полукружных каналов вестибулярного аппарата в системе угловой стабилизации человека в пространстве. *Биофизика*, т. 31, № 1, с. 123–127.
- Гусев, В. М., Орлов, И. В., Долгобродов, С. Г. (1996) Диффузия эндолимфы как возможный механизм вестибулярной рецепции. *Сенсорные системы*, т. 10, № 1, с. 80–90.
- Гусев, В. М., Подвигин, Н. Ф. (1986) Модель системы управления произвольными движениями глаз. *Биофизика*, т. 31, № 2, с. 309–312.
- Гутер, Р. С., Полунов, Ю. А. (1981) *От абака до компьютера*. М.: Знание, 208 с.
- Данилов, Ю. П., Жаков, М. Л., Солнушкин, С. Д. и др. (1984) Автоматизация электрофизиологического эксперимента. *Управляющие системы и машины*, № 4, с. 83–87.
- Дик, И. Г., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н., Штром, В. Ф. (1993) Организация аппаратно-программных средств для автоматизации исследований по физиологии кровообращения. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 79, № 2, с. 115–120.
- Дудкин, К. Н., Гаузельман, В. Е. (1979) *Автоматизация нейрофизиологического эксперимента*. Л.: Наука, 159 с.
- Егоров, С. К., Клещёв, А. С., Родионов, В. Д. (1974) Количественная обработка нистагмограмм на ЭВМ (пакет программ на языке ИНФ). Вестибулярная функция. В кн.: *Сенсорные системы*. Л.: Наука, с. 73–112.
- Жаков, М. Л., Першин, Ж. А., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (1984) Организация многомашинного комплекса для автоматизации лабораторных исследований. *Управляющие системы и машины*, № 1, с. 23–26.
- Иванов, К. П., Клещёв, А. С. (1975) *Биологический вычислительный центр: о принципах организации и науч. задачах*. Л.: Наука, 140 с.
- Казакова, И. А. (2011) *История вычислительной техники*. Пенза: Изд-во Пензенского государственного университета, 232 с.
- Карпов, Б. А., Штром, В. Ф., Чихман, В. Н. (1993) Машинный анализ результатов регистрации движений глаз в процессе чтения. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 79, № 10, с. 92–98.
- Кисляков, Ю. Я., Левкович, Ю. И., Мальцев, Н. А., Володина, И. А. (1985) Телевизионный метод измерения форменных элементов крови. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 71, № 6, с. 669–673.
- Клещёв, А. С., Тёмов, В. Л. (1973) *Язык программирования ИНФ и его реализация*. Л.: Наука, 167 с.
- Кожевников, В. А., Мещерский, Р. М. (1963) *Современные методы анализа электроэнцефалограммы*. М.: Медгиз, 327 с.
- Копейкин, М. А., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (1988) Модуль «селектор-формирователь» для обработки на ЭВМ импульсной активности нейронов. В кн.: *Средства автоматизации физиологических исследований*. Л.: Наука, с. 46–50.
- Кузнецов, В. Л., Гарина, И. А., Емельянов, Н. А. (1974) К анализу кинетики выведения натрия-22 из срезов коры головного мозга крыс. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 60, № 4, с. 507–512.
- Куперман, А. М., Подвигин, Н. Ф. (1988) Автоматическое измерение параметров движений стимула при исследовании пространственно-временных свойств рецептивных полей нейронов. В кн.: В. А. Говырин (ред.). *Средства автоматизации физиологических исследований*. Л.: Наука, с. 113–117.
- Левашов, М. М., Родионов, В. Д., Старостенко, А. М. (1974) Статистические связи между характеристиками вестибулярного нистагма. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 60, № 4, с. 513–523.
- Левкович, Ю. И., Мальцев, Н. А., Рычкова, С. В., Лебедев, В. П. (1994) Определение площади экспериментальных язвенных поражений желудка с помощью интерактивного телевизионного метода. *Патологическая физиология и экспериментальная терапия*, № 1, с. 54–55.
- Левкович, Ю. И., Сотников, О. С. (1976) Киноисследование временных и геометрических параметров. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*, т. 71, № 9, с. 5–11.
- Меншуткин, В. В., Суворова, Т. П., Тёмов, В. Л. (1975) Реализация языка моделирования гидробиологических процессов в системе МАСОН. В кн.: *Прикладная математика и вычислительная техника в биологии*. Л.: Наука, с. 63–80.
- Молодцов, В. О., Смирнов, В. Ю., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2021a) Устройство ввода ответов для психофизических экспериментов. *Приборы и техника эксперимента*, № 2, с. 153–154. <https://doi.org/10.31857/S0032816221020178>
- Молодцов, В. О., Смирнов, В. Ю., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2021b) Аппаратно-программное обеспечение поведенческого эксперимента. *Биомедицинская радиоэлектроника*, т. 24, № 1, с. 42–47. <https://doi.org/10.18127/j15604136-202101-06>
- Молодцов, В. О., Смирнов, В. Ю., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2022) Устройство для регистрации физиологических параметров лабораторных животных. *Приборы и техника эксперимента*, № 1, с. 159–161. <https://doi.org/10.31857/S0032816222010189>
- Молодцов, В. О., Смирнов, В. Ю., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2023) Регистрация рефлекса испуга. *Приборы и техника эксперимента*, № 3, с. 154–156. <https://doi.org/10.31857/S0032816223030242>
- Молодцов, В. О., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2011) Устройство для измерения сигналов в электрофизиологическом эксперименте. *Приборы и техника эксперимента*, № 5, с. 163–165.

- Молодцов, В. О., Чихман, В. Н., Солнушкин, С. Д. (1999) Аппаратно-программное обеспечение АРМ физиолога. *Приборы и системы управления*, № 3, с. 15–19.
- Надпорожская, Е. В., Егоров, С. К. (1975) *Библиотека процедур на языке ИНФ*. Л.: Наука, 192 с.
- Пантелеев, С. С., Чихман, В. Н., Молодцов, В. О. (1996) Автоматизированная электрофизиологическая установка для исследования моторной функции желудочно-кишечного тракта анестезированной крысы. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 82, № 4, с. 135–140.
- Подвигин, Н. Ф., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (1986) Автоматизация научных исследований в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР. *Автоматрия*, № 6, с. 101–103.
- Подвигин, Н. Ф., Чиж, А. Н., Левкович, Ю. И. и др. (1992) Компьютерный анализ пространственного рельефа активности на выходах нейронов НКТ кошки. *Сенсорные системы*, т. 6, № 1, с. 83–94.
- Полунов, Ю. Л. (2004) *От абака до компьютера: судьбы людей и машин. Книга для чтения по истории вычислительной техники*. М.: Русская редакция, 546 с.
- Родионов, В. Д. (1980) Минимально фазовая модель динамического спектрального анализа звуков на периферии слуха. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 66, № 1, с. 119–124.
- Романов, С. П. (1974) Моделирование механизмов спинального уровня управления мышечным сокращением. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 60, № 10, с. 1508–1517.
- Романов, С. П. (1975) Моделирование структурно-функциональной организации мышцы и ее рецепторного аппарата. В кн.: В. Д. Глезер (ред.). *Механизмы переработки информации в сенсорных системах*. Л.: Наука, с. 160184.
- Смолов, В. Б. (1972) *Аналоговые вычислительные машины*. М.: Высшая школа, 408 с.
- Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2015a) Программные средства для контроля нейрональной активности. *Биомедицинская радиоэлектроника*, № 4, с. 78–80.
- Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2015b) Программное обеспечение для выполнения измерений на электронно-микроскопических изображениях. *Оптический журнал*, т. 82, № 10, с. 16–20.
- Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2017) Организация вычислительных процессов для физиологических исследований дыхания. *Биомедицинская радиоэлектроника*, № 3, с. 48–54.
- Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2018) Компьютерная обработка биологических изображений. *Биомедицинская радиоэлектроника*, № 2, с. 36–40.
- Столярова, Э. И., Белова, Н. Ю., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2022) Программный комплекс для коррекционной работы при обучении детей со слухоречевыми нарушениями. *Психолого-педагогические исследования*, т. 14, № 1, с. 77–94. <https://doi.org/10.17759/psyedu.2022140106>
- Столярова, Э. И., Солнушкин, С. Д., Чихман, В. Н. (2020) Вспомогательный программный комплекс для использования в логопедической практике. *Вестник психофизиологии*, № 3, с. 207–210.
- Тёмов, В. Л. (1971) Модель для описания результатов психофизических экспериментов со стационарными сигналами. В кн.: *Анализ речевых сигналов человеком*. Л.: Наука, с. 36–49.
- Троицкая, В. С., Кузнецов, В. И., Панин, А. И. (1992) Адаптационно-компенсаторные реакции пищеварительной системы при развитии атрофии поджелудочной железы. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 78, № 8, с. 158–163.
- Чистович, Л. А., Чихман, В. Н., Огородникова, Е. А. (1981) Новый подход к определению фонетической близости стимулов и его проверка в автоматизированном эксперименте. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 67, № 5, с. 704–711.
- Чихман, В. Н. (1975a) Ввод в ЭВМ «Днепр-21» импульсной активности нейронов с цифровой адаптацией. *Управляющие системы и машины*, № 1, с. 135–137.
- Чихман, В. Н. (1975b) Устройство ввода-вывода аналоговых сигналов. В кн.: *Прикладная математика и вычислительная техника в биологии. Выпуск 1*. Л.: [б. и.], с. 111–121.
- Чихман, В. Н. (1979) Система ввода-вывода речевых сигналов на ЭВМ М4030 для экспериментальных исследований восприятия речи. *Управляющие системы и машины*, № 2, с. 91–94.
- Чихман, В. Н. (2025) Эволюционные и революционные этапы создания вычислительных устройств. *Интегративная физиология*, т. 6, № 1, с. 41–65. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-1-41-65>
- Чихман, В. Н., Макаревич, А. В., Першин, Ж. А., Гехман, Б. И. (1974) Работа ЭВМ Днепр-21 в реальном масштабе времени. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 60, № 4, с. 644–647.
- Чихман, В. Н., Молодцов, В. О., Смирнов, В. Ю. и др. (2019) Устройство для электростимуляции лабораторных животных. *Приборы и техника эксперимента*, № 5, с. 160–161. <https://doi.org/10.1134/S0032816219040049>
- Чихман, В. Н., Солнушкин, С. Д., Молодцов, В. О. (2022) Опыт автоматизации физиологических экспериментов. *Интегративная физиология*, т. 3, № 3, с. 322–339. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2022-3-3-318-335>
- Чихман, В. Н., Солнушкин, С. Д., Молодцов, В. О., Смирнов, В. Ю. (2020) Устройство для электрораздражения лабораторных животных на основе использования генератора тока. *Приборы и техника эксперимента*, № 2, с. 161–162. <https://doi.org/10.31857/S0032816220010206>
- Чихман, В. Н., Солнушкин, С. Д., Смирнов, В. Ю., Молодцов, В. О. (2024) Измерение параметров рефлекторного вздрагивания. *Биомедицинская радиоэлектроника*, т. 27, № 1, с. 64–70. <https://doi.org/10.18127/j15604136-202401-08>

- Шапков, Ю. Т., Романов, С. П. (1972) Установка для исследования следящих движений человека. В кн.: А. И. Берга (ред.). *Некоторые проблемы биологической кибернетики*. Л.: Наука, с. 153–158.
- Шелепин, Ю. Е., Колесникова, Л. И., Левкович, Ю. И. (1985) *Визоконтрастометрия: Измерение пространственных передаточных функций зрительной системы*. Л.: Наука, 103 с.
- Шелепин, Ю. Е., Макулов, В. Б., Красильников, Н. Н. и др. (1998) Иконика и методы оценки функциональных возможностей зрительной системы. *Сенсорные системы*, т. 12, № 3, с. 319–328.
- Bondarko, V. M., Chikhman, V. N., Danilova, M. V., Solnushkin, S. D. (2024) Foveal crowding for large and small Landolt Cs: Similarity and attention. *Vision Research*, vol. 215, article 108346. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2023.108346>
- Chikhman, V., Bondarko, V., Danilova, M. et al. (2012) Complexity of images: Experimental and computational estimates compared. *Perception*, vol. 41, no. 6, pp. 631–647. <https://doi.org/10.1068/p6987>
- Chikhman, V., Shelepin, Yu., Foremen, N. et al. (2006) Incomplete figure perception and invisible masking. *Perception*, vol. 35, no. 11, pp. 1441–1457. <https://doi.org/10.1068/p5366>

References

- Apokin, I. A., Maistrov, L. E. (1990) *Istoriya vychislitel'noj tekhniki [History of computing technology]*. Moscow: Nauka Publ., 260 p. (In Russian)
- Bedrov, Y. A., Gekhman, B. (1975) Otsenka s pomoshch'yu matematicheskoy modeli kozhnogo krovotoka i teplootdachi pri termoregulyatornoj reakcii [Evaluation of skin blood flow and heat transfer during thermoregulatory response using a mathematical model]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 61, no. 11, pp. 1723–1729. (In Russian)
- Bedrov, Y. A., Kuznetsov, V. (1983) O nekotoryh osobennostyah ispol'zovaniya matematicheskikh sredstv v biologii [On some features of the use of mathematical tools in biology]. In: N. P. Bekhterev (ed.). *Metodologicheskie problemy obrabotki mediko-biologicheskoy informatsii [Methodological problems of processing medical and biological information]*. Leningrad: Institute of Experimental Medicine Publ., pp. 111–119. (In Russian)
- Bedrov, Y. A., Panin, A. I. (1983) Vosstanovlenie vesovykh funktsij prostykh polej zritel'noj kory s uchedom nelinejnosti [Reconstruction of weight functions of simple fields of the visual cortex taking into account nonlinearity]. *Biofizika — Biophysics*, vol. 28, no. 1, pp. 114–118. (In Russian)
- Bondarko, V. M., Chikhman, V. N., Danilova, M. V., Solnushkin, S. D. (2024) Foveal crowding for large and small Landolt Cs: Similarity and attention. *Vision Research*, vol. 215, article 108346. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2023.108346> (In English)
- Bondarko, V. M., Danilova, M. V., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2016) Programmnoe obespechenie psihofiziologicheskikh issledovaniy zritel'nogo vospriyatiya [Software for psychophysiological studies of visual perception]. *Biomeditsinskaya radioelektronika — Biomedicine radioengineering*, no. 4, pp. 21–24. (In Russian)
- Bondarko, V. M., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2024) Ocenka krivizny izobrazhenij v prisutstvii distraktorov [Image curvature assessment in the presence of distractors]. *Opticheskii zhurnal*, vol. 91, no. 10, pp. 94–105. <http://doi.org/10.17586/1023-5086-2024-91-10-94-105> (In Russian)
- Borozdin, A. N., Goloveshkin, V. T., Kozhevnikov, A. A., Shuplyakov, V. S. (1980). Osobennosti izobrazhenij rechevykh signalov model'yu spectral'nogo sluhovogo analiza [Features of speech signal images by the spectral auditory analysis model]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 66, no. 1, pp. 125–131. (In Russian)
- Chikhman, V. N. (1975a) Vvod v EVM “Dnepr-21” impul'snoj aktivnosti nejronov s tsifrovoj adaptatsiej [Input of pulse activity of neurons with digital adaptation into “Dnepr-21” computer]. *Upravlyayushchie sistemy i mashiny*, no. 1, pp. 135–137. (In Russian)
- Chikhman, V. N. (1975b) Ustrojstvo vvoda-vyvoda analogovykh signalov [Analog signal input/output device]. In: *Prikladnaya matematika i vychislitel'naya tekhnika v biologii. Vypusk 1 [Applied mathematics and computing in biology. Vol. 1]*. Leningrad: [s. n.], pp. 111–121. (In Russian)
- Chikhman, V. N. (1979) Sistema vvoda-vyvoda rechevykh signalov na EVM M4030 dlya eksperimental'nykh issledovaniy vospriyatiya rechi [Speech signal input-output system on the M4030 computer for experimental studies of speech perception]. *Upravlyayushchie sistemy i mashiny*, no. 2, pp. 91–94. (In Russian)
- Chikhman, V. N. (2025) Evolyucionnye i revolyucionnye etapy sozdaniya vychislitel'nykh ustrojstv [Evolutionary and revolutionary development of computing devices]. *Integrativnaya fiziologiya — Integrative physiology*, vol. 6, no. 1, pp. 41–65. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-1-41-65> (In Russian)
- Chikhman, V., Bondarko, V., Danilova, M. et al. (2012) Complexity of images: Experimental and computational estimates compared. *Perception*, vol. 41, no. 6, pp. 631–647. <https://doi.org/10.1068/p6987> (In English)
- Chikhman, V. N., Makarevich, A. V., Pershin, Zh. A., Gekhman, B. I. (1974) Rabota EVM Dnepr-21 v real'nom masshtabe vremeni [Operation of the Dnepr-21 computer in real time]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 60, no. 4, pp. 644–647. (In Russian)
- Chikhman, V. N., Molodtsov, V. O., Smirnov, V. Yu. et al. (2019) Ustrojstvo dlya elektrostimulyatsii laboratornykh zhivotnykh [Device for electrical stimulation of laboratory animals]. *Pribory i tekhnika eksperimenta*, no. 5, pp. 160–161. <https://doi.org/10.1134/S0032816219040049> (In Russian)

- Chikhman, V., Shelepin, Yu., Foremen, N. et al. (2006) Incomplete figure perception and invisible masking. *Perception*, vol. 35, no. 11, pp. 1441–1457. <https://doi.org/10.1068/p5366> (In English)
- Chikhman, V. N., Solnushkin, S. D., Molodtsov, V. O. (2022) Opyt avtomatizatsii fiziologicheskikh eksperimentov [Experiences in automating physiological experiments]. *Integrativnaya fiziologiya — Integrative physiology*, vol. 3, no. 3, pp. 322–339. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2022-3-3-318-335> (In Russian)
- Chikhman, V. N., Solnushkin, S. D., Molodtsov, V. O., Smirnov, V. Yu. (2020) Ustrojstvo dlya elektrorazdrasheniya laboratornykh zhivotnykh na osnove ispol'zovaniya generatora toka [Device for electrical stimulation of laboratory animals based on the use of a current generator]. *Pribory i tekhnika eksperimenta*, no. 2, pp. 161–162. <https://doi.org/10.31857/S0032816220010206> (In Russian)
- Chikhman, V. N., Solnushkin, S. D., Smirnov, V. Yu., Molodtsov, V. O. (2024) Izmerenie parametrov reflektornogo vzdragivaniya [Measurement of startle reflex]. *Biomeditsinskaya radioelektronika — Journal Biomedical Radioelectronics*, vol. 27, no. 1, pp. 64–70. <https://www.doi.org/10.18127/j15604136-202401-08> (In Russian)
- Chistovich, L. A., Chikhman, V. N., Ogorodnikova, E. A. (1981) Novyj podkhod k opredeleniyu foneticheskoy blizosti stimulov i ego proverka v avtomatizirovannom eksperimente [A new approach to determining the phonetic proximity of stimuli and its verification in an automated experiment]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 67, no. 5, pp. 704–711. (In Russian)
- Danilov, Yu. P., Zhakov, M. L., Solnushkin, S. D. et al. (1984) Avtomatizatsiya elektrofiziologicheskogo eksperimenta [Automation of electrophysiological experiment]. *Upravlyayushchie sistemy i mashiny*, no. 4, pp. 83–87. (In Russian)
- Dik, I. G., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N., Shtrom, V. F. (1993) Organizatsiya apparatno-programmnykh sredstv dlya avtomatizatsii issledovaniy po fiziologii krovoobrashcheniya [Organization of hardware and software for automation of research in the physiology of blood circulation]. *Rossiiskij Fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova*, vol. 79, no 2, pp. 115–120. (In Russian)
- Dudkin, K. N., Gauzel'man, V. E. (1979) Avtomatizatsiya nefrofiziologicheskogo eksperimenta [Automation of neurophysiological experiment]. Leningrad: Nauka Publ., 159 p. (In Russian)
- Egorov, S. K., Kleshchyov, A. S., Rodionov, V. D. (1974) Kolichestvennaya obrabotka nistagmogramm na EVM (paket program na yazyke INF). Vestibulyarnaya funktsiya [Quantitative processing of nystagmograms on a computer (a software package in the INF language). Vestibular function]. In: *Sensornye sistemy [Sensory systems]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 73–112. (In Russian)
- Gekhman, B. I. (1979) Ustrojstvo dlya predvaritel'noj obrabotki impul'snoj aktivnosti odinochnogo nejrona v khode elektrofiziologicheskogo eksperimenta [A device for pre-processing the impulse activity of a single neuron during an electrophysiological experiment]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 65, no. 6, pp. 934–937. (In Russian)
- Granstrem, M. P., Chikhman, V. N. (1978) Sovremennyye vychislitel'nye sredstva avtomatizatsii rechevykh issledovaniy [Modern computing tools for automation of speech research]. In: *Avtomatizatsiya eksperimental'nykh fiziologicheskikh issledovaniy [Automation of experimental physiological research]*. Leningrad: [s. n.], pp. 26–36. (In Russian)
- Granstrem, M. P., Chikhman, V. N. (1981) Tsifrovaya model' recheobrazovaniya v rechevom trakte s poteryami [Digital model of speech production in the vocal tract with losses]. In: *Issledovanie modelej recheobrazovaniya i rechevospriyatiya [Study of speech formation and speech perception models]*. Leningrad: Nauch. sovet po kompleks. probl. fiziologii cheloveka i zhivotnykh Publ., pp. 80–86. (In Russian)
- Gusev, V. M., Kislyakov, V. A. (1986) Vzaimodejstvie otolitovogo organa polukruzhnykh kanalov vestibulyarnogo apparata v sisteme uglovoj stabilizatsii cheloveka v prostranstve [Interaction of the otolith organ of the semicircular canals of the vestibular apparatus in the human angular stabilization system in space]. *Biofizika — Biophysics*, vol. 31, no. 1, pp. 123–127. (In Russian)
- Gusev, V. M., Orlov, I. V., Dolgobrodov, S. G. (1996) Diffuziya endolimfy kak vozmozhnyi mekhanizm vestibulyarnoi retseptsii [Endolymph diffusion as a possible mechanism of vestibular perception]. *Sensornye sistemy — Sensory systems*, vol. 10, no. 1, pp. 80–90. (In Russian)
- Gusev, V. M., Podvigin, N. F. (1986) Model' sistemy upravleniya neproizvol'nymi dvizheniyami glaz [Model of the control system of involuntary eye movements]. *Biofizika — Biophysics*, vol. 31, no. 2, pp. 309–312. (In Russian)
- Guter, R. S., Polunov, Yu. L. (1981) *Ot abaka do komp'yutera [From the abacus to the computer]*. Moscow: Znanie Publ., 208 p. (In Russian)
- Ivanov, K. P., Kleshchev, A. S. (1975) *Biologicheskij vychislitel'nyj tsentr: O printsipakh organizatsii i nauch. zadachakh [Biological Computing Center: On the Principles of Organization and Scientific Tasks]*. Leningrad: Nauka Publ., 140 p. (In Russian)
- Kalashnikov, S. G. (1985) *Elektrichestvo [Electricity]*. Moscow: Nauka, 576 p. (In Russian)
- Karpov, B. A., Shtrom, V. F., Chikhman, V. N. (1993) Mashinnyj analiz rezul'tatov registratsii dvizhenij glaz v processe chteniya [Machine analysis of the results of recording eye movements during reading]. *Rossiiskij Fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova*, vol. 79, no. 10, pp. 92–98. (In Russian)
- Kazakova, I. A. (2011) *Istoriya vychislitel'noj tekhniki [History of computing technology]*. Penza: Penza State University Publ., 232 p. (In Russian)

- Kislyakov, Yu. Ya., Levkovich, Yu. I., Mal'cev, N. A., Volodina, I. L. (1985) Televizionnyj metod izmereniya formennyh elementov krovi [Television method for measuring blood cells]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 71, no. 6, pp. 669–673. (In Russian)
- Kleshchev, A. S., Temov, V. L. (1973) *Yazyk programmirovaniya INF i ego realizaciya [The INF programming language and its implementation]*. Leningrad: Nauka Publ., 167 p. (In Russian)
- Kopejkin, M. A., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (1988) Modul "selektor-formirovatel" dlya obrabotki na EVM impul'snoj aktivnosti neyronov [Module "selector-shaper" for computer processing of impulse activity of neurons]. In: *Sredstva avtomatizatsii fiziologicheskikh issledovanij [Devices of automation of physiological research]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 46–50. (In Russian)
- Kozhevnikov, V. A., Meshcherskij, R. M. (1963) *Sovremennye metody analiza elektroentsefalogrammy [Modern methods of electroencephalogram analysis]*. Moscow: Medgiz Publ., 327 p. (In Russian)
- Kuperman, A. M., Podvigin, N. F. (1988) Avtomaticheskoe izmerenie parametrov dvizhenij stimula pri issledovanii prostranstvenno-vremennykh svoystv retseptivnykh polej neyronov [Automatic measurement of stimulus movement parameters in the study of spatiotemporal properties of receptive fields of neurons.]. In: V. A. Govyrin (ed.). *Sredstva avtomatizatsii fiziologicheskikh issledovanij [Physiological research automation tools]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 113–117. (In Russian)
- Kuznetsov, V. L., Garina, I. A., Emel'yanov, N. A. (1974) K analizu kinetiki vyvedeniya natriya-22 iz srezov kory golovnogogo mozga krysa [To the analysis of the kinetics of sodium-22 excretion from sections of rat cerebral cortex on a computer of neuronal impulse activity]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 60, no. 4, pp. 507–512. (In Russian)
- Levashov, M. M., Rodionov, V. D., Starostenko, A. M. (1974) Statisticheskie svyazi mezhdru harakteristikami vestibulyarnogo nistagma [Statistical relationships between vestibular nystagmus characteristics]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 60, no. 4, pp. 513–523. (In Russian)
- Levkovich, Yu. I., Mal'tsev, N. A., Rychkova, S. V., Lebedev, V. P. (1994) Opredelenie ploshchadi eksperimental'nykh yazvennykh porazhenij zheludka s pomoshch'yu interaktivnogo televizionnogo metoda [Determination of the area of experimental gastric ulcers using an interactive television method]. *Patologicheskaya fiziologiya i eksperimental'naya terapiya*, no. 1, pp. 54–55. (In Russian)
- Levkovich, Yu. I., Sotnikov, O. S. (1976) Kinoissledovanie vremennykh i geometricheskikh parametrov [Cinematic study of temporal and geometric parameters]. *Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii*, vol. 71, no. 9, pp. 5–11. (In Russian)
- Menshutkin, V. V., Suvorova, T. P., Temov, V. L. (1975) Realizatsiya yazyka modelirovaniya gidrobiologicheskikh protsessov v sisteme MASON [Implementation of the modeling language for hydrobiological processes in the MASON system]. In: *Prikladnaya matematika i vychislitel'naya tekhnika v biologii [Applied Mathematics and Computer Science in Biology]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 63–80. (In Russian)
- Molodtsov, V. O., Chikhman, V. N., Solnushkin, S. D. (1999) Apparato-programmnoe obespechenie ARM fiziologa [Physiologist's workstation hardware and software]. *Pribory i sistemy upravleniya*, no. 3, pp. 15–19. (In Russian)
- Molodtsov, V. O., Smirnov, V. Yu., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2021a) Ustrojstvo vvoda otvetov dlya psihofizicheskikh eksperimentov [Response input device for psychophysical experiments]. *Pribory i tekhnika eksperimenta — Instruments and Experimental Techniques*, no. 2, pp. 153–154. <https://doi.org/10.31857/S0032816221020178> (In Russian)
- Molodtsov, V. O., Smirnov, V. Yu., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2021b) Apparato-programmnoe obespechenie povedencheskogo eksperimenta [Hardware and software for a behavioral experiment]. *Biomeditsinskaya radioelektronika — Journal Biomedical Radioelectronics*, vol. 24, no. 1, pp. 42–47. <https://doi.org/10.18127/j15604136-202101-06> (In Russian)
- Molodtsov, V. O., Smirnov, V. Yu., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2022) Ustrojstvo dlya registratsii fiziologicheskikh parametrov laboratornykh zhivotnykh [A device for recording physiological parameters of laboratory animals]. *Pribory i tekhnika eksperimenta — Instruments and Experimental Techniques*, no. 1, pp. 159–161. <https://doi.org/10.31857/S0032816222010189> (In Russian)
- Molodtsov, V. O., Smirnov, V. Yu., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2023) Registraciya refleksa ispuga [Registration of the strange reflex]. *Pribory i tekhnika eksperimenta — Instruments and Experimental Techniques*, no. 3, pp. 154–156. <https://doi.org/10.31857/S0032816223030242> (In Russian)
- Molodtsov, V. O., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2011) Ustrojstvo dlya izmereniya signalov v elektrofiziologicheskom eksperimente [A device for measuring signals in an electrophysiological experiment]. *Pribory i tekhnika eksperimenta — Instruments and Experimental Techniques*, no. 5, pp. 163–165. (In Russian)
- Nadporozhskaya, E. V., Egorov, S. K. (1975) *Biblioteka protsedur na yazyke INF [Library of procedures in the INF language]*. Leningrad: Nauka Publ., 192 p. (In Russian)
- Panteleev, S. S., Chikhman, V. N., Molodtsov, V. O. (1996) Avtomatizirovannaya elektrofiziologicheskaya ustanovka dlya issledovaniya motornoj funktsii zheludочно-kishechnogo trakta anestetizirovannoj krysy [Automated electrophysiological setup for studying the motor function of the gastrointestinal tract of anesthetized rats]. *Rossijskij Fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova*, vol. 82, no. 4, pp. 135–140. (In Russian)

- Podvigin, N. F., Chizh, A. N., Levkovich, Yu. I. et al. (1992) Komp'yuternyj analiz prostranstvennogo rel'efa aktivnosti na vykhodakh neyronov NKT koshki [Computer analysis of the spatial relief of activity at the outputs of cat NKT neurons]. *Sensornye sistemy — Sensory systems*, vol. 6, no. 1, pp. 83–94. (In Russian)
- Podvigin, N. F., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (1986) Avtomatizatsiya nauchnykh issledovaniy v Institute fiziologii im. I. P. Pavlova AN SSSR [Automation of scientific research at the Pavlov Institute of Physiology, Academy of Sciences of the USSR]. *Avtometriya — Optoelectronics*, no. 6, pp. 101–103. (In Russian)
- Polunov, Yu. L. (2004) *Ot abaka do komp'yutera: sud'by lyudej i mashin. Kniga dlya chteniya po istorii vychislitel'noj tekhniki* [From an abacus to a computer: the fate of people and machines. A book for reading on the history of computing technology]. Moscow: Russian edition Publ., 546 p. (In Russian)
- Rodionov, V. D. (1980) Minimal'no fazovaya model' dinamicheskogo spektral'nogo analiza zvukov na periferii slukha [Minimum phase model of dynamic spectral analysis of sounds in the peripheral hearing]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 66, no. 1, pp. 119–124. (In Russian)
- Romanov, S. P. (1974) Modelirovanie mekhanizmov spinal'nogo urovnya upravleniya myshechnym sokrashcheniem [Modeling of spinal level mechanisms of muscle contraction control]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 60, no. 10, pp. 1508–1517. (In Russian)
- Romanov, S. P. (1975) Modelirovanie strukturno-funksional'noj organizatsii myshtsy i ee retseptornogo apparata [Modeling the structural and functional organization of the muscle and its receptor apparatus]. In: V. D. Glezer (ed.). *Mekhanizmy pererabotki informatsii v sensorynykh sistemakh* [Information transfer mechanisms in sensor systems]. Leningrad: Nauka Publ., pp. 160–184. (In Russian)
- Shapkov, Yu. T., Romanov, S. P. (1972) Ustanovka dlya issledovaniya sledyashchikh dvizhenij cheloveka [Installation for studying human tracking movements]. In: A. I. Berga (ed.). *Nekotorye problemy biologicheskoy kibernetiki* [Some problems of biological cybernetics]. Leningrad: Nauka Publ., pp. 153–158. (In Russian)
- Shelepin, Yu. E., Kolesnikova, L. I., Levkovich, Yu. I. (1985) *Vizokontrastometriya: Izmerenie prostranstvennykh peredatochnykh funktsij zritel'noj sistemy* [Vizokontrastometriya: Measurement of Spatial Transfer Functions of the Visual System]. Leningrad: Nauka Publ., 103 p. (In Russian)
- Shelepin, Yu. E., Makulov, V. B., Krasil'nikov, N. N. et al. (1998) Ikonika i metody otsenki funktsional'nykh vozmozhnostej zritel'noj sistemy [Iconics and methods of assessing the functional capabilities of the visual system]. *Sensornye sistemy — Sensory systems*, vol. 12, no. 3, pp. 319–328. (In Russian)
- Smolov, V. B. (1972) *Analogovye vychislitel'nye mashiny* [Analog computers]. Moscow: Vysshaya shkola Publ., 408 p. (In Russian)
- Smolov, V. B., Puzankov, D. V. (2001). *Shest' pokolenij vychislitel'noj tekhniki: iz istorii kafedry VT LETI* [Six generations of computing technology: from the history of the LETI department of computer science]. St. Petersburg: ETU “LETI”, 242 p. (In Russian)
- Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2015a) Programmnye sredstva dlya kontrolya nejronal'noj aktivnosti [Software for control of neuronal activity]. *Biomeditsinskaya radioelektronika — Journal Biomedical Radioelectronics*, no. 4, pp. 78–80. (In Russian)
- Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2015b) Programmnoe obespechenie dlya vypolneniya izmerenij na elektronno-mikroskopicheskikh izobrazheniyakh [Software for performing measurements on electron microscopic images]. *Opticheskii Zhurnal*, vol. 82, no. 10, pp. 16–20. (In Russian)
- Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2017) Organizatsiya vychislitel'nykh protsessov dlya fiziologicheskikh issledovaniy dykhanija [Software for physiological respiratory research]. *Biomeditsinskaya radioelektronika — Journal Biomedical Radioelectronics*, no. 3, pp. 48–54. (In Russian)
- Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2018) Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh izobrazhenij [Experience of biological image processing]. *Biomeditsinskaya radioelektronika — Journal Biomedical Radioelectronics*, no. 2, pp. 36–40. (In Russian)
- Stolyarova, E. I., Belova, N. Yu., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2022) Programmnyj kompleks dlya korrektsionnoj raboty pri obuchenii detej so slukhorechevymi narusheniyami [Software Package for Special Teaching and Testing of Children with Hearing and Speech Impairments]. *Psikhologo-pedagogicheskie issledovaniya — Psychological-Educational Studies*, vol. 14, no. 1, pp. 77–94. <https://doi.org/10.17759/psyedu.2022140106> (In Russian)
- Stolyarova, E. I., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (2020) Vspomogatel'nyj programmnyj kompleks dlya ispol'zovaniya v logopedicheskoy praktike [Assistive software complex for logopedic practice]. *Vestnik psikhofiziologii — Psychophysiology news*, no. 3, pp. 207–210. (In Russian)
- Temov, V. L. (1971) Model' dlya opisaniya rezul'tatov psikhofizicheskikh eksperimentov so statsionarnymi signalami [Model for describing the results of psychophysical experiments with stationary signals]. In: *Analiz rechevykh signalov chelovekom* [Human speech analysis]. Leningrad: Nauka Publ., pp. 36–49. (In Russian)
- Troitskaya, V. S., Kuznetsov, V. I., Panin, A. I. (1992) Adaptatsionno-kompensatornye reaktsii pishchevaritel'noj sistemy pri razviti atrofii podzheludochnoj zhelezy [Adaptive and compensatory reactions of the digestive system in the development of pancreatic atrophy]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 78, no. 8, pp. 158–163. (In Russian)

- Ventsov, A. V., Nadporozhskaya, E. V., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (1990) Issledovanie vospriyatiya rechi: Organizatsiya interaktivnogo rezhima obrabotki rechevykh signalov [Study of speech perception: Organization of an interactive mode of processing speech signals]. *Sensornye sistemy — Sensory Systems*, vol. 4, no. 3, pp. 327–330. (In Russian)
- Vershinina, E. A., Danilov, Yu. P., Orel, E. L. et al. (1991) Ispol'zovanie ritmograficheskogo metoda dlya kontrolya sostoyaniya zhitvnogo [Using the rhythmographic method to control the state of the animal]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 77, no. 7, pp. 99–103. (In Russian)
- Vershinina, E. A., Safarova, G. L. (2019) O primenении metodov matematicheskoy statistiki v klinicheskikh i eksperimental'nykh issledovaniyakh [On the use of mathematical statistics methods in clinical and experimental studies]. *Uspekhi gerontologii — Advances in Gerontology*, vol. 32, no. 6, pp. 1052–1062. (In Russian)
- Voronova, M. L. (1979) Matematicheskoe modelirovanie slozhnykh form povedeniya u antropoidov [Mathematical modeling of complex forms of behavior in anthropoids]. In: *Mekhanizmy uslovnoreflektornogo i otsrochennogo povedeniya u obez'yan [Mechanisms of conditioned reflex and delayed behavior in monkeys]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 103–121. (In Russian)
- Voronova, M. L., Kleshchev, A. S. (1975) Modelirovanie protsessa formirovaniya ponyatij v odnom klasse eksperimentov [Modeling the process of concept formation in one class of experiments]. In: *Prikladnaya matematika i vychislitel'naya tekhnika v biologii [Applied mathematics and computing in biology]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 15–26. (In Russian)
- Voronova, M. L., Kleshchyov, A. S., Firsov, L. A. (1978) Protsessy naucheniya slozhnomu povedeniyu [Processes of learning complex behavior]. *Doklady Akademii Nauk*, vol. 240, no. 5, pp. 1248–1251. (In Russian)
- Zhakov, M. L., Pershin, Zh. A., Solnushkin, S. D., Chikhman, V. N. (1984) Organizatsiya mnogomashinnogo kompleksa dlya avtomatizatsii laboratornykh issledovaniy [Organization of a multi-machine complex for automation of laboratory research]. *Upravlyayushchie sistemy i mashiny*, no. 1, pp. 23–26. (In Russian)

Благодарности

Редакция выражает искреннюю признательность всем, благодаря чьим усилиям стал возможен выход в свет четырёх номеров журнала в 2025 году:

Абрамова Анастасия Юрьевна
Агапова Елизавета Александровна
Александров Александр Алексеевич
Александров Вячеслав Георгиевич
Александрова Нина Павловна
Андреева Ирина Германовна
Апчел Василий Яковлевич
Ахуба Лариса Отаровна
Байбакова Елена Викторовна
Беккер Анна Марковна
Бибиков Николай Григорьевич
Бойченко Надежда Андреевна
Буткевич Ирина Павловна
Васильев Андрей Глебович
Васильева Галина Юрьевна
Васильева Марина Юрьевна
Веденина Варвара Юрьевна
Вершинина Елена Андреевна
Виноградова Екатерина Павловна
Вовенко Евгений Павлович
Вьюшина Анна Вадимовна
Георгиева София Георгиевна
Глущенко Вероника Андреевна
Голубева Инна Юрьевна
Голубкова Елена Валерьевна
Гонобоблева Елизавета Львовна
Гринкевич Лариса Николаевна
Громова Людмила Викторовна
Гуркина Оксана Александровна
Гусева Александра Леонидовна
Дегтярев Виталий Прокофьевич
Джинджолия Валерий Гарикович
Дик Ольга Евгеньевна
Дмитриева Юлия Владимировна
Добаджян Нвард Вардановна
Донина Жанна Альбертовна
Дорохов Евгений Владимирович
Дубровская Надежда Михайловна
Егозова Екатерина Сергеевна
Егорова Марина Александровна
Жукова Алина Александровна
Жукова Дарья Ильинична
Иванова Любовь Евгеньевна
Иванова Полина Николаевна
Ипполитов Юрий Алексеевич
Катаев Денис Анатольевич
Киселева Марина Николаевна
Коваленко Михаил Эдуардович

Козлов Кирилл Ленарович
Крылов Борис Владимирович
Кубряк Олег Витальевич
Кузнецова Тамара Георгиевна
Ларина Ольга Николаевна
Лобов Геннадий Иванович
Лукина Екатерина Алексеевна
Любашина Ольга Анатольевна
Малиновская Наталия Владимировна
Маметьева Полина Алексеевна
Маслюков Петр Михайлович
Мейгал Александр Юрьевич
Мелик-Касумов Тигран Беглярович
Меркульева Наталья Сергеевна
Миквабия Зураб Ясонович
Митрюшкина Диана Константиновна
Михайленко Виктор Анатольевич
Михалкин Александр Александрович
Мухамедрахимов Рифкат Жаудатович
Моисеев Константин Юрьевич
Москалев Александр Витальевич
Муровец Владимир Олегович
Нархова Ирина Владимировна
Никитин Владимир Павлович
Никитин Николай Иванович
Никитина Екатерина Александровна
Никитина Мария Николаевна
Обухов Дмитрий Константинович
Ордян Наталья Эдуардовна
Островский Михаил Аркадьевич
Пеннийайнен Валентина Альбертовна
Переверзев Владимир Алексеевич
Плахова Юлия Владиславовна
Помыткин Сергей Павлович
Поскотинова Лилия Владимировна
Пронина Галина Иозеповна
Репенкова Людмила Георгиевна
Родичкин Павел Васильевич
Романова Ирина Владимировна
Рубинский Артемий Владимирович
Рыбакова Галина Ивановна
Рыбникова Елена Александровна
Рыжак Галина Анатольевна
Рыкова Елена Юрьевна
Садчикова Елена Рубеновна
Сайфитдинова Алсу Фаритовна
Сальников Евгений Валентинович
Саранцева Светлана Владимировна
Саульская Наталья Борисовна
Сашенков Сергей Львович
Семенов Дмитрий Германович
Семенова Ольга Геннадьевна
Сентябрев Николай Николаевич
Сергеев Тимофей Владимирович

Сиваченко Иван Борисович
Симбирцев Андрей Семенович
Солнушкин Сергей Дмитриевич
Сосин Денис Владимирович
Спиричев Андрей Андреевич
Суворов Николай Борисович
Тимашев Петр Сергеевич
Тихонравов Дмитрий Леонидович
Ткаченко Павел Владимирович
Томилова Евгения Александровна
Томиловская Елена Сергеевна
Тропская Наталия Сергеевна
Трухин Андрей Николаевич
Трухина Светлана Ивановна
Туманова Татьяна Сергеевна
Тюлькова Екатерина Иосифовна
Удовенко Александр Андреевич
Фатеев Михаил Михайлович
Хорунжий Глеб Дмитриевич
Циркин Виктор Иванович
Чалисова Наталья Иосифовна
Чихман Валерий Николаевич
Шелепин Юрий Евгеньевич
Шестакова Вера Николаевна
Шестопалова Лидия Борисовна
Юшкова Ирина Дмитриевна
Яковлев Алексей Валерьевич
Ярушкина Наталья Ильинична