



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. 7 № 1 2026

VOL. 7 No. 1 2026



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/10.33910/2687-1270-2026-7-1>

2026. Том 7, № 1

2026. Vol. 7, no. 1

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)

А. Б. Буравкова (Москва, Россия)

Т. Д. Власов (Санкт-Петербург, Россия)

С. В. Губкин (Минск, Беларусь)

Н. В. Гуляева (Москва, Россия)

Г. А. Демченко (Алматы, Казахстан)

Е. В. Денисов (Томск, Россия)

Д. Зелена (Печ, Венгрия)

В. А. Кашкин (Санкт-Петербург, Россия)

В. А. Кашуро (Санкт-Петербург, Россия)

М. Ке (Шанхай, Китай)

А. Г. Марков (Санкт-Петербург, Россия)

П. М. Маслюков (Ярославль, Россия)

Е. Н. Михайлов (Санкт-Петербург, Россия)

М. П. Мошкин (Новосибирск, Россия)

П. Е. Мусиенко (Санкт-Петербург, Россия)

И. В. Мухина (Нижний Новгород, Россия)

Г. В. Павлова (Москва, Россия)

Г. М. Палатников (Баку, Азербайджан)

Е. А. Рыбникова (Санкт-Петербург, Россия)

А. Ф. Сайфитдинова (Санкт-Петербург, Россия)

С. В. Саранцева (Санкт-Петербург, Россия)

Р. Р. Тухватшин (Бишкек, Кыргызстан)

А. Е. Умрюхин (Москва, Россия)

Ж. Хельешь (Печ, Венгрия)

Ю. Е. Шелепин (Санкт-Петербург, Россия)

Ф. А. Шукуров (Душанбе, Таджикистан)

Editorial Board

Vyacheslav G. Alexandrov (St Petersburg, Russia)

Nadezhda M. Bazhan (Novosibirsk, Russia)

Lyudmila B. Buravkova (Moscow, Russia)

Timur D. Vlasov (St Petersburg, Russia)

Sergey V. Gubkin (Minsk, Belarus)

Natalia V. Gulyaeva (Moscow, Russia)

Georgy A. Demchenko (Almaty, Kazakhstan)

Evgeny V. Denisov (Tomsk, Russia)

Dora Zelena (Pecs, Hungary)

Vladimir A. Kashkin (St Petersburg, Russia)

Vadim A. Kashuro (St Petersburg, Russia)

Ke Ma (Shanghai, China)

Alexander G. Markov (St Petersburg, Russia)

Peter M. Maslyukov (Yaroslavl, Russia)

Evgeny N. Mikhailov (St Petersburg, Russia)

Mikhail P. Moshkin (Novosibirsk, Russia)

Pavel E. Musienko (St Petersburg, Russia)

Irina V. Mukhina (Nizhny Novgorod, Russia)

Galina V. Pavlova (St Petersburg, Russia)

Grigory M. Palatnikov (Baku, Azerbaijan)

Elena A. Rybnikova (St Petersburg, Russia)

Alsu F. Saifitdinova (St Petersburg, Russia)

Svetlana V. Sarantseva (St Petersburg, Russia)

Rustam R. Tukhvatshin (Bishkek, Kyrgyzstan)

Alexey E. Umryukhin (Moscow, Russia)

Zsuzsanna Helyes (Pecs, Hungary)

Yuri E. Shelepin (St Petersburg, Russia)

Firuz A. Shukurov (Dushanbe, Tajikistan)

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 17,4 Мб

Подписано к использованию 20.05.2026

Published at 20.05.2026

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.

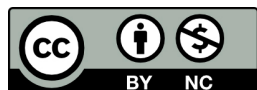
Редактор М. С. Огурenkova

Корректор Г. А. Янковская

Редакторы английского текста К. Ю. Рыбачук, И. А. Наговицына

Оформление обложки О. В. Рудневой

Верстка Д. В. Романовой



Санкт-Петербург, 2026

© Российский государственный

педагогический университет им. А. И. Герцена, 2026

СОДЕРЖАНИЕ

Приветствие главного редактора	4
Обзоры	6
Никитина Е. А. Хроники физиологии: специализированные заведения Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома	6
Забродин О. Н., Поляков Е. А. Викторин Сергеевич Дерябин — ученик И. П. Павлова, психофизиолог, психиатр, психолог, философ (к 150-летию со дня рождения)	34
Силькис И. Г. Механизмы появления побочных эффектов и подходы к их ослаблению при лечении неврологических заболеваний	46
Сиваченко И. Б., Любашина О. А. Обзор отечественных и мировых подходов к пониманию механизмов реализации эффектов транскраниальной стимуляции постоянным током. ...	77
Аллазов Д. Р. Биология альтруистического поведения человека	89
Экспериментальные статьи	110
Меленец М. А., Зинчук В. В. Влияние системного введения озона на поведенческую активность и прооксидантный-антиоксидантный баланс крови у крыс	110
Ларина О. Н., Беккер А. М., Васильева Г. Ю., Ковачевич И. В., Носовский А. М., Садчикова Е. Р. Влияние экзогенного лактоферрина на уровни плазматических белков-реактантов острой фазы в эксперименте с иммерсией	121
Муртазина Е. П. Персональные прогностические критерии интегрального результата совместной сенсомоторной деятельности испытуемых в диадах	134
Сентябрев Н. Н., Федотова И. В., Парастаев С. А., Митин И. Н. Управление функциональным состоянием организма спортсменов по параметрам ЭЭГ	146
Цой Ю. Г., Томилова Е. А., Жвавый С. П., Шишханова Д. Р. Конституционально- типологические особенности вариабельности сердечного ритма у мужчин с нормальной и избыточной массой тела и различным уровнем двигательной активности	157

CONTENTS

Letter from the Editor-in-Chief	4
Reviews.....	6
<i>Nikitina E. A.</i> Chronicles of physiology: Specialized institutions of the Saint Petersburg Imperial Foundling House.....	6
<i>Zabrodin O. N., Polyakov E. L.</i> Marking the 150 th anniversary of Victorien Deryabin — student of Ivan Pavlov, psychophysiolgist, psychiatrist, psychologist, and philosopher	34
<i>Silkis I. G.</i> Mechanisms of side effects and approaches to their attenuation in the treatment of neurological diseases	46
<i>Sivachenko I. B., Lyubashina O. A.</i> Review of domestic and international approaches to understanding the mechanisms of transcranial direct current stimulation (tDCS) effects	77
<i>Allazov D. R.</i> Biology of human altruistic behavior	89
Experimental articles	110
<i>Melenets M. A., Zinchuk V. V.</i> The effect of systemic ozone administration on behavioral activity and blood prooxidant-antioxidant balance in rats	110
<i>Larina O. N., Bekker, A. M., Vasilieva G. Yu., Kovachevich I. V., Nosovsky A. M., Sadchikova E. R.</i> The influence of exogenous lactoferrin on plasma levels of acute phase proteins in a dry immersion experiment.....	121
<i>Murtazina E. P.</i> Personal predictive criteria for the integral result of cooperative sensorimotor activity in dyads.....	134
<i>Sentyabrev N. N., Fedotova I. V., Parastaev S. A., Mitin I. N.</i> Management of the functional state of athletes' body based on EEG parameters	146
<i>Tsoi Yu. G., Tomilova E. A., Zhvavy S. P., Shishkhanova D. R.</i> Constitutional and typological patterns of heart rate variability in men with normal and excess body weight and different levels of physical activity	157

Приветствие главного редактора

Глубокоуважаемые коллеги!

Перед Вами первый номер журнала «Интегративная физиология» за 2026 г. Традиционно первый номер нашего журнала отражает основные направления развития физиологической науки, представленные на ежегодной конференции «Интегративная физиология», проводимой Институтом физиологии им. И. П. Павлова Российской академии наук. С 24 по 26 сентября 2025 г. в Санкт-Петербурге состоялась VII Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология», посвященная юбилейной дате — 100-летию Института физиологии им. И. П. Павлова Российской академии наук. Отличительная особенность тематики конференции — комплексный системный подход к анализу физиологических функций, физиологических процессов, регуляторных механизмов на различных уровнях, включая молекулярно-клеточный и генетический, что важно для понимания работы организма в едином целостном восприятии.

Закономерно, что на юбилейной конференции, посвященной столь знаменательной дате, был освещен широчайший спектр фундаментальных исследований в области интегративной физиологии, что нашло свое отражение на страницах первого номера журнала. Традиционно открывают номер обзорные статьи, посвященные значимым историческим вехам в развитии физиологической науки и образования, а также вкладу в становление физиологии научной школы И. П. Павлова. Крайне интересны научные обзоры, поднимающие актуальные вопросы совершенствования подходов к лечению неврологических заболеваний. Экспериментальные статьи номера освещают различные аспекты функционирования целостного организма: от влияния озона на поведенческую активность до исследований совместной сенсомоторной деятельности. Вновь звучит космическая тема — вниманию читателей представлены результаты пилотных исследований о роли экзогенного лактоферрина. Финальным аккордом номера стали прикладные исследования в области спортивной физиологии и медицины, что наглядно демонстрирует физиологическое и общебиологическое значение учения И. П. Павлова, его значимость для практических целей медицины и здравоохранения.

Приветствуя читателей первого номера журнала «Интегративная физиология», выражаю надежду на получение рукописей, содержащих новые знания о взаимодействии систем организма для обеспечения его функционирования в различных условиях.

С благодарностью ко всем, кто сделал реальностью выпуск первого номера журнала «Интегративная физиология» за 2026 г.

*С уважением,
главный редактор
Е. А. Никитина*

Letter from the Editor-in-Chief

Dear Colleagues,

We are pleased to present the first issue of *Integrative Physiology* for 2026. Traditionally, the first issue of our journal reflects the principal directions in the development of physiological science as presented at the annual conference 'Integrative Physiology', organized by the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences. From 24 to 26 September 2025, the 7th All-Russian Conference with International Participation 'Integrative Physiology' was held in Saint Petersburg. It was dedicated to a significant milestone — the 100th anniversary of the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences. A distinguishing feature of the conference theme is its comprehensive, systems-level approach to the analysis of physiological functions and regulatory mechanisms spanning molecular, cellular, and genetic domains — an approach essential for understanding the organism as an integrated whole.

It is fitting that an anniversary conference devoted to such an important occasion presented the broadest spectrum of fundamental research in integrative physiology, which is reflected in the pages of this first issue. Traditionally, the issue opens with review articles on significant historical milestones in the development of physiological science and education, as well as on the contributions of I. P. Pavlov's scientific school to the formation of physiology. Of particular interest are scientific reviews addressing current challenges in improving therapeutic approaches to neurological disorders. The experimental articles in this issue cover various aspects of the functioning of the integrated organism — from the effects of ozone on behavioral activity to studies of joint sensorimotor function. The theme of space research is revisited, with pilot study results on the role of exogenous lactoferrin presented to readers. The final section of the issue features applied research in sports physiology and medicine, clearly demonstrating the physiological and general biological relevance of I. P. Pavlov's teachings and their significance for practical applications in medicine and health care.

In welcoming the readers of the first issue of *Integrative Physiology*, I express our hope for manuscripts that provide new knowledge on the interaction of body systems in maintaining organismal function under diverse conditions.

With gratitude to all who have made the publication of the first issue of *Integrative Physiology* for 2026 a reality.

Editor-in-Chief
Ekaterina A. Nikitina



Хроники физиологии: специализированные заведения Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома

Е. А. Никитина ^{✉1,2}

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

² Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
191186, Россия, Санкт-Петербург, наб. р. Мойки, д. 48

Сведения об авторе

Екатерина Александровна Никитина, SPIN-код: [7844-8621](#), Scopus AuthorID: [56603106300](#), ResearcherID: [L-5761-2014](#), ORCID: [0000-0003-1897-8392](#), e-mail: 21074@mail.ru

Для цитирования: Никитина, Е. А. (2026) Хроники физиологии: специализированные заведения Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома. *Интегративная физиология*, т. 7, № 1, с. 6–33. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-6-33> EDN CSNVAX

Получена 30 января 2026; прошла рецензирование 15 февраля 2026; принята 25 февраля 2026.

Финансирование: Исследование выполнено за счет внутреннего гранта РГПУ им. А. И. Герцена «Развитие естественно-научных музейных коллекций РГПУ им. А. И. Герцена».

Права: © Е. А. Никитина (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. В XIX в. в Санкт-Петербургском Императорском воспитательном доме сложилась уникальная многоступенчатая система учреждений педагогического образования, в которой важное место по праву занимали специализированные заведения, нацеленные прежде всего на подготовку учителей, нянь, фельдшерниц и акушерок. Учительская семинария послужила образцом для организации педагогических учебных заведений в России для подготовки учителей начальных училищ. Женское училище имело целью приготовление воспитанниц к поступлению в классы русских нянек, фельдшерниц и сельских учительниц. Совершенно уникальный педагогический опыт представляли училища нянь и фельдшерниц — первые в Европе женские образовательные учреждения подобного рода. Создание яслей и детских садов-приютов завершило создание единой структуры комплексного дошкольного образования Воспитательного дома. Родовспомогательное заведение готовило акушерок, основываясь на передовых принципах клинического образования. Во всех этих учебных заведениях осуществлялась серьезная естественно-научная подготовка, что было обусловлено как их профилем, так и продолжением образовательно-воспитательных традиций Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома, где физиология как фундаментальная опора педагогического образования всегда занимала ключевые позиции. Воспитательный процесс ставил своей целью становление нравственной, всесторонне развитой личности, большое внимание уделялось физическому и гигиеническому воспитанию. Привлечение современных методик обучения содействовало завоеванию передовых позиций российской педагогики и педиатрии в интересах человека, семьи, общества и государства.

Ключевые слова: Учительская семинария, Николаевское реальное женское училище, Женское училище, Училище нянь, Училище фельдшерниц, Родовспомогательное заведение, история физиологии, преподавание физиологии

Chronicles of physiology: Specialized institutions of the Saint Petersburg Imperial Foundling House

Е. А. Nikitina ✉^{1,2}

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

² Herzen State Pedagogical University of Russia, 48 Moika River Emb., Saint Petersburg 191186, Russia

Author

Ekaterina A. Nikitina, SPIN: [7844-8621](#), Scopus AuthorID: [56603106300](#), ResearcherID: [L-5761-2014](#), ORCID: [0000-0003-1897-8392](#), e-mail: 21074@mail.ru

For citation: Nikitina, E. A. (2026) Chronicles of physiology: Specialized institutions of the Saint Petersburg Imperial Foundling House. *Integrative Physiology*, vol.7, no.1, pp. 6–33. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-6-33> EDN [CSNVAX](#)

Received 30 January 2026; reviewed 15 February 2026; accepted 25 February 2026.

Funding: The research was supported by an internal grant from Herzen University, 'Development of natural science museum collections of Herzen University'.

Copyright: © E. A. Nikitina (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. In the 19th century, a unique multi-stage system of pedagogical education institutions was established within the framework of the Saint Petersburg Imperial Foundling House, in which specialized institutions — primarily aimed at training teachers, nannies, medical assistants, and midwives — occupied an important place. Russian educational institutions for the training of primary school teachers followed the model of the Teacher Seminary. Thus, Women's School was designed to prepare pupils for admission to courses for Russian nannies, medical assistants, and rural teachers. The Nanny School and the Medical Assistant (Feldsher) School — the first female educational institutions of their kind in Europe — represented a wholly unique pedagogical experience. The creation of nurseries and kindergartens-shelters completed the formation of a unified structure for comprehensive preschool education within the Foundling House. The Maternity Institute trained midwives on the basis of advanced principles of clinical education. In all these educational institutions, rigorous natural science training was provided, a focus that stemmed both from their specific profiles and from the continuation of the educational traditions of the Saint Petersburg Imperial Foundling House, where physiology as a fundamental pillar of pedagogical education always occupied a key position. The educational process aimed to cultivate an integral, all-rounded personality, with considerable attention devoted to physical and hygienic education. The adoption of modern teaching methods contributed to the attainment of advanced positions in Russian pedagogy and paediatrics in the interests of the individual, family, society, and the state.

Keywords: Teacher Seminary, Nikolaevsky Women's Real School, Women's School, Nanny School, Medical Assistant (Feldsher) School, Maternity Institute, history of physiology, teaching of physiology

Я рассчитываю на ваше усердие
к образованию юношества.

Александр II

Введение

Народное образование в России становится одной из важнейших задач государства со времен Екатерины II, сыгравшей важнейшую роль в развитии науки и образования и стоявшей у истоков создания Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома. Со второй половины XVIII в. общество стало приходить к мысли о необходимости просвещения всего народа и о возможности более образованных слоев общества принять в этом деятельное участие. Середина XIX в. в России — начало важного

перелома, отразившегося во всех сферах жизни. Во многом это было обусловлено Великими реформами императора Александра II, направленными на модернизацию России, важнейшей частью которых была реформа народного образования.

В 1856 г. в «Морском сборнике» вышла статья Николая Ивановича Пирогова (1810–1881) «Вопросы жизни», ставшая точкой отсчета общественно-педагогического движения, выработавшего образ русской народной школы. Эта статья поднимала вопросы воспитания из ряда специальных в ранг общечеловеческих. Пирогов назвал их вопросами жизни: «быть

человеком» в лучшем смысле слова, вот чего он требовал от каждого, чему предлагал учить следующее поколение, «все, готовые быть полезными гражданами, должны сначала научиться быть людьми» (Пирогов 1856, 577). Путь для этого один — самопознание, оно есть непременное условие плодотворной воспитательной деятельности. «Вы убеждаетесь, что убеждения даются не каждому. Только тот может иметь их, кто приучен с ранних лет проницательно смотреть в себя, кто приучен с первых лет жизни любить искренно правду, стоять за нее горою, и быть непринужденно откровенным как с наставниками, так и с сверстниками. Без этих свойств вы никогда не достигнете никаких убеждений. А эти свойства достигаются: верою, вдохновением, нравственною свободою мысли, способностью отвлечения, упражнением в самопознании» (Пирогов 1856, 587).

Под влиянием этих идей появляется масса педагогических сочинений, как переводных, так и оригинальных. Наиболее плодотворной и важной по своему влиянию на российское образование была деятельность Константина Дмитриевича Ушинского (1823–1870) (рис. 1), в то время преподавателя словесности в Гатчинском сиротском институте, впоследствии инспектора классов Смольного института, а затем редактора «Журнала Министерства народного просвещения». Он всецело разделял идеи необходимости народного просвещения. «Боже мой, сколько нужно школ, школ и школ для всего этого народа, возрожденного к гражданской жизни!» — восклицает он по этому поводу (Чехов 1912, 24). Но еще более Ушинского беспокоит другой вопрос: «Где взять учителей, да таких учителей, которые бы вносили в народ не одно знание грамоты, но умственное образование, христианский характер и те гражданские правила жизни, на которых покоится благоденствие государства?» (Чехов 1912, 24). В ходе развития этих идей у Ушинского окончательно складывается идеал русской народной школы как воспитательного и развивающего учреждения, основанного на особенностях русской жизни, связанного с национальными чертами русского народа.

Возникшая ниша в образовательных структурах России необычайно повысила спрос на работу учителей начальных школ, которая впервые начала осознаться как профессиональная деятельность, требующая специального обучения. Вне всякого сомнения, Санкт-Петербургский Императорский воспитательный дом, один из ведущих центров российской педагогики, не мог остаться в стороне от решения приоритетных для общества и государства задач.

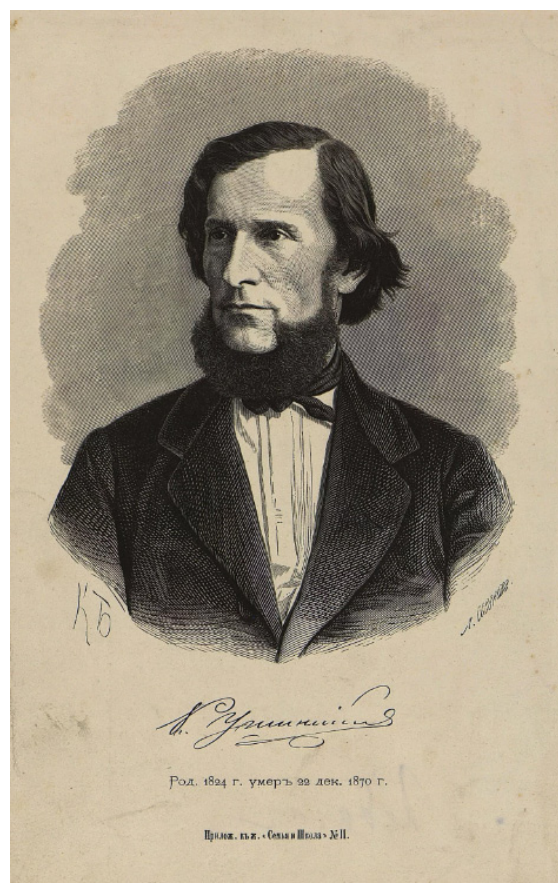


Рис. 1. Константин Дмитриевич Ушинский. Ксилография. Гравер Лаврентий Авксентьевич Серяков, конец XIX в. Собрание Государственного исторического музея (Источник: <https://catalog.shm.ru/entity/OBJECT/3049185?query=константин%20ушинский&index>)

Fig. 1. Konstantin D. Ushinsky. Woodcut by Lavrenty A. Seryakov, late 19th century. Collection of the State Historical Museum (URL: <https://catalog.shm.ru/entity/OBJECT/3049185?query=константин%20ушинский&index>)

Мариинская учительская семинария принца Петра Ольденбургского

Управлявший Воспитательным домом граф Михаил Юрьевич Виельгорский (1788–1856) при реорганизации Санкт-Петербургского воспитательного дома в Сиротский институт выступил за сохранение возможности получения образования всеми воспитанниками, предлагая для этого учредить в деревнях, где воспитывались питомцы, сельские училища. Это предложение было Высочайше одобрено, но так и не исполнено. В 1843 г. Министерство государственных имуществ изъявило согласие принимать воспитанников в 10-летнем возрасте в свои учебные заведения для приготовления в волостные

писаря, оспопрививатели, фельдшера, лесные стрелки и объездчики. В то же время по предложению принца Петра Георгиевича Ольденбургского (1812–1881) принята новая мера к устройению судьбы питомцев — их подготовка как штурманов и шкиперов для купеческого флота. В 1847 г. по его же инициативе для питомцев было учреждено Фельдшерское училище при Мариинской больнице для бедных, которое, впрочем, было в 1863 г. упразднено. Кроме того, часть воспитанников отдавали в межевые роты и в телеграфисты (Менгден 1872). Девочки же, воспитывавшиеся в деревнях, практически не получали образования. Таким образом, в это время питомцы Воспитательного дома, не входившие в комплект Сиротского института, были лишены возможности получения систематического образования.

Для исправления сложившейся ситуации начальство Воспитательного дома приняло в 1864 г. новые меры для нравственного и умственного развития своих питомцев: было заведено в местах жительства воспитанников до 80 деревенских школ для детей обоего пола. Понимая, что грамотность есть ключ к образованию, но сама по себе еще не есть образование, начальство Воспитательного дома заботилось о том, чтобы «воспитанникам и воспитанницам деревенских школ сообщались все существенные элементарные сведения, которые, освещая ум и облагораживая сердце, делают человека способным к дальнейшему самостоятельному развитию» (Менгден 1872, 12). Кроме того, нужно было образовывать учителей, которые бы с достаточными знаниями и практическими навыками преподавания соединяли симпатию к среде, в которой им придется жить и действовать. Кто же мог лучше удовлетворять этим требованиям, как не учителя из числа самих же воспитанников? И 6 марта 1864 г. создается Учительская семинария, выпускавшая каждый год до 20 преподавателей.

Учительская семинария послужила образцом для организации подобных учебных заведений закрытого типа, появившихся во второй половине XIX в. в различных ведомствах и имевших целью дать педагогическое образование молодым людям всех сословий, желающим посвятить себя учительской деятельности в начальных училищах (Фальборк, Чарнолуский 1901). Учительская семинария была ориентирована на подготовку питомцев Воспитательного дома к исполнению учительских обязанностей в начальных школах. Для практического упражнения учеников семинарии в преподавании при ней находилось двухклассное практическое училище, в которое

принимали детей всех сословий. Практическое училище как по использовавшимся учебным пособиям, так и по методам преподавания было приближено к сельской школе, чтобы выпускники семинарии, приступая к преподаванию в сельских школах, могли прямо применить те приемы обучения, с которыми они были ознакомлены в практической школе. Семинария с практическим училищем были подчинены заведующему учебною частью Воспитательного дома. Заведование семинарией поручалось наставнику-наблюдателю, которому вменялось в обязанность давать шесть обязательных уроков в неделю бесплатно; предоставлялось право давать и более уроков, но их общее число не превышало 12. Преподавание закона Божия возлагалось на духовное лицо, а прочих предметов — на наставника-наблюдателя и учителей. Нравственное воспитание учащихся возлагалось всецело на наставника-наблюдателя, в помощь которому назначались три репетитора, избираемые из лучших сельских учителей; они были обязаны, кроме надзора за поведением учащихся, помогать им в приготовлении уроков. Один из репетиторов исполнял обязанность образцового учителя при практическом училище (Светлов 1914).

У истоков Учительской семинарии стоял известный педагог Василий Андреевич Золотов (1804–1882) (рис. 2), сторонник «звуковой методы» обучения грамоте, автор учебников для народных училищ и знаменитых «Таблиц для взаимного обучения чтению и письму с руководством для учителей». Опираясь на воззрения французского педагога Жана-Жозефа Жакото (1770–1840), В. А. Золотов предлагал «разумное согласование впечатлений глаза со слухом». Суть разработанной им методики заключалась в том, что учитель, объясняя изучаемый материал, стремился слить звуки с конкретными буквами, набиравшимися на специальных «черных досках» (фонетическое письмо). На занятиях учитель обращался к каждому ученику, а не к классу, как практиковалось раньше. Этим он стремился к осознанному пониманию изучаемого материала каждым учащимся (Абрамовский 2010). После блестящих опытов применения новой системы обучения чтению и письму многие ведомства обращались к Золотову с предложениями организовать обучение в начальных школах на новых основаниях.

В 1864 г. В. А. Золотов был приглашен почетным опекуном Воспитательного дома Николаем Андреевичем Шторхом (1815–1877) принять участие в устройстве Учительской семинарии (Русский биографический словарь... 1916,

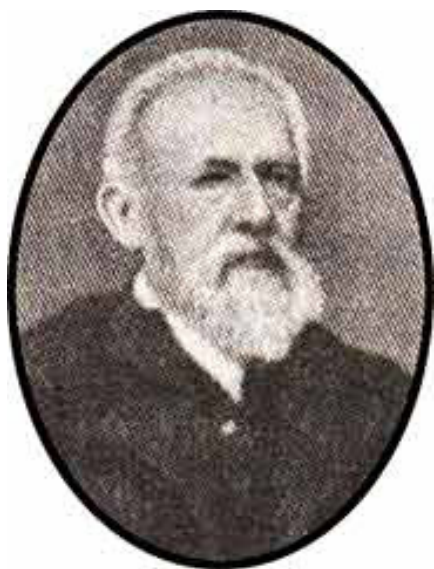


Рис. 2. Василий Андреевич Золотов (1804–1882)
(Источник: http://az.lib.ru/z/zolotow_w_a/)

Fig. 2. Vasily A. Zolotov (1804–1882)
(URL: http://az.lib.ru/z/zolotow_w_a/)

444–449). Изначально проект семинарии был составлен так, что она включала один лишь подготовительный класс и можно было пригласить только одного учителя из подготовленных Золотовым для Морского ведомства — унтер-офицера Верхатурова, которому сам Золотов по возможности помогал. Однако благодаря опыту,

терпению и энергии Василия Андреевича Золотова дело пошло на лад, в 1868 г. курс обучения был увеличен до двух лет, а затем и до трех (Монографии... 1880). За безвозмездное наблюдение за преподаванием в Учительской семинарии Воспитательного дома ему был Высочайше пожалован бриллиантовый перстень с изумрудом. После выхода в отставку в 1868 г. Министерством народного просвещения Золотов был утвержден смотрителем семинарии и занимал эту должность до 1870 г. (Колосова и др. 2009).

Первоначально Учительская семинария помещалась в зданиях Воспитательного дома на Гороховой улице, в первом этаже корпуса бывшего Родовспомогательного заведения (Селезнев 1878). В 1876 г. по инициативе принца П. Г. Ольденбургского семинария была перенесена за город. Великий князь Константин Николаевич, желая почтить память императрицы Марии Федоровны, своим рескриптом от 10 июня 1876 г. уступил Учительской семинарии в постоянное пользование участок на окраине Павловского парка (вблизи Садовой улицы). 10 июня 1879 г. состоялась закладка зданий семинарии. Через два года три больших деревянных здания со службами, возведенные по проекту архитектора Воспитательного дома Николая Петровича Басина (1844–1917), были закончены и 31 августа 1881 г. состоялось их освящение, а с 1 сентября начались учебные занятия (рис. 3).



Императорский Санкт-Петербургский воспитательный дом. Здание Мариинской учительской семинарии в Павловске. Фотоателье К.К. Буллы. 1910-е

Рис. 3. Здание Мариинской Учительской семинарии принца Петра Ольденбургского в Павловске (Светлов 1914)

Fig. 3. The building of the Mariinsky Teacher Seminary of Prince Peter of Oldenburg in Pavlovsk (Svetlov 1914)

С целью увековечить память почившего принца Ольденбургского и в память о Марии Федоровне 31 октября 1881 г. Учительской семинарии было Высочайше присвоено наименование Мариинской Учительской семинарии принца Петра Ольденбургского (Светлов 1914).

27 октября 1881 г. на нижнем этаже главного здания семинарии на средства, пожертвованные жителями Санкт-Петербурга и Павловска, была освящена домовая церковь во имя равноапостольной Марии Магдалины (рис. 4) (Мещанинов 2007). К сожалению, все здания Учительской семинарии во время Великой Отечественной войны были разрушены.

Согласно «Положению об Учительских семинариях», принятому Министерством народного просвещения в 1870 г., в семинарию принимали молодых людей не моложе 16-летнего возраста. Максимальный приемный возраст был установлен в 22 года (для лиц, не подлежащих поступлению в постоянные войска). Из питомцев, окончивших с успехом курс в сельских школах Воспитательного дома, отбирали ежегодно до 12 мальчиков, как правило, 16–18-летнего возраста, которые с мая по сентябрь под руководством назначенного начальством учителя готовились к вступительному испытанию, и наилучшие из них, выдержав испытание, поступали в семинарию. Курс обучения в семина-

рии был трехгодичным, учебный год начинался 1 сентября и оканчивался 10 июня. В каникулярное время воспитанников отпускали в деревни для свидания с родственниками и помощи им в полевых работах. Выпускники Учительской семинарии были обязаны прослужить в ведомстве Воспитательного дома не менее шести лет. Все учителя, прослужившие не менее четырех и не более пяти лет, были обязаны явиться в семинарию и держать поверочное испытание по всем предметам семинарского курса. На основании этого испытания они удостоивались звания сельского учителя, лучшим присваивали звание сельского учителя первого разряда; не выдержавшие же испытания проходили его снова через год и, в случае неуспеха, вовсе исключались из числа учителей (Фальборк, Чарнолуский 1901).

В программу обучения Учительской семинарии входили следующие предметы: 1) Закон Божий; 2) русский язык и церковно-славянское чтение; 3) арифметика, счисление на счетах и основания геометрии с применением к съемке планов; 4) педагогика, т. е. методика элементарных наук и общие сведения из школьной гигиены; 5) общие сведения из естествоведения и физики; 6) география России и всеобщая; 7) история России, из всеобщей истории сообщались только факты, связанные с отечественною;



У входа в храм учительской семинарии. Фото 1900 г.

Рис. 4. Церковь во имя равноапостольной Марии Магдалины при Мариинской Учительской семинарии принца Петра Ольденбургского (Мещанинов 2007)

Fig. 4. Church of St. Mary Magdalene Equal-to-the-Apostles at the Mariinsky Teacher Seminary of Prince Peter of Oldenburg (Meshchaninov 2007)

8) чистописание, рисование и черчение; 9) хоровое и церковное пение. Кроме того, в последнем классе ученики занимались практическим обучением в учрежденном при семинарии училище (рис. 5). В свободное от уроков время воспитанники занимались различными ремеслами, в том числе столярничеством, садоводством, огородничеством. Вопросы, касающиеся учебно-воспитательной части, обсуждались на педагогической конференции, где под председательством наставника-наблюдателя участвовали законоучитель и преподаватели, репетиторы допускались с правом совещательного голоса (Светлов 1914).

Программа каждого учебного предмета была составлена так, чтобы в течение трехлетнего курса был пройден хотя не очень подробный, но законченный курс. Метод преподавания учебных предметов в семинарии должен был строго сообразоваться с преподаваемым предметом и со степенью развития и подготовки воспитанников. Преподаватели семинарии должны были обращать больше внимания самостоятельным занятиям семинаристов, так как главная цель обучения должна состоять в том, чтобы приучить учеников к самостоятельным занятиям и таким образом положить прочное основание для дальнейшего самообразования. В этом отношении крайне инте-

ресно устройство библиотеки семинарии, которая была разделена на два отдела: фундаментальный и ученический. Фундаментальная библиотека состояла из книг и журналов, способствующих обогащению наставников познаниями и служащих им пособием при преподавании. Ученическая библиотека состояла из таких книг, которые могли быть для воспитанников научными пособиями по всем предметам семинарского курса, а также доставлять материал для назидательного и полезного чтения, что говорит о следовании принципу сознательности и активности обучения. При Учительской семинарии было создано собрание учебных пособий для преподавания географии, физики и естественной истории и коллекция учебных пособий для народных школ, чтобы ученики семинарии могли ознакомиться с пособиями, которые будут им полезны, когда они станут учителями. Переводные испытания производились в конце каждого учебного года по всем учебным предметам, исключая пение и чистописание. Выпускные экзамены производились всем педагогическим советом семинарии. Кроме устных испытаний, воспитанники обязаны представить письменные работы по русскому языку, математике и дать пробный урок в присутствии совета (Фальборк, Чарнолуский 1901).

Таблица числа недѣльныхъ уроковъ *) въ Маринской учит. семинаріи принца Петра Ольденбургскаго.

ПРЕДМЕТЫ ПРЕПОДАВАНІЯ.	К л а с с ы.			Практич- ское учп- лище.	В с е г о.
	Ш.	П.	І.		
Законъ Божій	3	2	2	1	8
Русскій языкъ	6	4	4	1	15
Русское и славянское чтеніе	2	1	1	—	4
Арифметика	4	3	2	1	10
Геометрія	—	2	—	—	2
Исторія	—	2	1	—	3
Географія	2	3	2	—	7
Естествовѣдѣніе (начала естественной исторіи и физики)	3	2	2	—	7
Черченіе, рисованіе и чистописаніе	5	4	1	—	10
Педагогика	—	—	2	—	2
Пѣніе хоровое и церковное	3	2	3	1	9
И т о г о	28	25	20	4	77

Рис. 5. Распределение учебных часов Мариинской Учительской семинарии принца Петра Ольденбургского (Фальборк, Чарнолуский 1901)

Fig. 5. Distribution of teaching hours at the Mariinsky Teacher Seminary of Prince Peter of Oldenburg (Falbork, Charnolusky 1901)

Следует отдельно отметить, что важнейшим аспектом подготовки учителей считались практические занятия, основным разделом которых были уроки, проводимые семинаристами выпускного класса. В этом отношении Мариинская Учительская семинария выделялась среди остальных семинарий — все уроки в специально учрежденном при семинарии училище давали ее воспитанники. Разбор этих уроков происходил на особых педагогических конференциях два раза в неделю (Руднев 1913).

Согласно «Положению об Учительских семинариях», принятому 11 марта 1902 г., было решено приступить к постепенному преобразованию семинарий из трехклассных в четырехклассные, добавив приготовительный класс (рис. 6) (Руднев 1913). Реформа 1902 г. была направлена на повышение качества образования и более углубленное изучение материала, что было вполне закономерно с учетом бурного развития науки во второй половине XIX в.

В духе этих тенденций в 1911 г. Третьей Государственной Думой был составлен проект

«Положения об Учительских семинариях», который, однако, так и не был воплощен в жизнь. Согласно этому проекту, программу учительских семинарий следовало уравнивать по объему с программами средних учебных заведений и обратить более серьезное внимание на предметы, имеющие особое значение, а именно на психологию, логику, педагогику с историей педагогических учений, русскую литературу, законоведение, математику, естествоведение, гигиену с курсом о вреде алкоголизма. Для осуществления столь обширной программы предполагалось продлить обучение до пяти лет (Руднев 1913). Развитие естественных наук на рубеже XIX–XX вв. предполагало усиление естественно-научной подготовки подрастающего поколения, а следовательно, и учителей.

Обратимся подробнее к преподаванию естественной истории в Учительской семинарии. Цель преподавания этого предмета состояла в том, чтобы дать воспитанникам сведения по естественным наукам и физике, необходимые для их общего образования и практического преподавания в народных училищах. Курс естественной истории включал сведения по химии, минералогии, ботанике, зоологии, анатомии и физиологии человека и методике естествоведения. Более подробное знакомство со строением и функционированием человеческого тела давалось во втором классе в связи с курсом педагогики, по краткому учебнику, содержащему и необходимые гигиенические указания. Кроме общей гигиены, преподаватель должен ознакомить учеников с гигиеническими правилами, которые прямо относятся к начальной народной школе, например о школьной мебели, вентиляции, школьных болезнях и т. п. (Фальборк, Чарнолуский 1901). Изучение разделов естествознания осуществлялось в соответствии с принципами доступности, систематичности и последовательности обучения. Отдельно стоит подчеркнуть параллельность изучения педагогики и анатомии и физиологии человека как ее фундаментальной научной базы, что говорит о следовании принципу научности обучения. При преподавании физики и естественной истории нужно было обращать особое внимание на наглядное знакомство воспитанников с предметами и явлениями, о которых шла речь, важная роль отводилась наглядным пособиям и стенным таблицам. Здесь мы опять становимся свидетелями последовательного применения принципа наглядности обучения, столь характерного для Санкт-Петербургского Воспитательного дома (Никитина 2022, 2024).

НАЗВАНІЯ ПРЕДМЕТОВЪ.	Приготови- тельный классъ.	I классъ.	II классъ.	III классъ.	ВСЕГО.
Законъ Божій съ церковно-славян- скимъ чтеніемъ	3	3	3	3	12
Русскій и церковно-славянскій языкъ съ краткимъ курсомъ словесности и методики	5	5	4	3	17
Педагогика	—	—	3	3	6
Арифметика и геометрія съ методи- ками этихъ предметовъ	5	4	4	4	17
Исторія Россіи и краткій курсъ все- общей	2	2	2	2	8
Географія русская и всеобщая съ ме- тодикою	2	2	2	1	7
Естествовѣдѣніе съ свѣдѣніями изъ гигіены	3	3	2	2	10
Физика	2	2	2	—	6
Чистописание	2	2	2	—	6
Рисованіе и черченіе	2	2	2	2	8
Ручной трудъ	4	4	3	3	14
Пѣніе	2	2	2	2	8
Практическіе уроки	—	—	—	12	12
Итого	34	34	33	39	140

Рис. 6. Распределение учебных часов согласно «Положению об Учительских семинариях» 1902 г. (Руднев 1913)

Fig. 6. Distribution of teaching hours according to the Regulation on Teacher Seminaries of 1902 (Rudnev 1913)

При приеме желающих поступить в семинарию они были осматриваемы медиком и не должны были иметь физических недостатков, препятствующих успешному выполнению учительских обязанностей, а именно: эпилепсии, инфекционных заболеваний, золотухи, косноязычия, туберкулеза, нарушений зрения и слуха. Считалось, что молодых людей со слабым здоровьем нельзя принимать в семинарию, так как тяжелый учительский труд требует физических сил.

Кроме того, учителя в школах должны были преподавать гимнастику. Преподавание гимнастики входило и в программу Учительской семинарии (рис. 7). При обучении гимнастике в семинарии особое внимание обращалось на сознательное отношение воспитанников к исполняемым упражнениям. Каждое упражнение должно сопровождаться со стороны преподавателя разъяснением цели, значения и приемов преподавания, ведь в будущем народному учителю предстояло самостоятельно решать вопросы о допустимости и целесообразности упражнений, их порядке и усложнении с учетом условий народных школ, одеждой и питанием учеников. Так, рекомендовалось проводить гимнастические занятия не раньше полутора часов после приема пищи, а также избегать

частого повторения упражнений на одни и те же группы мышц (Шмидт 1874), что говорит об учете анатомо-физиологических особенностей организма. Гимнастическая подготовка семинаристов проходила под контролем врача, объяснявшего влияние упражнений на строение и функции организма и знакомого с основными приемами первой помощи при несчастных случаях (Руднев 1913).

Грамотной организации физической подготовки воспитанников во многом способствовало наличие специализированных руководств по гимнастике, подробно описывавших виды, цели и методику преподавания различных упражнений, что свидетельствует о пристальном внимании к физическому воспитанию широких народных масс.

Таким образом, можно заключить, что дисциплины анатомо-физиологического цикла занимали заслуженное место в подготовке воспитанников Мариинской Учительской семинарии. При этом, что крайне важно, они не просто входили в программу обучения, но служили фундаментальной научной базой педагогического образования. Большое внимание уделялось основам гигиенического и физического воспитания. Все это позволяет говорить о продолжении образовательно-воспитательных традиций

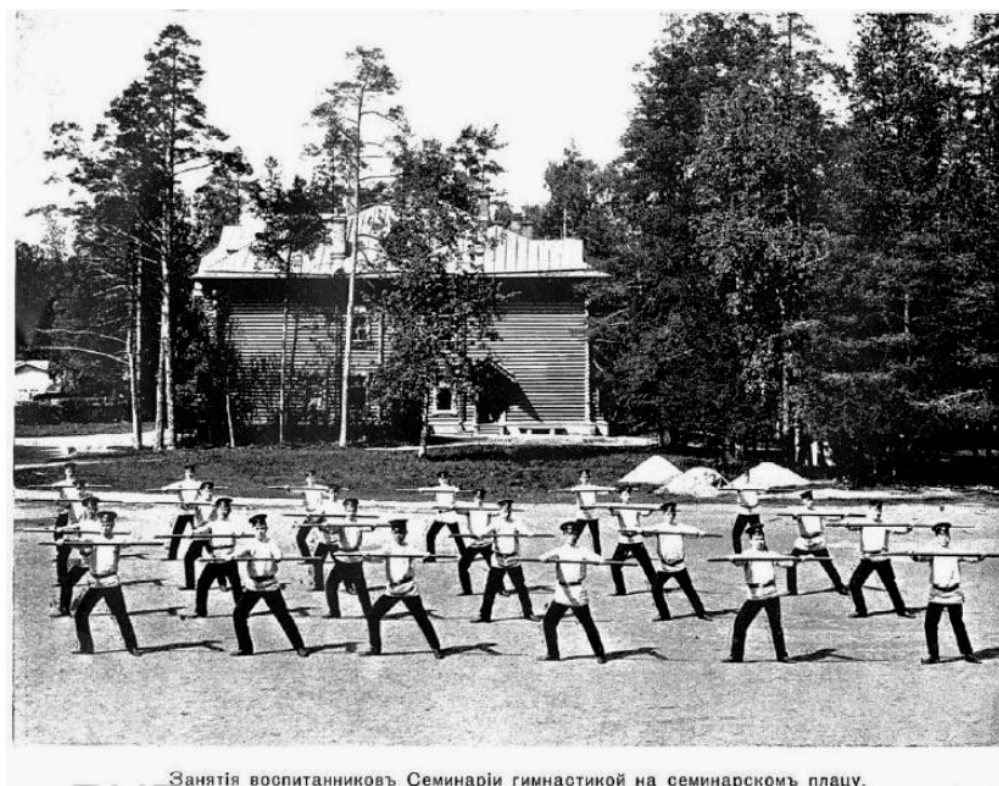


Рис. 7. Занятия воспитанников Мариинской Учительской семинарии гимнастикой (Светлов 1914)

Fig. 7. Gymnastics class of pupils at the Mariinsky Teacher Seminary (Svetlov 1914)

Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома, где физиология всегда занимала ключевые позиции.

Николаевское женское реальное училище

Санкт-Петербургский Николаевский сиротский институт занимал одну из ведущих позиций среди женских учебных заведений России, в связи с чем число его воспитанниц постоянно увеличивалось. Такой рост комплекта учащихся требовал расширения помещений, а также представлял значительные неудобства для организации учебно-воспитательного процесса. В связи с этим в 1866 г. был предпринят ряд мер по уменьшению числа воспитанниц Николаевского сиротского института, однако с сохранением размеров благотворительности. Было испрашено Высочайшее соизволение на учреждение отдельно от Сиротского института Реального женского училища, чтобы помещать в него воспитанниц Института, ранее поступавших в классы надзирательниц малолетних детей, каллиграфии и рукоделия (Тимофеев 1887). Реальное женское училище было открыто 7 марта 1867 г., а классы каллиграфии и рукоделия упразднены и прекращена выдача свидетельств на звание надзирательниц малолетних детей. Николаевское женское реальное училище имело своей целью «тем воспитанницам Николаевского сиротского института, которые при благонравном поведении не будут в состоянии

с успехом продолжать курс наук, дать сообразное с их умственными способностями воспитание» (Тимофеев 1887, 119). В училище переводили воспитанниц, неспособных в полной мере освоить учебную программу, но способных приобрести полезные навыки обучения детей.

Высочайшим повелением от 18 июня 1871 г. вместо прежних 880 надлежало иметь 650 воспитанниц, которые были распределены: в Институте — 450, в Малолетнем отделении — 150, в женском училище — 50 (Полное собрание законов... 1871). Реальное женское училище 22 октября 1876 г. было переименовано в Санкт-Петербургское Николаевское женское реальное училище (Полное собрание законов... 1876).

Размещалось Училище на набережной Фонтанки, дом 164, у Большого Калинкина моста (рис. 8), в зданиях Санкт-Петербургского воспитательного дома. Во второй половине XVIII в. участок принадлежал граверу и историографу русского искусства Якобу Штелину (1709–1785). К 1798 г. для его внучки, жены купца И. Отта, был построен каменный дом в стиле классицизма. В 1817–1820 гг. здесь находился Благородный пансион при Главном педагогическом институте. В 1822 г. дом был куплен для размещения богадельни Санкт-Петербургского воспитательного дома, а в 1867 г. передан Николаевскому женскому училищу (Монографии... 1880).

Заведование училищем было возложено на директора хозяйственной части Санкт-Петербургского Николаевского сиротского



Рис. 8. Здание Николаевского женского реального училища
(Источник: <https://goskatalog.ru/portal/#/collections?id=37079727>)

Fig. 8. Building of the Nikolaevsky Women's Real School
(URL: <https://goskatalog.ru/portal/#/collections?id=37079727>)

института, а воспитательная и учебная части вверены старшей надзирательнице. Комплект Училища первоначально предполагался на 100 воспитанниц, затем был сокращен до 50. Большое внимание уделялось здоровью воспитанниц — при Училище был лазарет, где в штате состояли лекарь, фельдшерица и зубной врач. В программу обучения входили Закон Божий, русский язык, французский язык, арифметика, география, история, чистописание, рисование, музыка, пение, рукоделие, танцы и гимнастика (Тимофеев 1887). Выпускницы Воспитательного дома делились на три разряда сообразно с проявленными успехами в науках и получали соответствующий аттестат с правом обучать и воспитывать детей. Выпускницы Реального училища пользовались правом обучать детей до 10-летнего возраста, а также служить учительницами танцев и гимнастики. В этой связи естественно-научная подготовка воспитанниц не представлялась целесообразной.

Женское училище Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома

В сентябре 1868 г. Высочайше утверждено было «Положение о Женском училище Воспитательного дома для приготовления питомиц к поступлению в классы русских няnek и фельдшериц, в сельские учительницы и служительские должности» (Монографии... 1880). Училище располагалось в помещениях верхнего этажа перестроенного Родовспомогательного заведения (рис. 9). В декабре 1868 г. в Училище были помещены 60 воспитанниц в возрасте 15–18 лет из числа лучших учениц сельских школ. Кандидатки на поступление должны были, кроме хорошей успеваемости, не иметь проблем со здоровьем. Проводить отбор воспитанниц в сельских школах для поступления в Женское училище предписано было окружным врачам. Эти 60 питомиц были разделены в зависимости от степени их познаний и развития на две еженедельно чередовавшиеся

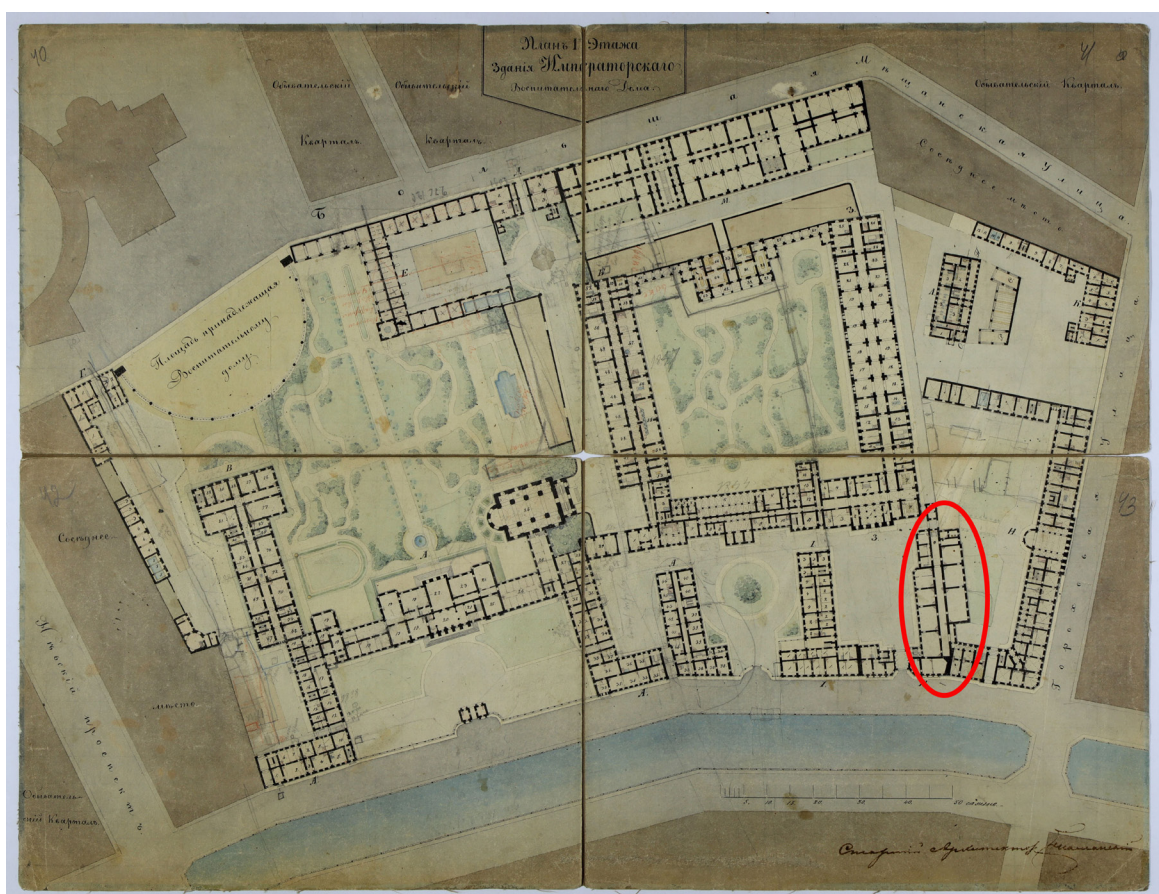


Рис. 9. Расположение Женского училища Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома (Центральный государственный исторический архив Санкт-Петербурга, фонд 8, опись 1, дело 1256, лист 2)

Fig. 9. Location of the Women's School of the Saint Petersburg Imperial Foundling House (Central State Historical Archive of Saint Petersburg, Fund 8, Series 1, File 1256, Sheet 2)

смены, из которых одна обучалась в Училище, а другая исполняла служительские обязанности в грудных отделениях.

В 1869 г. Почетный опекун признал необходимым Положения о Учительской семинарии и Женском училище подвергнуть тщательному пересмотру, для чего под председательством инспектора классов Николаевского сиротского института Михаила Борисовича Чистякова (1809–1885) была учреждена особая комиссия, в которую, кроме директора Воспитательного дома и инспектора округов, были назначены смотритель семинарии Василий Андреевич Золотов, начальник женских гимназий Иван Терентьевич Осинин, инспектор курсов Иван Федорович Рашевский, а также Забелин, Белов и Евстафьев. 30 августа 1872 г. Высочайше утверждены новые Положения следующих учебных заведений Воспитательного дома: а) сельских школ и Учительской семинарии, а равно сельских библиотек для питомцев; б) Женского училища; в) Училища нянь и г) Училища фельдшерлиц. По новому Положению о Женском училище полный комплект учениц определен в 80 питомиц. Курс обучения составлял три года. Программа включала следующие предметы: Закон Божий, русский язык, арифметика, геометрия, география, история России, чистописание, естествознание, рисование, пение, рукоделие, гимнастика (Тарапыгин 1878). Практика посменного обучения группами привела к снижению успеваемости. Это повлекло за собой изменения и в учебной программе — занятия теорией и практикой проходили ежедневно в две смены. Пока один класс был занят теоретическими занятиями, второй проходил практические. Деление на группы, однако, сохранилось в практической части. Во время теоретических уроков в классе 10 учениц занимались практикой в рукодельном классе, остальные практиковались в грудном отделении. Уроки пения и гимнастики проводились после 17 часов по окончании основных уроков. Следует отметить, что именно в Ведомстве императрицы Марии впервые в России были разработаны гимнастические программы для девочек, гимнастика стала утверждаться как обязательный учебный предмет (Пономарева 2015).

По окончании полного курса учения часть выпускниц поступала в Училища фельдшерлиц или нянь, а некоторые из лучших подготавливались к поступлению в учительницы сельских школ или садовницы в приютах. В период с 1868 по 1877 г. курс Женского училища окончили 136 воспитанниц; поступили на дальнейшее обучение в училища: 55 — фельдшерлиц, 61 —

няня, 20 — учительниц и садовниц. Назначенные в учительницы слушали наставления, как воспитывать детей, и в течение года или полутора лет обучались в устроенной при Учительской семинарии практической школе преподавать школьные предметы. Сверх того, они посещали учрежденный при Воспитательном доме детский сад, где привыкали обращаться с детьми разного возраста (Монографии... 1880).

Воспитательный дом всемерно содействовал подготовке специалистов дошкольного профиля, развернутой Фребелевским обществом, которое, ставя перед собой задачу распространения воспитательных идей немецкого педагога Фридриха Вильгельма Августа Фребеля (1782–1852), организовало курсы по подготовке детских «садовниц» (Расчетина 2007). В 1867 г. в некоторых больших деревнях были устроены ясли для призрения в течение лета грудных питомцев, оставляемых без надлежащего ухода во время полевых работ. Замечено было, что дети, достигнув трехлетнего возраста, весьма неохотно оставались в яслях. Между тем, играя без надлежащего надзора, они не только не развивались нравственно, но и нередко усваивали привычки, обращающиеся потом в весьма вредные пороки. Поэтому начальство Воспитательного дома 11 июня 1872 г., несмотря на значительные расходы, открыло в одной из деревень для малолетних питомцев в возрасте от трех до шести лет детский сад по методу Фребеля, поручив руководство им воспитанницам, приготовленным в учительницы-садовницы в Женском училище. Для устройства этого сада было нанято помещение в Царскосельском уезде в доме священника. Детский сад был обеспечен не только мебелью, но и пособиями для фребелевских занятий, картинками для наглядного обучения и руководствами для учительниц. Этот первый опыт учреждения детского сада оказался весьма удачным — дети (50 человек) исправно его посещали и с удовольствием принимали участие в предлагавшихся им садовницами занятиях: игра в мячики, раскладывание кубиков, выкладывание цветных квадратиков и треугольников, сгибание бумаги и подвижные игры с пением в хорошую погоду (Монографии... 1880).

Таким образом, впервые в России в Женском училище Воспитательного дома были учреждены классы для приготовления воспитанниц к поступлению в сельские учительницы. В программу их подготовки входило и естествознание, включавшее общие сведения по анатомии и физиологии. Кроме того, практическая подготовка в детском саду и начальной школе

базировалась на учете принципов возрастной физиологии.

Однако к середине 1880-х гг. спрос на сельских учительниц, выпускаемых Женским училищем, упал. По итогам пересмотра Положений в 1884 г. Женское училище утратило самостоятельность, а с 1 мая 1885 г. специальное отделение по подготовке сельских учительниц прекратило выпуск. В 1890 г. вновь возник вопрос о преобразованиях в Женском училище, что было обусловлено изменением существующего положения дел, в первую очередь исходя из основных целей, послуживших образованию данного учреждения: «желание улучшить материальное положение наиболее способных и достойных питомиц... представить частным лицам возможность иметь испытанных в нравственном отношении, вполне приученных к уходу за детьми и обладающих известным образованием нянь» (Отчет... 1893, 110). Согласно Положению Опекунского Совета от 9 августа 1891 г. Женское училище с 23 августа 1891 г. было реорганизовано в Училище нянь.

Училище нянь

Подготовка нянь в Санкт-Петербургском воспитательном доме имеет долгую историю и может быть разделена на четыре периода: 1) отделение для подготовки русских няnek при Санкт-Петербургском Императорском воспитательном доме (1848–1868); 2) класс русских нянь при Женском училище Воспитательного дома (1868–1872); 3) Училище нянь при Женском училище Воспитательного дома (1872–1891); 4) Училище нянь Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома (1891–1916).

Впервые мысль об учреждении Училища нянь высказал в 1848 г. принц П. Г. Ольденбургский, отмечая нехватку русских нянь. Впрочем, при Санкт-Петербургском воспитательном доме существовало отделение для няnek, но там готовили нянь для детей, уже умеющих ходить, и только для самого Воспитательного дома, к госпитальной прислуге которого няни и принадлежали. В Александровском сиротском институте находился особенный класс для образования надзирательниц малолетних детей, нацеленный на обучение воспитанниц надзору за детьми, достигшими того возраста, когда они уже начинают ходить и учиться. В то же время для нужд собственного Грудного отделения Воспитательного дома приглашались наемные няньки, в основном англичанки и немки (Варадинов 1860).

В 1848 г. после эпидемии холеры Холерным комитетом было прислано в Воспитательный

дом большое число сирот грудного возраста. Они были поручены опытной надзирательнице англичанке Шарлотте Даниель, в помощь которой были даны воспитанницы Александровского сиротского института, которые должны были на практике изучить искусство хождения за малолетними детьми. На основании этих условий был создан проект заведения для подготовки русских нянь. Образование их предполагалось поручить врачу Воспитательного дома, опытному в физиологии и гигиене. После Высочайшего утверждения проекта 6 ноября 1848 г. Опекунский совет открыл Отделение для образования русских няnek при Санкт-Петербургском воспитательном доме, а преподавание наставлений об обращении с детьми было возложено под наблюдением главного доктора Воспитательного дома Филиппа Филипповича фон Демпа (1793–1855) на палатного врача. Первый набор включал 14 питомиц Александровского сиротского института, из которых к 1851 г. осталось всего пять и более не поступало. К тому же девушки в возрасте 16–18 лет, выпускавшиеся из Александровского сиротского института, были еще не способны к выполнению непростых обязанностей няни (Варадинов 1860). Поэтому 18 апреля 1851 г. было решено пригласить в Отделение няnek девиц из благотворительных заведений столицы и принимать желающих в возрасте 18–25 лет. Теоретическое образование воспитанниц было поручено опытному доктору Воспитательного дома Семенову, который должен был преподавать анатомию и физиологию человека (рис. 10), принципы ухода за детьми, а также признаки и способы лечения заболеваний, которые могли быть необходимыми в отсутствие врача. Курс обучения составлял два года. Однако желающих было крайне мало. 18 ноября 1853 г. выдержали экзамен и получили аттестат всего пять человек. Постепенно стала очевидной недостаточность двухлетнего обучения, поэтому оно было увеличено до трех лет. Выпускницы Отделения русских няnek должны были отслужить нянями в частных домах не менее шести лет (Варадинов 1860).

В 1865 г. при Отделении русских няnek учреждено было клиническое отделение, где няни знакомились с детскими болезнями и уходом за больными детьми. В 1867 г. для ознакомления учениц с развитием детей по методу Фребеля при Воспитательном доме был устроен детский сад, который ежедневно, кроме воскресных и праздничных дней, посещали в назначенные для этого особые часы питомцы и дети служащих Воспитательного дома, за небольшую плату его могли посещать и посторонние дети (Монографии... 1880).

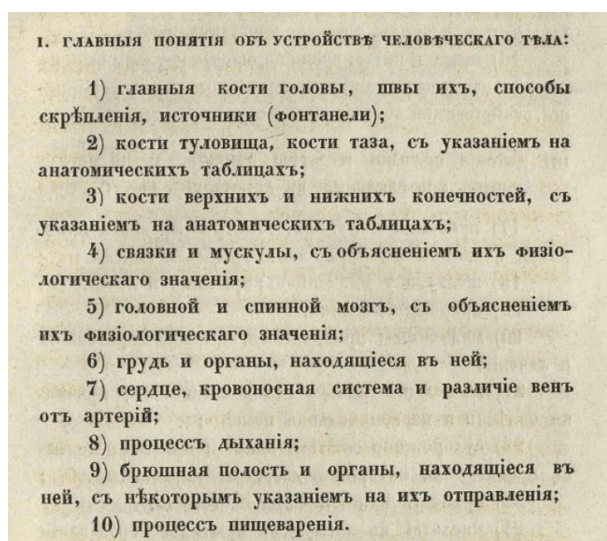


Рис. 10. Программа по анатомии и физиологии в Отделении для образования русских няnek (Варадинов 1860)

Fig. 10. Anatomy and physiology curriculum at the Department for the Education of Russian Nannies (Varadinov 1860)

Классы для образования няnek при Женском училище были учреждены на основании предложения почетного опекуна Воспитательного дома графа М. Ю. Виельгорского. Крайне интересна формулировка необходимости создания таких классов, прозвучавшая в историческом очерке Санкт-Петербургского воспитательного дома, прочитанном 6 сентября 1872 г. в день празднования столетнего юбилея его существования директором этого заведения Владимиром Михайловичем Менгденом (1825–1910) (рис. 11): «Вследствие многочисленных физиологических и психологических наблюдений, современная наука сознала, что няня должна быть если не второю матерью, то, по крайней мере, умной, догадливой и образованной сотрудницей матери, что жизнь, здоровье, игривое расположение духа дитяти и даже основные нити его будущего характера решительно зависят весьма много от того, какова у него няня. Она может даже ослаблять дурное влияние матери: она ходит, гуляет с дитятей, знакомит его с другими детьми, рассказывает ему, что знает, учит его играм, поет, чтобы успокоить его раздражительность или прогнать бессонницу» (Менгден 1872, 13).

Будущие няни изучали детские болезни, получали навыки простейшего лечения, проходили практику в грудном отделении. В этих классах в течение двух лет, кроме общеобразовательных сведений, девушек обучали гигиеническим понятиям об уходе за здоровыми и больными детьми и практическим навыкам



Рис. 11. Портрет барона Владимира Михайловича Менгдена. Этюд к картине «Торжественное заседание Государственного Совета 7 мая 1901 года, в день столетнего юбилея со дня его учреждения». Илья Ефимович Репин, 1901 г. Собрание Государственного Русского музея (Источник: https://rsmuseumvrm.ru/data/collections/painting/19_20/repin_i._e._portret_barona_v._m._mengdena.1901.zh-4025/index.php)

Fig. 11. Portrait of Baron Vladimir M. Mengden. Study for the painting 'Ceremonial Sitting of the State Council on 7 May 1901 Marking the Centenary of its Foundation' Ilya Repin, 1901. Collection of the State Russian Museum (URL: https://rsmuseumvrm.ru/data/collections/painting/19_20/repin_i._e._portret_barona_v._m._mengdena.1901.zh-4025/index.php)

обращения с ними. В 1871 г. после смерти врача Семенова, бывшего их постоянным руководителем и почти единственным преподавателем, классы русских няnek подверглись значительным изменениям. Были введены уроки педагогики, а также русского языка. Кроме того, с 1871 г. началось комплектование классов няnek исключительно питомицами, окончившими курс в Женском училище Воспитательного дома, и прекращен прием учениц из других сословий (Тарапыгин 1878).

С 1872 г. Училище няnek приобрело большую самостоятельность, перейдя по новому Положению из статуса классов в ранг училища. Комплект Училища включал 20 воспитанниц. Курс учения также был двухгодичным и разделялся на два класса. Программа включала следующие предметы: Закон Божий, русский язык, педагогику (включая правила рационального ухода за детьми и теорию занятий детского сада по методу Фребеля), физиологию, пение, рисование,

рукоделие и гимнастику. Следует отметить, что физиология выделена как отдельный предмет, включавший изучение главных понятий о физиологических отправлениях человеческого организма и его устройстве, детских болезней и мер их лечения. Для практического изучения ухода за детьми ученицы обоих классов ежедневно все свободное от классных и других занятий время посвящали уходу за грудными детьми в Законном отделении Воспитательного дома. Для приспособления к уходу за детьми старшего возраста и для основательного изучения занятий детского сада по методу Фребеля воспитанницы посещали устроенный при Воспитательном доме детский сад (Таратыгин 1878).

Выпускники Училища нянь получали распределение на вакантные места в Воспитательном доме и других заведениях ведомства Учреждений императрицы Марии, а также через Воспитательный дом определялись в частные дома, где должны были прослужить в течение шести лет.

В 1891 г. в результате реорганизации были закрыты Женское училище, Училища фельдшер и нянь, вместо них открыто четырехкласс-

ное Училище нянь. Младшие классы представляли собой общеобразовательный курс, а старшие — специальный, подготавливавший нянь в частные дома и лазареты Воспитательного дома. Предполагался набор 100 учениц по 25 в каждом классе, в возрасте от 15 до 18 лет. Воспитанницы упраздненных училищ решением конференции от 28 августа 1891 г. были переведены в соответствии с уровнем знаний в классы Училища нянь: из первого класса Женского училища — во второй класс; из второго класса Женского училища — в третий класс; из младшего отделения Училища фельдшерниц — в третий класс. Новый учебный курс Училища нянь начался в специально приспособленном помещении Законного отделения Воспитательного дома 1 сентября 1891 г. (Отчет... 1893).

Программа обучения включала Закон Божий, русский язык, арифметику, естествознание, географию, отечественную историю, анатомию и физиологию («устройство и отправления человеческого организма»), уход за здоровыми и больными детьми, рисование, чистописание, теорию занятий в детском саду по методу Фребеля и правила нравственного воспитания детей (рис. 12).

[illegible]

Рис. 12. Ведомость репетиций и экзаменов воспитанниц третьего класса Училища нянь в 1891 г. (Центральный государственный исторический архив Санкт-Петербурга, фонд 8, опись 1, дело 388, лист 1)

Fig. 12. List of rehearsals and examinations for third-grade pupils of the Nanny School, 1891 (Central State Historical Archive of Saint Petersburg, Fund 8, Series 1, File 388, Sheet 1)

Практика по уходу за младенцами проходила по-прежнему в Законном отделении Воспитательного дома под руководством надзирательниц и врача (рис. 13), по уходу за более старшими детьми — в детском саду под руководством опытной «садовницы», преподавате-

ля русского языка и законоучителя (рис. 14). Для подготовки к оказанию первой помощи при несчастных случаях и уходу за больными детьми воспитанницы старших классов проходили практику в хирургических палатах грудных отделений под руководством врача.



Рис. 13. Воспитанницы Училища нянь

(Источник: <https://www.herzen.spb.ru/about/struct-uni/other-podr/muzey/nashi-kollektsii/>)

Fig. 13. Pupils of the Nanny School

(URL: <https://www.herzen.spb.ru/about/struct-uni/other-podr/muzey/nashi-kollektsii/>)

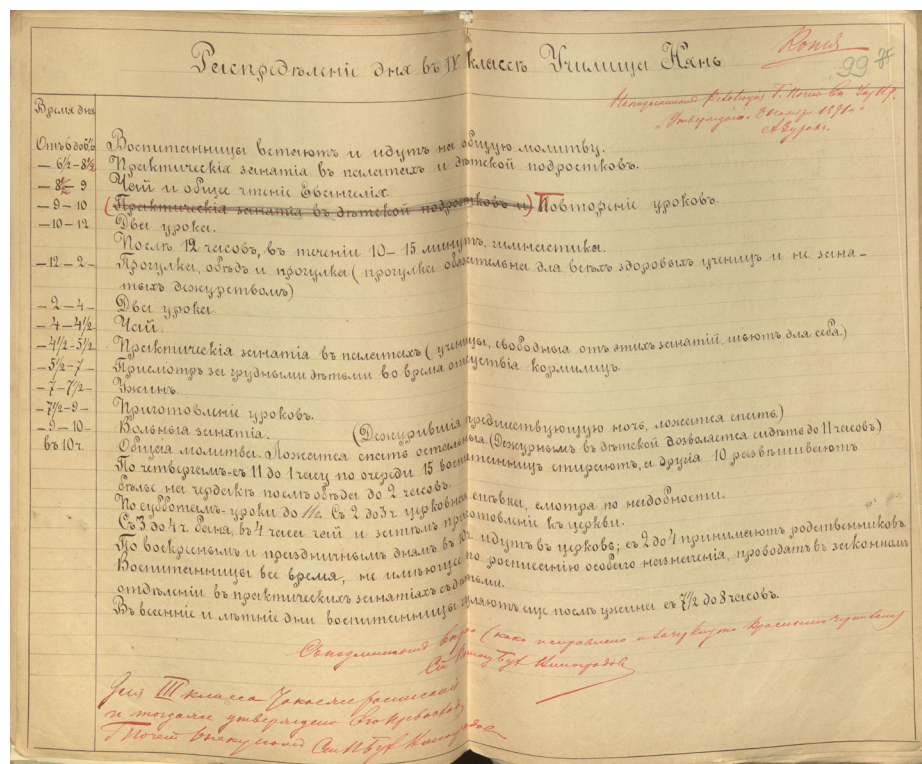


Рис. 14. Расписание дня воспитанниц четвертого класса Училища нянь (Центральный государственный исторический архив Санкт-Петербурга, фонд 8, опись 1, дело 388, лист 5)

Fig. 14. Daily schedule for fourth-grade pupils of the Nanny School (Central State Historical Archive of Saint Petersburg, Fund 8, Series 1, File 388, Sheet 5)

Ежегодно для проведения ремонтных работ в грудном отделении Воспитательного дома Училище нянь на лето выезжало на Головинскую дачу (рис. 15). На протяжении всех летних месяцев питомицы продолжали практические занятия под руководством надзирательниц и врачей с больными и здоровыми детьми, пребывающими на даче (Отчет... 1894).

Летом в столицу из деревень приглашали претенденток на поступление в Училище нянь — лучших учениц сельских школ. При успешном выступлении перед экзаменационной комиссией требуемое число питомиц отправлялось в столицу на «репетиции» для подготовки к вступительному экзамену. В течение лета они жили на Головинской даче и проходили подготовку для вступительных испытаний. Занятия проходили с июня по август по трем предметам: в рамках Закона Божьего заучивали молитвы; занятия по арифметике состояли преимущественно в решении устных задач; большая часть времени была отведена для занятий русским языком (Отчет... 1898).

В 1897 г. произошли изменения в учебном плане, который в полном объеме стал применяться с октября 1898 г. Для учениц четвертого класса стало больше практических занятий

по уходу за детьми. Произошли изменения в программе русского языка — сократили объем изучения биографий писателей в пользу более широкого ознакомления с детской литературой (Отчет... 1900). За счет сокращения классных занятий, воспитанницы могли практиковаться с больными и здоровыми детьми не только днем, но и ночью, а перевод кормилиц в отдельную палату дал возможность девушкам полностью самостоятельно заботиться о детях (Отчет... 1898). Каждая ученица получала под личный надзор двух или трех детей для наблюдения за его кормлением и общим развитием. В летнее время они продолжали практику в уходе за детьми старшего возраста. Кроме этого, они проходили практическое обучение вакцинации при Оспопрививательном отделении Воспитательного дома (рис. 16) (Отчет... 1900).

В распоряжении воспитанниц Училища были кабинет, оснащенный всем необходимым для изучения физики и естественных наук, и библиотека, где, кроме художественной литературы, имелось большое количество пособий для занятий с детьми по методу Фребеля. Для занятий арифметикой, чистописанием, рисованием, пением и рукоделием Училище располагало комплектом учебных пособий (Отчет... 1906).



Рис. 15. Дача Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома на берегу Большой Невки (Тарапыгин 1878)

Fig. 15. Country house of the Saint Petersburg Imperial Foundling House on the banks of Bolshaya Nevka (Tarapygin 1878)



Рис. 16. Оспопрививательное отделение Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома (Тарапыгин 1878)

Fig. 16. Vaccination department of the Saint Petersburg Imperial Foundling House (Tarapygin 1878)

В 1915 г. в связи с развитием естественных наук вновь возник вопрос о расширении учебной программы по естествознанию и физике, а также о необходимости выделения постоянного числа детей для регулярного за ними наблюдения ученицами-практикантками.

Училище нянь представляло собой уникальное первое в Европе образовательное учреждение подобного типа. Вполне закономерно, что Училище активно принимало участие в демонстрации своего опыта на различных выставках. Так, в 1893 г. представилась возможность продемонстрировать свой опыт на Всемирной выставке в Чикаго (Отчет... 1896), а в 1896 г. Училище приняло участие во Всероссийской Нижегородской выставке с работами воспитанниц по детскому саду и рукоделию. В том же году был представлен опыт работы в детском саду в Санкт-Петербурге на выставке в честь 25-летия Фребелевского общества (Отчет... 1897).

Училище нянь, изначально задуманное как заведение, открытое для девушек всех сословий, постепенно обрело закрытую форму. Получив начальное образование в сельской школе и показав отличные результаты, воспитанницы

получали возможность дальнейшего обучения в стенах Воспитательного дома. Привлечение современных методик обучения, большое внимание к нравственному воспитанию, а также серьезная естественно-научная подготовка, основанная не только на теоретических познаниях в области анатомии и физиологии, но и на их практическом применении при уходе за детьми, во многом определяли востребованность выпускниц Училища нянь.

Училище фельдшерлиц

Подготовка фельдшерлиц в Санкт-Петербургском воспитательном доме, как и подготовка нянь, может быть разделена на хронологические периоды: 1) отделение для подготовки фельдшерлиц при Санкт-Петербургском Императорском воспитательном доме (1854–1868); 2) класс фельдшерлиц при Женском училище Воспитательного дома (1868–1872); 3) Училище фельдшерлиц при Женском училище Воспитательного дома (1872–1891).

Мысль об учреждении Училища фельдшерлиц была высказана почетным опекуном Санкт-Петербургского воспитательного дома Сергеем

Степановичем Ланским (1787–1862) (рис. 17). При лазаретах Воспитательного дома уже состояли хожатые, или дежурные, девицы, избравшиеся из воспитанниц его различных отделений, преимущественно классов рукоделия, в возрасте 15–18 лет, и получавшие навыки на практике. С. С. Ланской предполагал устроить образование по образу других отделений. Так, чтобы из заведения выходили девицы «совершенно приготовленные к своему званию, способные поступить уже испытанными больничными хожатыми во все заведения по ведомству Опекунского Совета и по другим учреждениям, где они нужны, а вместе с тем открыть для пристроения воспитывающихся от щедрот Монарших сирот женского пола новую отрасль, имеющую особенную важность в том отношении, что она может упрочить будущее их существование средством, которое, безошибочно можно сказать, общепольнее, выгоднее и вернее всякого рукодельного ремесла» (Варадинов 1860, 31).

Согласно Высочайшему повелению, Отделение фельдшерниц было создано 5 октября 1854 г.



Рис. 17. Портрет графа Сергея Степановича Ланского. Незвестный художник. 1850-е гг. Собрание Государственного музея-заповедника «Петергоф» (Источник: <https://goskatalog.ru/portal/#/collections?id=16037960>)

Fig. 17. Portrait of Count Sergei S. Lansky. Unknown artist, 1850s. Collection of the Peterhof State Museum-Reserve (URL: <https://goskatalog.ru/portal/#/collections?id=16037960>)

(Селезнев 1878). Опекунский Совет постановил принимать в ученицы преимущественно воспитанниц рукодельных классов, а при неимении желающих — и посторонних девиц. Надзор за их нравственным поведением был поручен главному доктору и особой надзирательнице. Курс обучения составлял четыре года, особое внимание уделялось практической подготовке. Для практических занятий назначались в первый год в приносное и опытное отделения Воспитательного дома, во второй — в лазарет грудных детей, в третий и четвертый годы — в людскую женскую больницу. Практика проходила и в Общине сестер милосердия и Мариинской больнице для бедных. Теоретический курс был объединен с Отделением русских нянек. В первые два года воспитанницы изучали общие предметы, в том числе анатомию и физиологию (рис. 18), хирургию, латинский язык, рецептуру, фармакологию и принципы ухода за больными; сверх того, номенклатуру лекарств и названия болезней, против которых они употребляются. Преподával тот же доктор Семенов, что и в Отделении нянь. Третий и четвертый годы обучения были посвящены исключительно практической подготовке, проходившей утром с 7 до 12 часов и вечером с 17 до 19 часов. Для обучения воспитанниц приготовлению простейших лекарств при грудном отделении была устроена образцовая аптека. По окончании курса и успешной сдаче экзамена выпускницы поступали на службу в лечебные заведения Ведомства императрицы Марии, а также в другие богоугодные заведения и частные дома (Варадинов 1860).

В 1868 г. после учреждения Женского училища при нем были созданы классы фельдшерниц, где воспитанницы получали общеобразовательную и начальную медицинскую подготовку. В 1871 г. после смерти врача Семенова преподавание медицинских предметов было поручено нескольким врачам и аптекарю. Кроме того, с этого времени классы фельдшерниц комплектовались исключительно выпускницами Женского училища Воспитательного дома (Тарапыгин 1878).

30 августа 1872 г. Высочайше утверждено новое Положение Училища фельдшерниц, согласно которому было определено обучать в нем 20 питомиц. Курс учения был двухгодичным и разделялся на два класса. Программа состояла исключительно из специальных предметов: 1) понятие об устройстве человеческого организма и его отправлениях, с указанием болезненных изменений органов и связанных с этим нарушений отправления, главные признаки важных болезней — в современном понимании

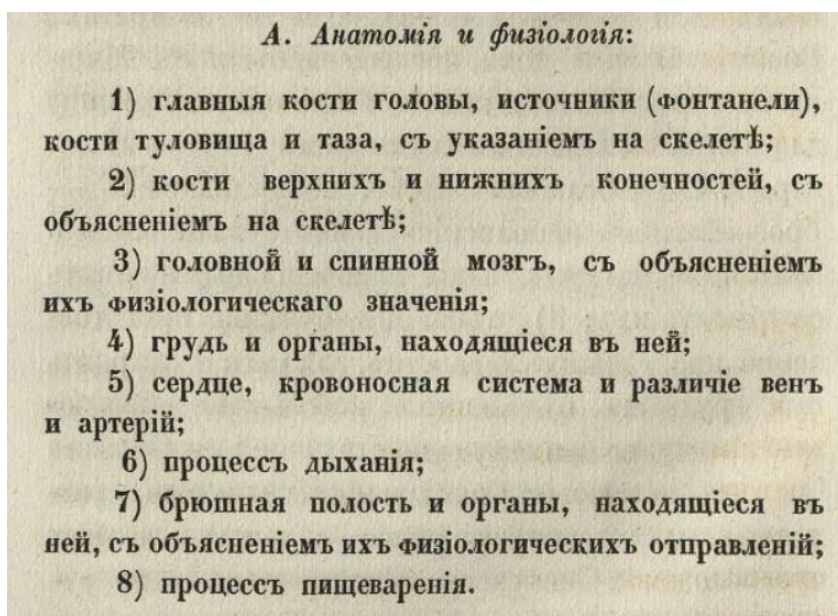


Рис. 18. Программа по анатомии и физиологии в Училище фельдшерниц (Варадинов 1860)

Fig. 18. Anatomy and physiology curriculum at the Medical Assistant (Feldsher) School (Varadinov 1860)

нормальная и патологическая анатомия и физиология; 2) повязки, фельдшерские операции и уход за больными; 3) фармакогнозия, фармация и рецептура; 4) латинский язык; 5) гигиена и диетика. В свободное от классных занятий время ученицы состояли при больных в лазаретах Воспитательного дома, а также в назначенные часы проходили практические занятия в клинической палате и людской больнице. По окончании Училища фельдшерницы назначались преимущественно в помощь докторам Воспитательного дома и других заведений Ведомства учреждений императрицы Марии (Монгографии... 1880).

В 1891 г. в результате реорганизации Училище фельдшерниц было закрыто.

В то время Училища няnek и фельдшерниц были единственными в России образовательными заведениями подобного рода и, кроме того, первыми в Европе. Существовало только одно подобное училище, основанное в Манчестере после возвращения из Крыма сестры милосердия Флоренс Найтингейл. Однако оно было учреждено позже, в 1856 г. (Варадинов 1860). Новаторский характер этих училищ определял постоянный поиск оптимальных решений, что обуславливало регулярный пересмотр и обновление учебных программ. Но всегда краеугольным камнем подготовки няnek и фельдшерниц являлись анатомия, физиология и гигиена, что было совершенно закономерно в стенах Воспитательного дома, являвшегося ключевым звеном российской педагогики и педиатрии.

Родовспомогательное заведение

Базовая медицинская подготовка осуществлялась и в Повивальном институте, учрежденном еще в 1784 г. Ранние этапы его истории описаны нами в предыдущем обзоре (Никитина 2022). По инициативе М. Ю. Виельгорского 7 декабря 1835 г. Родильный госпиталь и Повивальный институт при Воспитательном доме были преобразованы в Родовспомогательное заведение, подчинявшееся отдельному управлению под главным заведованием почетного опекуна Воспитательного дома. Целью заведения были определены медицинская помощь беременным и роженицам, подготовка повивальных бабок и распространение родовспомогательной науки (Клейненберг 1872).

Число воспитанниц Повивального института было уменьшено с 60 до 40, а курс учения сокращен с четырех до двух лет, с тем чтобы каждый год выпускать по 20 воспитанниц, а немецкие классы, ранее готовившие воспитанниц для поступления в Повивальный институт, были упразднены. Родовспомогательное заведение состояло из пяти отделений: три отделения Родильного госпиталя (для законных бедных родильниц, для незаконных и для секретных незаконных) и два отделения Повивального института (для повивальных воспитанниц и для крестьянских учениц). В 1838 г. число казенных воспитанниц Повивального института было уменьшено до 15 в связи с большим числом обучавшихся за свой счет (Клейненберг 1872).

Воспитанницы подразделялись на казенно-коштных, своекоштных, вольноприходящих слушательниц и крестьянских учениц (рис. 19). В первые два разряда принимали девушек 18–26 лет, показавших хорошие знания русского языка и арифметики. В 1871 г. вступительные испытания были расширены и включали знание Ветхого и Нового завета, чтение и письмо по-русски, физическую географию и арифметику, предпочтение отдавалось претенденткам, показавшим знание физики, а также французского и немецкого языков (Правила для желающих поступить... 1890). Казенные воспитанницы обучались три года и должны были отслужить повивальными бабками не менее шести лет в округах Воспитательного дома или частных домах. Своекоштные воспитанницы обучались 1,5 года, плата за обучение составляла 100 рублей в год. В вольноприходящих слушательниц принимали женщин 18–45 лет, они сдавали вступительные испытания, обучались бесплатно 1,5 года. Воспитанницы этих разрядов после сдачи выпускного экзамена получали диплом повивальной бабки. Крестьянских учениц принимали без экзаменов и обучали один год, плата за обучение составляла 75 рублей в год (платили помещики, а затем земства), по окончании курса они получали свидетельства, позволявшие заниматься повивальным искусством (Клейненберг 1872). Выпускниц Повивального института также направляли в войска, военные поселения и военные округа (Абашин, Цвелев 2003).

Все воспитанницы проходили теоретическую и практическую подготовку. Теоретическая часть включала занятия по повивальному искусству (в том числе лекции по анатомии и физиологии) с применением наглядных пособий, чтению и письму на русском языке, арифметике и чистописанию, а также Закону Божию. Практика подразумевала дежурства в родильном госпитале, уход за беременными, родильницами и новорожденными, получение навыков диагностики и лечения женских и детских болезней, обучение перевязкам, простым ручным операциям, родовспоможению, а также оспопрививанию. В 1838 г. для улучшения практической подготовки при Родовспомогательном заведении была учреждена бесплатная амбулаторная клиника, принимавшая ежегодно до 5000 больных.

В 1836 г. Родовспомогательное заведение располагалось в надворном флигеле Воспитательного дома, где впоследствии было размещено Женское училище (рис. 9). В первом этаже находились родильная, три палаты для незаконных родильниц, лекционный зал, спальни воспитанниц, столовая, комната надзиратель-

Годы.	Казенн. воспитан.	Своекошн. женщ.	Вольнопр. слушат.	Крестьян. учениц.	Питом.
1836	10	—	—	6	26
1837	9	—	3	7	18
1838	23	—	9	11	43
1839	10	—	14	3	26
1840	—	—	18	14	30
1841	9	—	—	13	22
1842	6	—	7	8	21
1843	6	—	6	12	23
1844	—	—	—	32	32
1845	6	—	17	20	43
1846	6	—	19	22	47
1847	4	—	15	2	21
1848	8	—	27	8	43
1849	—	—	—	9	9
1850	4	—	30	11	45
1851	4	—	10	20	34
1852	8	—	30	20	68
1853	—	—	—	17	17
1854	4	—	30	24	68
1855	8	—	38	18	64
1856	—	—	—	26	26
1857	4	—	40	20	74
1858	8	—	72	25	105
1859	—	—	—	20	20
1860	4	1	35	28	68
1861	8	8	55	24	95
1862	—	—	—	14	14
1863	4	1	72	9	86
1864	8	10	77	2	97
1865	—	—	—	3	3
1866	5	6	100	16	127
1867	9	10	102	21	142
1868	—	—	—	4	4
1869	7	10	133	23	173
1870	9	10	110	13	142
1871	—	—	—	16	16
Всего . . .	200	17	1056	584	1917

Рис. 19. Количество воспитанниц Родовспомогательного заведения (Клейненберг 1872).

Fig. 19. Number of pupils at the Maternity Institute (Kleinenberg 1872)

ницы; во втором этаже — палата для опаснo-больных, четыре палаты для незаконных родильниц, одна палата для законных родильниц, четыре палаты для секретных родильниц, родильная, квартира надзирательницы, комната дежурного доктора, две квартиры для повивальных бабок и кухня. В 1850 г. в общем отделении незаконных родильниц вспыхнула родильная горячка, в связи с чем для скорейшего прекращения смертности родильниц 28 июня заведение было переведено в Училище глухонемых (на время пребывания воспитанниц на даче),

а 18 августа — в дом Г. Лисицына в Литейной части напротив церкви Спаса Преображения, в котором помещалось только что закрытое лечебное заведение. 31 июля 1852 г. Родовспомогательное заведение разместилось в другом доме Лисицына в Артиллерийском переулке. 17 октября 1852 г. оно было возвращено в прежние помещения Воспитательного дома после проведения необходимых ремонтных и санитарных мероприятий. В 1856 г. по Высочайшему соизволению было решено построить новое здание для Родовспомогательного заведения. Детально продуманный проект включал отделение на 108 кроватей, амбулаторию, летние палаты в особом флигеле, Повивальный институт с помещениями для казенных воспитанниц, крестьянских учениц, вольноприходящих слушательниц и лазарета (рис. 20). Проект был составлен с соблюдением санитарно-гигиенических требований: температура воздуха в палатах должна была составлять 18–22 °С, влажность — 45–55%, все помещения должны быть оснащены вентиляцией и каминами, в подвальном этаже предусмотрены комнаты для дезинфекции (рис. 21). Кроме того, были отдельные ванны для беременных и рожениц, а также подвижные ванны на гуттаперчевых колесах. В те годы ванны в учреждениях Ведомства императрицы Марии были в основном

в лазаретах, так как их устройство требовало сверхбюджетных расходов (Пономарева 2013). 30 августа 1864 г. новое здание на Надеждинской улице (ныне ул. Маяковского, 5) было освящено (рис. 22), 10 сентября начался прием рожениц. В 1871 г. на заднем дворе были построены часовня и покойница с анатомическим кабинетом (рис. 23), а также устроены два изолированных лазарета для больных с легкими и тяжелыми послеродовыми осложнениями. В 1872 г. по предложению директора Родовспомогательного заведения Антона Яковлевича Крассовского (1821–1898) было открыто отделение на 10 кроватей для гинекологических больных, требовавших оперативного лечения, названное Мариинским гинекологическим отделением (рис. 24) (Клейненберг 1872).

Отдельно стоит упомянуть Антона Яковлевича Крассовского (рис. 25), выдающегося русского медика, доктора медицины, назначенного директором Родовспомогательного заведения 16 января 1871 г. по воле императрицы Марии Александровны. С его именем справедливо связывают становление и расцвет оперативного акушерства и гинекологии в России, чему весьма способствовало фундаментальное руководство «Курс практического акушерства» (1856). Доминирующее значение он придавал хирургическим методам лечения, высказывал

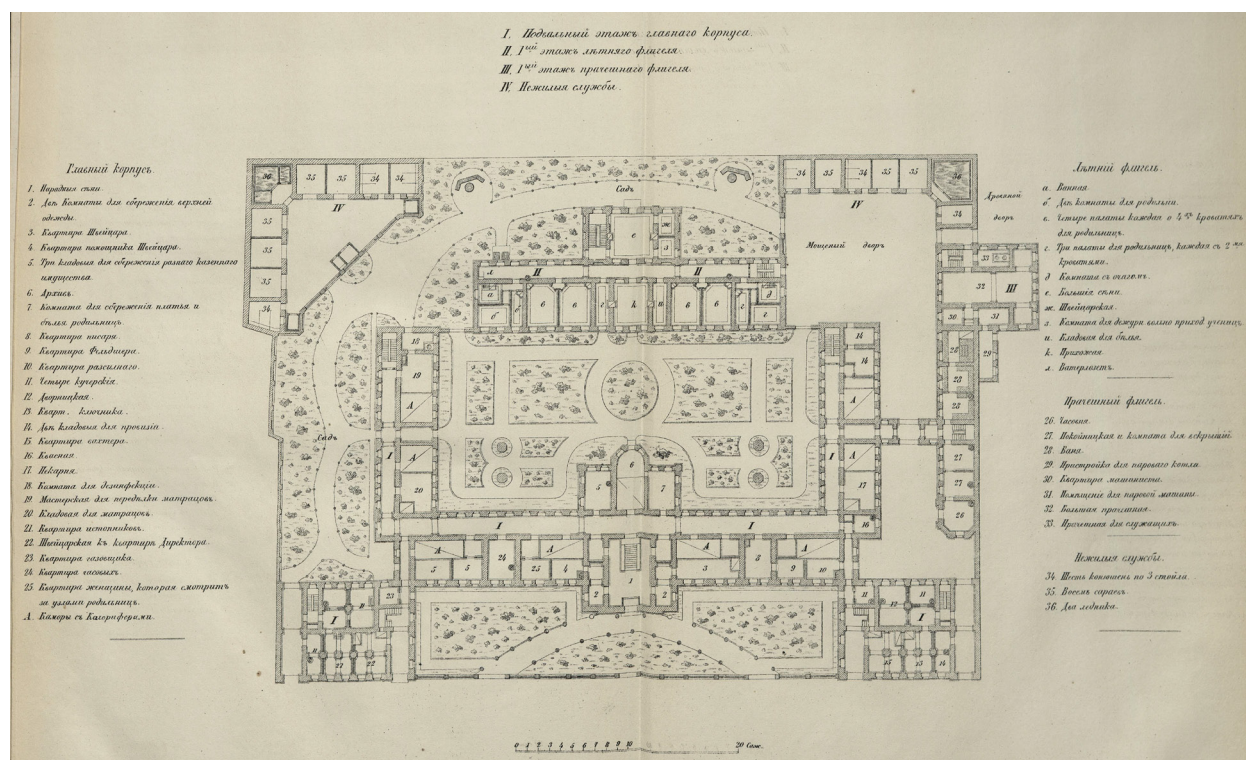


Рис. 20. План зданий Родовспомогательного заведения (Клейненберг 1872)

Fig. 20. Plan of the Maternity Institute buildings (Kleinenberg 1872)

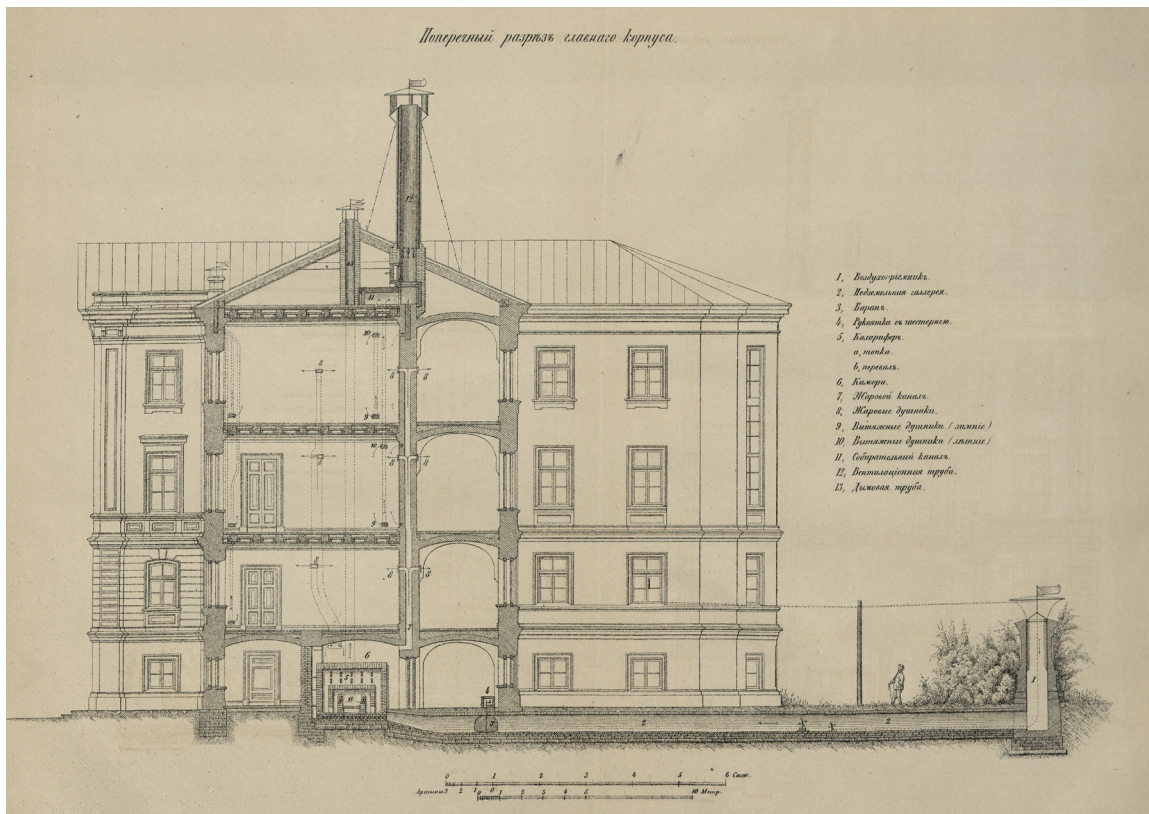


Рис. 21. Поперечный разрез главного корпуса Родовспомогательного заведения (Клейненберг 1872)

Fig. 21. Cross-section of the main building of the Maternity Institute (Kleinenberg 1872)



Рис. 22. Здание Родовспомогательного заведения Санкт-Петербургского воспитательного дома.
Собрание Государственного музея истории Санкт-Петербурга
(Источник: <https://goskatalog.ru/portal/#/collections?id=66337523>)

Fig. 22. Building of the Maternity Institute of the Saint Petersburg Imperial Foundling House.
Collection of the State Museum of the History of Saint Petersburg
(URL: <https://goskatalog.ru/portal/#/collections?id=66337523>)

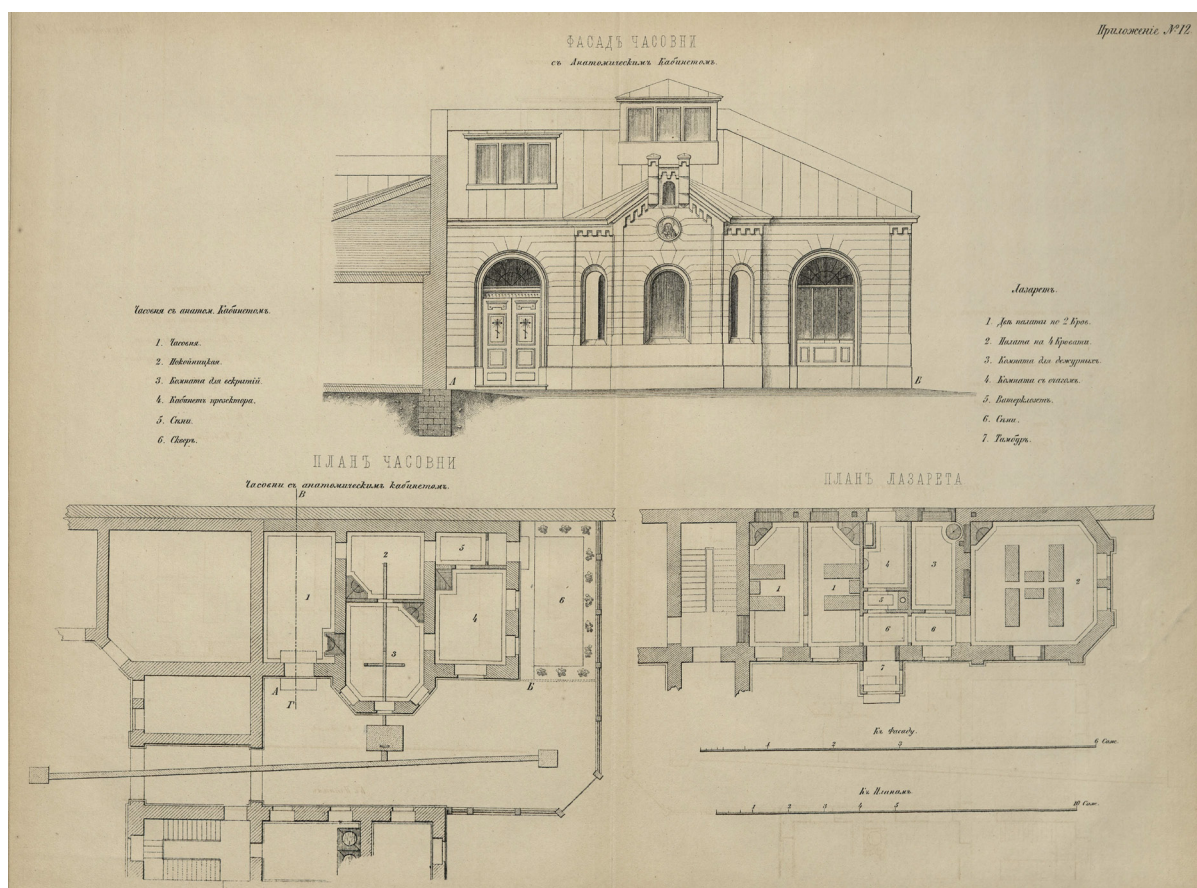


Рис. 23. План часовни с анатомическим кабинетом Родовспомогательного заведения (Клейненберг 1872)

Fig. 23. Plan of the chapel with the anatomical department of the Maternity Institute (Kleinenberg 1872)

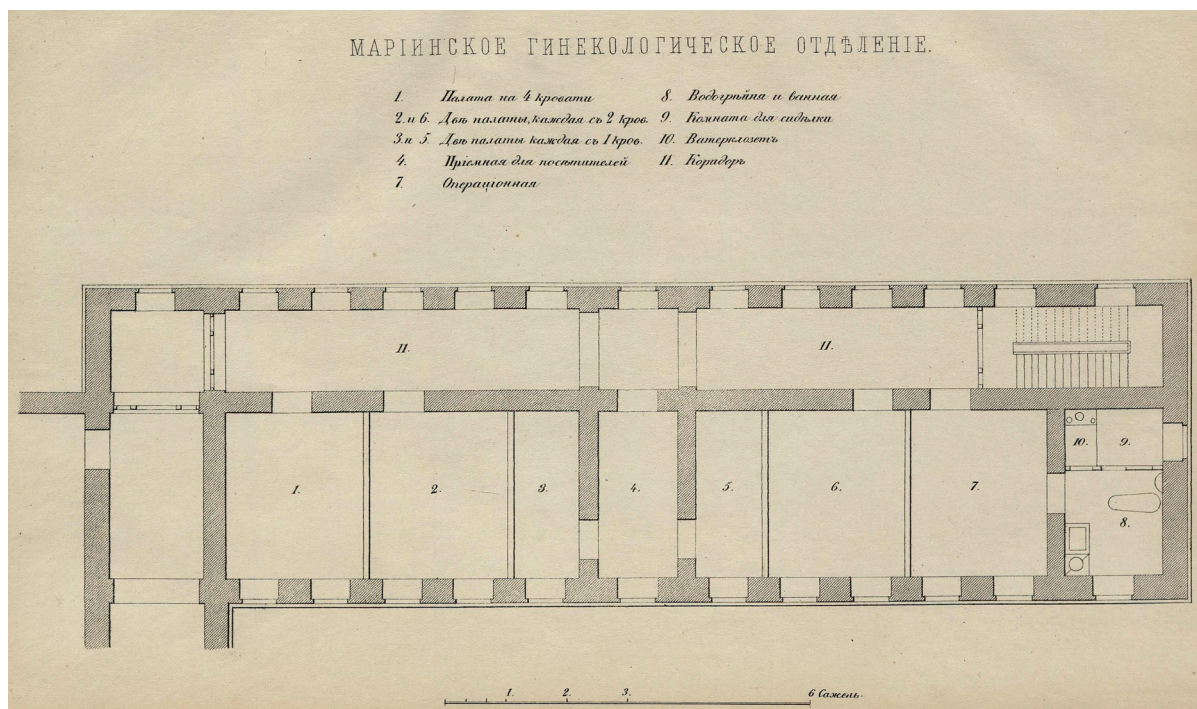


Рис. 24. Мариинское гинекологическое отделение Родовспомогательного заведения (Клейненберг 1872)

Fig. 24. Mariinsky Gynecology Department of the Maternity Institute (Kleinenberg 1872)



Рис. 25. Антон Яковлевич Крассовский (1821–1898)
(Источник: https://www.vmeda.org/old_calendar/200-let-nazad-rodilsya-osnovopolozhnik-akusherstva-v-rossii-anton-yakovlevich-krassovskij/)

Fig. 25. Anton Ya. Krassovsky (1821–1898)
(URL: https://www.vmeda.org/old_calendar/200-let-nazad-rodilsya-osnovopolozhnik-akusherstva-v-rossii-anton-yakovlevich-krassovskij/)

идеи о переливании крови в акушерской практике (Никитина 2023). 23 декабря 1862 г. Крассовский впервые в России выполнил успешную овариотомию, на основании собственного хирургического опыта в 1868 г. издал атлас на русском и французском языках «Об овариотомии» с прекрасными рисунками В. О. Мержеевского. Инициатором основания первого в России «Журнала акушерства и женских болезней» был также А. Я. Крассовский. Произвел он и многие преобразования подготовки акушерок. По его инициативе предлагалось принимать для обучения акушерок более грамотных и подготовленных учениц, чтобы иметь возможность расширить и усложнить программу обучения. Важнейшую роль Крассовский отводил клиническому преподаванию: клинические занятия учениц заключались в кураторстве у постели больной, присутствии при родах и операциях, обходах больных, дежурстве в клинике и посещении амбулаторных приемов. Умер А. Я. Крассовский на службе в своем же Родовспомога-

тельном учреждении 13 апреля 1898 г. (Кира и др. 2021).

Такое пристальное внимание ко всем сторонам деятельности Родовспомогательного заведения, как к организации подготовки акушерок, так и к осуществлению практической медицинской помощи, во многом обусловило передовые позиции Воспитательного дома в развитии российской педиатрии.

Заключение

Уникальная образовательная система Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома, нацеленная на подготовку учителей, нянь, фельдшериц и акушерок, претерпела серьезные потрясения после 1917 г. Постановлением Временного правительства от 12 (26) мая 1917 г. Ведомство учреждений императрицы Марии было включено в состав Министерства государственного призрения (Журнал входящих документов... 1917). Опекунский совет Петроградского воспитательного дома был упразднен в июле 1917 г. С 11 марта исполнение обязанностей директора было временно возложено на главного врача — доктора И. А. Климова, которые он исполнял до 15 сентября 1917 г. и был освобожден от них «согласно прошению» (Фруменкова 2013). С января 1918 г. Воспитательный дом находился в ведении Отдела охраны материнства и младенчества Народного комиссариата государственного призрения Союза Коммун Северной области, и 14 сентября 1918 г. он был переименован в Петроградский дом защиты детей. Но уникальный опыт и передовые идеи этого заведения не были утрачены и они востребованы до сих пор.

В специализированных заведениях Санкт-Петербургского Императорского воспитательного дома (Учительской семинарии, Женском училище, Училищах нянь и фельдшериц, Родовспомогательном заведении) осуществлялась серьезная естественно-научная подготовка. В лучших традициях Воспитательного дома физиология была фундаментальной опорой педагогического образования, неотъемлемыми компонентами которого являлись гигиеническое и физическое воспитание, а также учет возрастных и психофизиологических особенностей обучающихся. Здесь была создана новаторская система фундаментальной подготовки кадров, соответствовавшая требованиям времени, эффективные научные школы, осуществлялось внедрение передовых исследовательских и образовательных технологий. В этом контексте важно отметить, что многие начинания

в упомянутых учебных заведениях первоначально осуществлялись «в виде опыта», как правило, на два-три года, что давало время на проверку эффективности и целесообразности принятых мер и способствовало постоянной оптимизации образовательной деятельности. Пристальное наблюдение за результатами обучения, открытый характер экзаменов, введение в курс специальных предметов, в том числе анатомо-физиологического цикла, корректировка часов на общеобразовательные и практические занятия способствовали совершен-

ствованию подготовки в специализированных заведениях Воспитательного дома.

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

- Абашин, В. Г., Цвелев, Ю. В. (2003) К истории организации акушерской помощи в русской армии. *Журнал акушерства и женских болезней*, т. 52, № 1, с. 95–99.
- Абрамовский, А. П. (2010) Российский педагог-новатор Василий Андреевич Золотов (1804–1882). *Вестник Челябинского государственного университета*. [Электронный ресурс]. URL: https://www.elibrary.ru/download/elibrary_16118077_91482522.pdf (дата обращения 15.01.2026).
- Варадинов, Н. В. (1860) *Училища няnek и фельдшерниц при Санкт-Петербургском воспитательном доме*. СПб.: Типография Министерства внутренних дел, 43 с.
- Журнал входящих документов Петроградского сиротского института (1837–1917). (1917) *ЦГТА СПб*. Ф. 10. Оп. 1. Д. 7057.
- Кира, Е. Ф., Гайворонских, Д. И., Шмидт, А. А. (2021) Антон Яковлевич Крассовский (к 200-летию со дня рождения). *Акушерство и гинекология*, № 4, с. 174–178. <https://dx.doi.org/10.18565/aig.2021.4.174-178>
- Клейненберг, Ф. И. (1872) *Столетие Родовспомогательного заведения Императорского Санкт-Петербургского воспитательного дома. Исторический очерк*. СПб.: [б. и.], 179 с.
- Колосова, Е. М., Свиридова, И. А., Федорова, Н. М. (2009) Василий Андреевич Золотов. К 205-летию со дня рождения. *Universum: Вестник Герценовского университета*, № 5 (67), с. 47–49.
- Менгден, В. М. (1872) *Исторический очерк С.-Петербургского воспитательного дома, читанный 6 сентября 1872 года в день празднования юбилея столетнего его существования директором этого заведения*. СПб.: типография Второго отделения Собственной Его Императорского Величества канцелярии, 16 с.
- Мещанинов, М. Ю. (2007) *Храмы Царского Села, Павловска и их ближайших окрестностей*. СПб.: GENIO LOCI, 583 с.
- Монографии учреждений Ведомства Императрицы Марии. Приложение к изданию: *Пятидесятилетие IV Отделения Собственной Его Императорского Величества Канцелярии. 1828–1878*. (1880) СПб.: Типография В. Демакова, 421 с.
- Никитина, Е. А. (2022) Хроники физиологии: Санкт-Петербургский Императорский воспитательный дом. *Интегративная физиология*, т. 3, № 2, с. 123–139. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2022-3-2-123-139>
- Никитина, Е. А. (2023) Переливание крови: становление в России. *Интегративная физиология*, т. 4, № 3, с. 274–297. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2023-4-3-274-297>
- Никитина, Е. А. (2024) Хроники физиологии: Санкт-Петербургский Николаевский сиротский институт. *Интегративная физиология*, т. 5, № 3, с. 210–238. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2024-5-3-210-238>
- Отчет Императорского Санкт-Петербургского воспитательного дома за 1891 год*. (1893) СПб., 248 с.
- Отчет Императорского Санкт-Петербургского воспитательного дома за 1892 год*. (1894) СПб., 224 с.
- Отчет Императорского Санкт-Петербургского воспитательного дома за 1894 год*. (1896) СПб., 239 с.
- Отчет Императорского Санкт-Петербургского воспитательного дома за 1896 год*. (1897) СПб., 275 с.
- Отчет Императорского Санкт-Петербургского воспитательного дома за 1897 год*. (1898) СПб., 290 с.
- Отчет Императорского Санкт-Петербургского воспитательного дома за 1898 год*. (1900) СПб., 281 с.
- Отчет Императорского Санкт-Петербургского воспитательного дома за 1905 год*. (1906) СПб., 313 с.
- Пирогов, Н. И. (1856) Вопросы жизни. *Морской сборник*, № 9, с. 559–597.
- Полное собрание законов Российской империи. (1825–1881). Т. LI*. (1876) СПб.: Типография Второго отделения Собственной Его Императорского Величества канцелярии, 1294 с.
- Полное собрание законов Российской империи. Второе собрание (1825–1881). Т. XLVI. Ч. 1*. (1871) СПб.: Типография Второго отделения Собственной Его Императорского Величества канцелярии, 937 с.
- Пономарева, В. В. (2013) Роль закрытых женских институтов Мариинского ведомства в установлении новых норм повседневной гигиены (вторая половина XIX — начало XX века). *Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология*, № 2, с. 124–136.

- Пономарева, В. В. (2015) Физическое воспитание в закрытых женских институтах Ведомства учреждений Императрицы Марии. *Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология*, № 1, с. 86–93.
- Правила для желающих поступить в число воспитанниц Повивального института родовспомогательного заведения Санкт-Петербургского воспитательного дома. (1890) СПб.: Типография И. Н. Скороходова, 7 с.
- Расчетина, С. А. (2007) От Санкт-Петербургского императорского воспитательного дома к Российскому государственному педагогическому университету им. А. И. Герцена: история становления педагогического образования. *Universum: Вестник Герценовского университета*, № 5 (43), с. 8–17.
- Руднев, Я. И. (1913) *Об организации и постановке учебного дела в учительских семинариях*. СПб.: Сенатская типография, 85 с.
- Русский биографический словарь. Т. 7. Жабокритский — Зяловский. (1916) Пг.: Императорское Русское историческое общество, 588 с.
- Светлов, П. И. (1914) *Историческая справка, изданная ко дню пятидесятилетия Мариинской учительской семинарии принца Петра Ольденбургского в г. Павловске, состоящей при Императорском Санкт-Петербургском воспитательном доме (1864-6/III-1914 г.)*. СПб.: Типография А. М. Менделевича, 73 с.
- Селезнев, И. Я. (1878) *Пятидесятилетие IV отделения Собственной его Императорского Величества канцелярии 1828–1878*. СПб.: Типография В. Демакова, 872 с.
- Тарапыгин, Ф. А. (1878) *Материалы для истории Санкт-Петербургского воспитательного дома*. СПб.: Типография Р. Голике, 79 с.
- Тимофеев, В. П. (1887) *Пятидесятилетие Санкт-Петербургского Николаевского сиротского института. 1837-1887. Исторический очерк*. СПб.: Экспедиция заготовления государственных бумаг, 294 с.
- Фальборк, Г. А., Чарнолуский, В. И. (1901) *Учительские семинарии и школы: систематический свод законов, распоряжений, правил, инструкций, программ и справочных сведений для учащихся и учащихся в учительских семинариях и школах всех ведомств, а также для готовящихся к поступлению в них*. СПб.: Товарищество «Знание», 237 с.
- Фруменкова, Т. Г. (2013) Изменение системы управления Мариинским ведомством и Петроградским воспитательным домом в марте-октябре 1917 года. *Universum: Вестник Герценовского университета*, № 2, с. 158–164.
- Чехов, Н. В. (1912) *Народное образование в России с 60-х годов XIX века*. М.: «Польза» В. Антик и Ко, 224 с.
- Шмидт, К. А. (1874) *Руководство гимнастики для сельских и народных школ и учительских семинарий, с необходимыми советами и указаниями для преподавателей*. СПб.: Типография В. Демакова, 66 с.

References

- Abashin, V. G., Tseliov, Yu. V. (2003) To history of organization of obstetric assistance in the Russian army. *Journal of Obstetrics and Womens Diseases*, vol. 52, no. 1, pp. 95–99. (In Russian)
- Abramovskiy, A. P. (2010) Russian teacher-innovator Vasily Andreevich Zolotov (1804–1882). *Bulletin of Chelyabinsk State University*. [Online]. Available at: https://www.elibrary.ru/download/elibrary_16118077_64609963.pdf (accessed 15.01.2026). (In Russian)
- Chekhov, N. V. (1912) *Public education in Russia since the 60s of the XIX century*. Moscow: “Pol’za” V. Antik’s and Ko Publ., 224 p. (In Russian)
- Complete collection of laws of the Russian Empire (1825–1881). Vol. XLVI. Pt. 1.* (1871) Saint Petersburg: Second Department of His Imperial Majesty’s Own Chancellery Publ., 937 p. (In Russian)
- Complete collection of laws of the Russian Empire (1825–1881). Vol. LI.* (1876) Saint Petersburg: Second Department of His Imperial Majesty’s Own Chancellery Publ., 1294 p. (In Russian)
- Falborck, G. A., Charnoluskiy, V. I. (1901) *Teacher seminaries and schools: A systematic set of laws, orders, rules, instructions, programs and reference information for students and students in teacher seminaries and schools of all departments, as well as for those preparing to enter them*. Saint Petersburg: “Znanie” Publ., 237 p. (In Russian)
- Frumenkova, T. G. (2013) Change in the management system of the Mariinsky Department and the Petrograd Educational House in March-October 1917. *Universum: Bulletin of the Herzen University*, no. 2, pp. 158–164. (In Russian)
- Journal of incoming documents of the Petrograd Orphanage Institute (1837–1917). (1917) *Central State Historical Archive of St. Petersburg*. Fund 10. Inventory no. 1. Archival unit 7057. (In Russian)
- Kira, E. F., Gayvoronskikh, D. I., Shmidt, A. A. (2021) Anton Yakovlevich Krassovsky (on the 200th anniversary of his birth). *Obstetrics and Gynecology*, no. 4, pp. 174–178. <https://dx.doi.org/10.18565/aig.2021.4.174-178> (In Russian)
- Kleinenberg, F. I. (1872) *Centenary of the maternity support institution of the Imperial Saint Petersburg Educational house. Historical essay*. Saint Petersburg: [s. n.], 179 p. (In Russian)
- Kolosova, E. M., Sviridova, I. A., Fedorova, N. M. (2009) Vasily Andreevich Zolotov. To the 205th anniversary of the birth. *Universum: Bulletin of the Herzen University*, no. 5 (67), pp. 47–49. (In Russian)

- Mengden, V. M. (1872) *Historical essay of the St. Petersburg Educational House, read on September 6, 1872 on the day of the celebration of the anniversary of its centenary existence by the director of this institution*. Saint Petersburg: The Second Branch of His Imperial Majesty's Own Chancellery Publ., 16 p. (In Russian)
- Meschaninov, M. Yu. (2007) *Temples of Tsarskoye Selo, Pavlovsk and their immediate environs*. Saint Petersburg: GENIO LOCI Publ., 583 p. (In Russian)
- Monographs of institutions of the Office of Empress Mary appendix to the publication: Fiftieth anniversary of the IV Division of His Imperial Majesty's Chancellery. 1828–1878*. (1880) Saint Petersburg: V. Demakov's Publ., 421 p. (In Russian)
- Nikitina, E. A. (2022) Chronicles of physiology: Saint Petersburg Imperial founding hospital. *Integrative Physiology*, vol. 3, no. 2, pp. 123–139. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2022-3-2-123-139> (In Russian)
- Nikitina, E. A. (2023) Blood transfusion: The genesis in Russia. *Integrative Physiology*, vol. 4, no. 3, pp. 274–297. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2023-4-3-274-297> (In Russian)
- Nikitina, E. A. (2024) Chronicles of physiology: Saint Petersburg Nikolaevsky Orphan College. *Integrative Physiology*, vol. 5, no. 3, pp. 210–238. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2024-5-3-210-238> (In Russian)
- Pirogov, N. I. (1856) Questions of life. *Morskoj sbornik*, no. 9, pp. 559–597. (In Russian)
- Ponomareva, V. V. (2013) The role Mariinsky's girls' boarding colleges played in the establishment of new norms of daily hygiene (from the second half of nineteenth century to the beginning of twentieth). *Lomonosov Journal Of Anthropology*, no. 2, pp. 124–136. (In Russian)
- Ponomareva, V. V. (2015) Physical development in girls' boarding schools established by the departments of Empress Maria. *Lomonosov Journal of Anthropology*, no. 1, pp. 86–93. (In Russian)
- Raschetina, S. A. (2007) From the Saint Petersburg Imperial educational house to the Herzen State Pedagogical University of Russia: The history of the formation of pedagogical education. *Universum: Bulletin of the Herzen University*, no. 5 (43), pp. 8–17. (In Russian)
- Report of the Imperial Saint Petersburg Educational House for 1891*. (1893) Saint Petersburg, 248 p. (In Russian)
- Report of the Imperial Saint Petersburg Educational House for 1892*. (1894) Saint Petersburg, 224 p. (In Russian)
- Report of the Imperial Saint Petersburg Educational House for 1894*. (1896) Saint Petersburg, 239 p. (In Russian)
- Report of the Imperial Saint Petersburg Educational House for 1896*. (1897) Saint Petersburg, 275 p. (In Russian)
- Report of the Imperial Saint Petersburg Educational House for 1897*. (1898) Saint Petersburg, 290 p. (In Russian)
- Report of the Imperial Saint Petersburg Educational House for 1898*. (1900) Saint Petersburg, 281 p. (In Russian)
- Report of the Imperial Saint Petersburg Educational House for 1905*. (1906) Saint Petersburg, 313 p. (In Russian)
- Rudnev, Ya. I. (1913) *On the organization and staging of educational affairs in teacher seminaries*. Saint Petersburg: Senate Publ., 85 p. (In Russian)
- Rules for those wishing to enter the number of pupils of the Midwifery Institute of the Obstetric Institution of St. Petersburg Educational Home*. (1890) Saint Petersburg: I. N. Skorokhodov's Publ., 7 p. (In Russian)
- Russian Biographical Dictionary. Vol. 7. Zhabokritsky — Zyalovsky*. (1916) Petrograd: Imperial Russian Historical Society Publ., 588 p. (In Russian)
- Seleznev, I. Ya. (1878) *Fiftieth anniversary of the IV section of his imperial majesty's chancellery 1828–1878*. Saint Petersburg: V. Demakov's Publ., 872 p. (In Russian)
- Shmidt, K. A. (1874) *Gymnastics manual for rural and public schools and teacher seminaries, with the necessary advice and instructions for teachers*. Saint Petersburg: V. Demakov's Publ., 66 p. (In Russian)
- Svetlov, P. I. (1914) *Historical reference published on the day of the fiftieth anniversary of the Mariinsky Teacher's Seminary of Prince Peter of Oldenburg in Pavlovsk, consisting of the Imperial Saint Petersburg Educational House (1864-6/III-1914)*. Saint Petersburg: A. M. Mendelevich's Publ., 73 p. (In Russian)
- Tarapygin, F. A. (1878) *Materials for the history of Saint Petersburg Educational House*. Saint Petersburg: R. Golike's Publ., 79 p. (In Russian)
- Timofeev, V. P. (1887) *Fiftieth anniversary of the Saint Petersburg Nikolaev Orphanage Institute 1837–1887. Historical essay*. Saint Petersburg: Expedition to procure government papers Publ., 294 p. (In Russian)
- Varadinov, N. V. (1860) *Schools of nannies and paramedics at the Saint Petersburg educational house*. Saint Petersburg: Ministry of the Interior Publ., 43 p. (In Russian)



Check for updates

Обзоры

УДК 616.89 + 612.8

EDN ETFIFN

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-34-45>

Викторин Сергеевич Дерябин — ученик И. П. Павлова, психофизиолог, психиатр, психолог, философ (к 150-летию со дня рождения)

О. Н. Забродин ^{✉1}, Е. А. Поляков ²

¹ Первый Санкт-Петербургский государственный медицинский университет
им. акад. И. П. Павлова МЗ РФ, 197022, Россия, Санкт-Петербург, ул. Льва Толстого, д. 6-8

² Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторах

Олег Николаевич Забродин, SPIN-код: 8746-5455, e-mail: ozabrodin@yandex.ru

Евгений Львович Поляков, Scopus AuthorID: 57198253658, e-mail: eugeneleo49@bk.ru

Для цитирования: Забродин, О. Н., Поляков, Е. А. (2026) Викторин Сергеевич Дерябин — ученик И. П. Павлова, психофизиолог, психиатр, психолог, философ (к 150-летию со дня рождения). *Интегративная физиология*, т. 7, № 1, с. 34–45. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-34-45> EDN ETFIFN

Получена 27 октября 2025; прошла рецензирование 4 декабря 2025; принята 5 декабря 2025.

Финансирование: Исследование не имело финансовой поддержки.

Права: © О. Н. Забродин, Е. А. Поляков (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY 4.0](#).

Аннотация. С юных лет Викторин Сергеевич Дерябин поставил целью познать закономерности психической деятельности и поведения человека. Это определило его обучение на медицинских факультетах Московского, Юрьевского и Мюнхенского университетов (1895–1908) и специализацию в психиатрической клинике Московского университета (1909). Неудовлетворенность состоянием психиатрии того времени побудила его обратиться к области физиологии и выполнить в 1912–1914 гг. в лабораториях И. П. Павлова диссертационную работу на степень доктора медицины, которую он защитил в 1917 г. В 1920–1927 гг. Дерябин работал в психиатрических клиниках и на кафедре нервных и душевных болезней Томского университета. Здесь изучение исходных состояний у больных эпидемическим энцефалитом обострило интерес ученого к проблеме корково-подкорковых взаимоотношений и проблеме аффективности. В 1927 г. Дерябин организовал кафедру психиатрии в Иркутске, где работал до 1933 г., после чего вернулся в Ленинград для работы в области физиологии в руководимых Л. А. Орбели научных подразделениях. В 1941–1944 гг. Дерябин работал в клинике нервных болезней Свердловского медицинского института, заведывая палатами тяжелораненых. В 1944 г. он вернулся в Ленинград и с 1944 по 1955 г. работал в Институте физиологии им. И. П. Павлова и индивидуальной группе академика Л. А. Орбели. Особое внимание уделено написанию им первой в нашей стране монографии «Чувства, влечения и эмоции» (1928–1929), а также сделан акцент на приоритетности психофизиологических исследований Дерябина в области аффективности и изучения философских вопросов — психофизиологической проблемы и роли потребностей в социальной психологии.

Ключевые слова: психическая деятельность, поведение, психофизиология, психология, психофизиологическая проблема, потребности, аффективность

Marking the 150th anniversary of Victorien Deryabin — student of Ivan Pavlov, psychophysiolgologist, psychiatrist, psychologist, and philosopher

O. N. Zabrodin ^{✉1}, Ye. L. Polyakov²

¹ The Pavlov First Saint Petersburg State Medical University, Ministry of Health of the Russian Federation, 6-8 Lva Tolstogo Str., Saint Petersburg 197022, Russia

² Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Oleg N. Zabrodin, SPIN: 8746-5455, e-mail: ozabrodin@yandex.ru

Evgenij L. Polyakov, Scopus AuthorID: 57198253658, e-mail: eugeneleo49@bk.ru

For citation: Zabrodin, O. N., Polyakov, E. L. (2026) Marking the 150th anniversary of Victorien Deryabin — student of Ivan Pavlov, psychophysiolgologist, psychiatrist, psychologist, and philosopher. *Integrative Physiology*, vol. 7, no. 1, pp. 34–45. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-34-45> EDN ETFIFN

Received 27 October 2025; **reviewed** 4 December 2025; **accepted** 5 December 2025.

Funding: The study did not receive any external funding.

Copyright: © O. N. Zabrodin, E. L. Polyakov (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. From a young age, Victorien S. Deryabin sought to understand the patterns underlying human mental activity and behavior. This pursuit led him to study medicine at the universities of Moscow, Yuryev, and Munich (1895–1908), followed by specialization in psychiatry at the University of Moscow (1909). Dissatisfied with the state of psychiatry at the time, he turned to physiological research. Between 1912 and 1914, he completed a dissertation in the laboratories of Ivan Pavlov, which he defended in 1917 for the Doctor of Medicine degree. From 1920 to 1927, he worked in psychiatric clinics and at the Department of Nervous and Mental Diseases of Tomsk University. There, the study of initial conditions in patients with epidemic encephalitis sharpened his interest in cortical-subcortical relationships and affectivity. In 1927, he organized the Department of Psychiatry in Irkutsk, where he worked until 1933, when he returned to physiological research in the scientific departments led by L. A. Orbeli. From 1941 to 1944, Deryabin worked at the clinic of nervous diseases of the Sverdlovsk Medical Institute, managing the ward for the seriously wounded. In 1944, he returned to Leningrad and worked at the Pavlov Institute of Physiology, and subsequently in the individual research group of Academician L. A. Orbeli (1944–1955). The article focuses specifically on his first monograph in Russia, *Feelings, Inclinations and Emotions* (1928–1929), the priority of Deryabin's psychophysiological research in the field of affectivity, and his studies of philosophical issues, including the psychophysiological problem and the role of needs in social psychology.

Keywords: mental activity, behavior, psychophysiology, psychology, psychophysiological problem, needs, affectivity

Викторин Сергеевич Дерябин (1875–1955) родился 9 ноября 1875 г. в селе Соровском Шадринского уезда Пермской губернии (ныне — Курганской области) в семье сельского священника.

После окончания екатеринбургской гимназии в 1895 г. поступил на отделение естественных наук физико-математического факультета Московского университета. В ту пору Московский университет был центром волнений демократически настроенного студенчества, которые захватили и Дерябина. В январе 1897 г. он был уволен из университета за участие в Союзном Совете студенческих землячеств; по постановлению министра внутренних дел был подчинен гласному надзору полиции на два года на роди-

не, в Пермской губернии (Архивная справка... 1935).

В январе 1899 г. Дерябин был принят в число студентов медицинского факультета Юрьевского (ныне — Тартуского) университета, однако он и тут продолжил активно участвовать в студенческих волнениях, за что дважды — в 1899 и 1902 гг. — был уволен из университета.

С 1903 г. он продолжил учебу на медицинском факультете Мюнхенского университета, где с большим увлечением слушал лекции корифея психиатрии профессора Эмиля Крепелина. Сам Дерябин подчеркивал, что лекции Э. Крепелина определили для него выбор будущей специальности — психиатрии (Квасов, Федорова-Грот 1967). К моменту окончания университета в 1908 г.



Рис. 1. Викторин Сергеевич Дерябин (1875–1955), 1948 г.; далее в тексте — В. С. (фото из домашнего архива О. Н. Забродина)

Fig. 1. Victorin S. Deryabin (1875–1955), 1948 y.; further in the text — V. S. (photo from the home archive of O. N. Zabrodin)

Дерябин выполнил работу на степень доктора медицины, посвященную изучению злокачественных опухолей надпочечников (Derjabin 1908) (рис. 2).

После сдачи так называемых лекарственных экзаменов при Московском университете, дающих право на врачебную практику в России, Викторин Сергеевич с 1911 г. работал ординатором психиатрической клиники Московского университета, директором которой был профессор Владимир Петрович Сербский.

Работе по специализации «психиатрия» мешали общественные события, взволновавшие Московский университет. По приказу реакционного министра народного просвещения А. Д. Касо из университета были уволены известные прогрессивными взглядами профессора А. А. Малунов и М. А. Мензбир. В знак протеста в сентябре 1911 г. отказались от должностей многие преподаватели и врачи, среди которых был и Дерябин, верный своим общественным убеждениям.

Положения в психиатрии того времени глубоко не удовлетворяли Викторина Сергеевича,

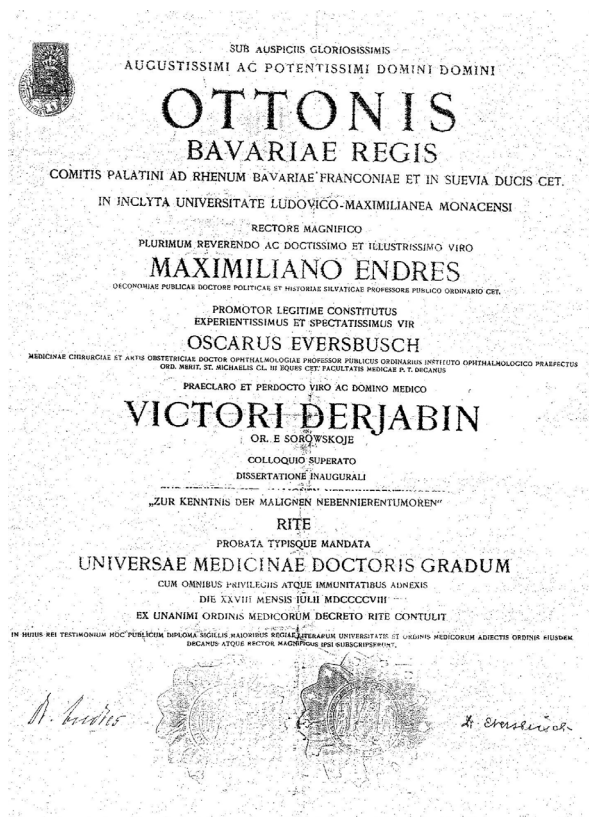


Рис. 2. В. С. Дерябин. Диплом доктора медицины Мюнхенского университета, 1908 г. (фото из домашнего архива О. Н. Забродина)

Fig. 2. V. S. Deryabin. Diploma of Doctor of Medicine degree from the University of Munich, 1908 (photo from the home archive of O. N. Zabrodin)

который был убежден, что познание материальной основы психической деятельности возможно благодаря физиологическим исследованиям (Квасов, Федорова-Грот 1967). С этой целью в 1912 г. он обратился к И. П. Павлову с просьбой выполнить у него в лабораториях научную работу и получил согласие. По этому поводу А. Г. Иванов-Смоленский писал: «Лишь один из учеников Павлова в этот период был психиатром, но и то оставившим психиатрию и избравшим своей новой специальностью физиологию (В. С. Дерябин)» (Иванов-Смоленский 1965, 346).

С декабря 1912 г. по июнь 1914 г. Дерябин работал соискателем в лабораториях академика Павлова в Императорской Военно-медицинской академии (ИВМА) и Императорском Институте экспериментальной медицины (ИИЭМ). В этих лабораториях в ту пору широко развернулись работы по физиологии высшей нервной деятельности (ВНД). Павлов поручил В. С. Дерябину исследование физиологии времени как условного возбудителя слюнных желез. Параллельно с этой работой Дерябин продолжал изучать невропатологию и психиатрию в Императорском

клиническом институте (впоследствии — Государственный институт для усовершенствования врачей — ГИДУВ).

Полученные экспериментальные данные послужили материалом для докторской диссертации «Дальнейшие материалы к физиологии времени как условного возбудителя слюнных желез» (Дерябин 1916), которую Дерябин защитил на заседании Ученого совета ИВМА в марте 1917 г. Оппонентами (тогда их называли цензорами) по диссертации выступали профессор И. П. Павлов, Н. П. Кравков и доцент Л. А. Орбели.

Бурные годы Первой мировой и Гражданской войн помешали В. С. Дерябину своевременно включиться в работу врача-психиатра. Такая возможность представилась в августе 1920 г., когда Дерябин с семьей (женой и тремя детьми) переехал в старинный университетский город Западной Сибири Томск. Здесь он с августа 1920 г. по ноябрь 1922 г. работал последовательно ординатором, заместителем главного врача по медикосанитарной части, а затем главным врачом Сибирской областной психиатрической больницы (Красик и др. 1980).

Дерябин постоянно стремился вести научную работу в области психиатрической клиники и психофизиологии. Этим можно объяснить его переход в январе 1923 г. на работу в нервно-психиатрическую клинику при кафедре нервных и душевных болезней медицинского факультета Томского университета в качестве старшего ассистента. При этом он оставался консультантом Сибирской областной психиатрической больницы.

Напряженная клиническая работа требовала экспериментальной проверки. В 1924 г. Дерябин обратился с письмом к Павлову, с просьбой разрешить выполнить в его лаборатории экспериментальную работу (рис. 3).

В ответном письме Павлов писал:

«1924 г. 24 марта.

Многоуважаемый Викторин Сергеевич!

Конечно, я был бы рад Вас принять опять в лаборатории как отличного работника, но очень боюсь, что Ваша работа в силу чрезвычайной переполненности моей лаборатории будет очень затруднена. Теперь не то, что было раньше: работай хоть целый день. Сейчас комнату занимают двое-трое, работают

и просто
нельзя понять
того, что
требуется от нас.
Нам кажется
нежелательным и
затруднительным
быть на первом
этапе.

Как видите,
я, что для
первого раза.
Вот так, Ваша
И. П. Павлов

24 Марта

Многоуважаемый
Викторин Сергеевич,
Конечно, я был бы
рад Вас принять опять
в лаборатории как
отличного работника,
но очень боюсь, что
Ваша работа в силу
чрезвычайной переполнен-
ности моей лабора-
тории будет очень

Рис. 3. Фрагмент письма И. П. Павлова В. С. Дерябину, 1924 г.
(фото из домашнего архива О. Н. Забродин)

Fig. 3. Fragment of a letter from I. P. Pavlov to V. S. Deryabin, 1924
(photo from the home archive of O. N. Zabrodin)

приходится по определенным часам. Да и с животными беда: нет достаточного помещения и не всегда хватает средств для их пропитания. Так и рассудите сами: есть Вам расчет работать при таких условиях, или нет. Тема, о которой пишете в письме, не разрабатывалась дольше. Но надо сказать, что тот предмет далеко вперед ушел против Вашего периода во многих отношениях. Конечно, есть немалый интерес и просто только познакомиться со всем тем, что сейчас делается в лаборатории. Намечаются очень определенные и важные отношения нашей работы к нервным заболеваниям.

Итак, как хотите, но знайте, что дело с некоторым риском.

Преданный Вам

Ив. Павлов»

Поворотным в научной деятельности Дерябина стало изучение с 1926 г. исходных состояний у больных эпидемическим энцефалитом. Поражение глубоких структур головного мозга, с которыми впоследствии связали формирование эмоций, у таких больных характеризовалось «эмоциональной тупостью» при относительной сохранности интеллекта (Дерябин 1928). Эти исследования обострили интерес ученого к проблеме корково-подкорковых взаимоотношений и к проблеме аффективности (чувств, влечений и эмоций).

В том же 1926 г. он написал приоритетную статью «Психотехника в военном деле», в которой привлек внимание психологов к изучению психофизиологических особенностей новобранцев при последующем выборе для них родов войск (Дерябин 2009).

В 1927 г. в работе «О закономерности психических явлений» (Дерябин 1927, 2006а) Дерябин изложил методологические подходы к изучению психики на основе достижений физиологических школ И. П. Павлова и А. А. Ухтомского. В частности, он впервые применил принцип доминанты Ухтомского для объяснения механизма действия влечений (мотиваций) и выдвинул положение о единой психофизиологической доминанте.

В 1928–1929 гг. Дерябин написал первый вариант монографии «Чувства, влечения и эмоции», которая в случае опубликования могла бы стать первой у нас в стране книгой на эту тему. В ней он развивал представления об эволюционной связи чувств, влечений и эмоций, их общей роли в жизни организма и обосновывал учение о физиологических основах аффективности. Эта монография стала поистине трудом жизни ученого: над ней он работал с небольшо-

ми перерывами вплоть до кончины в январе 1955 г.

В 1927 г. Дерябин переехал в Иркутск и организовал там первую в Сибири самостоятельную кафедру психиатрии медицинского факультета Иркутского государственного университета. Одновременно он был деканом лечебно-профилактического факультета и одним из организаторов Восточно-Сибирского краевого научно-медицинского общества. При кафедре он создал экспериментально-физиологическую лабораторию с экспериментально-психологическим исследованием больных. В этой работе ему помогали будущие профессора И. С. Сумбаев и М. А. Панкратов, вместе с которыми Дерябин изучал проблемы общей психопатологии и патофизиологии ВНД.

Вместе с тем состояние психиатрии того времени глубоко не удовлетворяло Викторина Сергеевича. В «Автобиографической записке» он писал: «Работая по психиатрии, пришел к заключению, что, руководясь клинико-психологическим методом исследования, психиатрия после установления основных нозологических единиц зашла в тупик, что выяснение патологической сущности психических заболеваний может дать лишь материалистическое исследование, и в первую очередь физиология и патофизиология нервной системы» (Квасов, Федорова-Грот 1967, 98).

Такая убежденность заставила его в 1933 г. вернуться к работе в области физиологии. После переезда в Ленинград он, по рекомендации Павлова, поступил в руководимый Л. А. Орбели отдел специальной и эволюционной физиологии Всесоюзного института экспериментальной медицины (ВИЭМ).

При этом Павлов дал такую характеристику Дерябину:

«Сим свидетельствую, что знаю д-ра В. С. Дерябина по его работе по физиологии головного мозга в заведомой мной физиологической лаборатории Института Экспериментальной Медицины. На основании этого знакомства должен рекомендовать его как в высшей степени добросовестного, наблюдательного и вдумчивого научного работника, каковые качества особенно выступили в трудной области исследования, которую представляет сейчас физиология больших полушарий, изучаемая по новому методу (условных рефлексов). Ленинград. Проф. И. П. Павлов».

Научная работа в предвоенный период была посвящена экспериментальному изучению проблемы корково-подкорковых взаимоотношений и их значения в нервной деятельности (Дерябин



Рис. 4. В. С. Дерябин за рабочим столом дома на ул. Союза Печатников, 25а, 1939 г. (фото из домашнего архива О. Н. Забродина)

Fig. 4. V. S. Deryabin at his desk at home on the street The Union of Printers, 25a, 1939 (photo from the home archive of O. N. Zabrodin)

1946). На рисунке 4 В. С. Дерябин — дома, в своем рабочем кабинете (1939).

С 1941 по 1944 г. Дерябин работал в клинике нервных болезней Свердловского медицинского института, применяя богатый опыт невропатолога и психиатра при лечении раненых с повреждениями спинного и головного мозга, а также был главным консультантом-психиатром Свердловского военного округа. Викторин Сергеевич тяжело переживал гибель сына Сергея в самом начале войны, под Белостоком.

Несмотря на большую загруженность лечебной работой и развившуюся алиментарную дистрофию, Дерябин не оставлял научной деятельности. В 1944 г. в журнале «Наука и жизнь» вышла статья «Эмоции как источник силы» (Дерябин 1944). В ней он подчеркивал, что в основе так называемого динамогенного действия эмоций лежит усиление адаптационно-трофической функции симпатической нервной систе-

мы, учение о которой было создано Орбели и его школой.

В 1944 г. Дерябин вернулся в Ленинград и продолжил работу в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, затем с 1948 г. — в руководимом Орбели физиологическом отделе Государственного естественного научного института им. П. Ф. Лесгафта АН СССР и, наконец, в индивидуальной группе академика Орбели АН СССР.

Летом 1944 г. Орбели предложил Дерябину заведование психиатрической клиникой больницы на 4-й линии Васильевского острова. Викторин Сергеевич вынужден был отказаться из-за ухудшившегося состояния здоровья.

В послевоенные годы его работы были посвящены изучению феномена повышения чувствительности денервированных структур у собак с перерезкой спинного мозга к биологически активным веществам — ацетилхолину и адреналину (Дерябин 1953; Дерябин, Дерябин 2021a, 2021b; Дерябин и др. 1960) (рис. 5).

Одновременно с экспериментальными исследованиями Дерябин занимался написанием работ, посвященных психофизиологическому подходу к изучению кардинальных проблем психологии: монография «Чувства, влечения и эмоции» (Дерябин 2021), психофизиологические очерки «О сознании», «О Я», «О счастье». Последние три работы позднее вошли в состав монографии, опубликованной под редакторским названием «Психология личности и высшая нервная деятельность» (Дерябин 2010).

Ограниченное число данных, посвященных анализу психологических феноменов (сознание, самосознание, переживание счастья), заставляло Дерябина при изучении последних широко обращаться к данным невропатологии и психиатрии, что в дальнейшем получило развитие в создании науки нейропсихологии.

Дерябин был одним из первых исследователей социальной психологии, о чем свидетельствуют его работы, написанные в первой половине 1950-х гг.: «О потребностях и классовой психологии» (Дерябин 2013), «О некоторых законах диалектического материализма в психологии» (Дерябин 2014a) и «Об эмоциях, связанных со становлением в социальной среде» (Дерябин 2014b). Эти большие работы не могли быть напечатаны при жизни автора и были опубликованы в 2013 и 2014 гг.

В 1949 г., в связи со 100-летием со дня рождения Павлова, Викторин Сергеевич написал воспоминания об учителе, в которых осуществил комплексный анализ личности Павлова-ученого с учетом его психофизиологических особенностей



Рис. 5. В. С. Дерябин во время хронического эксперимента на собаке с децентрализацией спинного мозга. Естественнонаучный институт им. П. Ф. Лесгафта АН СССР, 1954 г.
(фото из домашнего архива О. Н. Забродина)

Fig. 5. V. S. Deryabin during a chronic experiment on a dog with spinal cord decentralization.
P. F. Lesgaft Natural Science Institute of the USSR Academy of Sciences, 1954
(photo from the home archive of O. N. Zabrodin)

(Забродин 1994, 2000). Тогда же им были подготовлены две статьи, которые, как и воспоминания о Павлове, остались неопубликованными. В одной из них — «Психофизиологическая проблема и учение И. П. Павлова о “слитии” субъективного с объективным» (Дерябин 2007а) — Дерябин с философских позиций материалистического монизма дает обзор становления и развития взглядов Павлова на психофизиологическую проблему. Во второй статье — «Замечания по поводу брошюры академика И. С. Беритова “Об основных формах нервной и психонервной деятельности”», методологической по содержанию, Дерябин (Дерябин 2006b) выдвигает положение о том, что движущей силой поведения животных и человека являются потребности, точнее — чувства, влечения и эмоции, которые сигнализируют о потребностях и побуждают психику и поведение к их удовлетворению.

Подготовленная автором к печати в 1949 г. монография «Чувства, влечения и эмоции» получила положительные отзывы известных физиологов и клиницистов — Л. А. Орбели,

Л. Н. Федорова, Ф. П. Майорова, В. В. Строганова, П. А. Останкова, но отзыв влиятельного рецензента (есть основания предполагать, что им был Иванов-Смоленский) закрыл книге путь к изданию. Причиной, по-видимому, стали идеологические установки того времени, согласно которым советский человек должен был руководствоваться в своих действиях не эмоциями, а сознанием и мышлением.

Несмотря на это, Дерябин продолжал отстаивать свою концепцию об определяющей роли потребностей и сигнализирующей о них аффективности в организации поведения. В 1951 г. в ведущих физиологических журналах появились три его статьи: «Об экспериментальной бульбокапниновой кататонии у собак (Дерябин 1951а), «Аффективность и закономерности высшей нервной деятельности» (Дерябин 1951b) и «О путях развития учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности» (Дерябин 1951с). В них Дерябин, опираясь на представления Павлова о ВНД, привлек внимание физиологов к изучению чувств, влечений и эмоций, их субстрата — глубоких структур головного

мозга и их активирующего влияния на кору головного мозга. Такой подход контрастировал с принятой «павловской сессией» установкой на изучение доминирующей роли коры головного мозга в регуляции всех жизненно важных функций организма.

Работая в индивидуальной группе академика Л. А. Орбели АН СССР, Дерябин числился в штате Института физиологии им. И. П. Павлова в лаборатории физиологии и патологии ВНД у профессора Ф. П. Майорова. Последний считал уход на пенсию В. С. Дерябина в 1951 г. преждевременным, т. к. тот выполнял ценные исследования, справляясь с планом научно-исследовательских работ (Забродин 2017). После выхода на пенсию Дерябин вплоть до кончины в январе 1955 г. продолжал экспериментальную работу у Орбели. Одновременно основное внимание он продолжил уделять работе над монографией «Чувства, влечения и эмоции» и написанию упомянутых выше статей, посвященных проблемам социальной психологии.

Работу над монографией «Чувства, влечения и эмоции» оборвала скоропостижная смерть Дерябина. Выступая на гражданской панихиде в связи с кончиной Дерябина, академик Орбели выразил стремление способствовать опубликованию его работ, и в первую очередь монографии «Чувства, влечения и эмоции». Этому помешала смерть Орбели, наступившая в декабре 1958 г.

С целью найти пути к опубликованию «Чувств, влечений и эмоций» племянник Дерябина Л. Н. Дерябин и его внук О. Н. Забродин в июле 1969 г. обратились к ведущему в то время отечественному исследователю эмоций профессору Павлу Васильевичу Симонову, которому выслали авторский текст монографии Дерябина. В ответном письме Симонов дал ее оценку: «Я внимательно ознакомился с рукописью В. С. Дерябина. В свое время работа, несомненно, представляла большой интерес и способствовала материалистическому пониманию физиологических механизмов эмоций. Она и сейчас интересна для историков науки. Что касается сколько-нибудь широкого круга читателей, физиологов и психологов, то на их внимание рассчитывать трудно... Издание рукописи представляется мне малоцелесообразным, оно вызовет недоумение у читателей. Разумеется, это мое мнение может быть и ошибочным. Не следует ли поговорить с товарищами из Научного совета по физиологии в Ленинграде (В. Н. Черниговский, К. А. Ланге и др.)?» (Забродин 2017, 146–147). Следует особо отметить роль Кирилла Александровича Ланге, который сразу высоко оценил значение монографий

«Чувства, влечения и эмоции» и «Психология личности и высшая нервная деятельность» и способствовал их изданию в 1974 и 1980 гг.

Свои работы «Чувства, влечения и эмоции», «О сознании», «О Я», «О счастье», «О гордости» Дерябин назвал «кусочком человекознания» (Забродин 2017, 206). К такого рода работам уместно отнести и его «Письмо внуку» («Путевка в жизнь») — обобщение жизненного и научного опыта ученого, изложенное в форме, доступной для «юноши, обдумывающего жите» (Дерябин 1994; Забродин 2017, 179–206). Конечная цель научных исследований Дерябина глубоко гуманистична — помочь человеку избежать многих заблуждений и иллюзий, связанных с незнанием закономерностей своей психической жизни.

В личной жизни Викторин Сергеевич был заботливым отцом, дедом, отличался исключительным вниманием к людям — ближним и дальним.

Посмертную судьбу научного наследия Дерябина нельзя назвать счастливой. Ряд положений, выдвинутых им еще в 1930–1940-е гг., нашли подтверждение и развитие в последующие десятилетия (положение о единой психофизиологической доминанте при влечениях (мотивациях), об интегрирующей роли аффективности в ВНД и психической деятельности, об эволюционной преемственности простых чувств, влечений и эмоций и др.).

Свой вклад в науку Дерябин с присущей ему скромностью оценивал как незначительный. В 1950 г. в «Эпilogue» он писал: «Моя научная работа имела ничтожное значение. Последние более крупные работы, по моему мнению, могли бы иметь некоторое значение. Они подняли бы меня с уровня мелкого научного работника, ведущего черновую работу, до уровня лица, способного делать более или менее широкие обобщения, и эти работы дали бы толчок к развитию учения об условных рефлексах, находящегося теперь в тупике...». Там же он с горечью признавал: «Мысль проклянется, но не в моей интерпретации» (Дерябин 2005, 77). Сам Дерябин понимал приоритетное значение своих исследований в области психофизиологии аффективности и социальной психологии. В «Письме внуку» в 1949 г. он писал: «От меня останутся рукописи (“Чувства, влечения и эмоции”, “О гордости”, “О Я”, “О сознании”, “О счастье”)... Главная часть “Чувства, влечения и эмоции” написана 20 лет назад (в 1928–29 гг.). За двадцать лет они не устарели. Думаю, что в основном они не устареют и в ближайшие 10–15 лет. Там сделана попытка изложить начатки “човекознания”



Рис. 6. В. С. Дерябин с внуком Олегом (Забродиным Олегом Николаевичем), 1948 г.
(фото из домашнего архива О. Н. Забродина)

Fig. 6. V. S. Deryabin with his grandson Oleg (Zabrodin Oleg Nikolaevich), 1948
(photo from the home archive of O. N. Zabrodin)

с психофизиологической точки зрения» (Забродин 2017, 208) (рис. 6).

Книги Дерябина были опубликованы в период, когда исследования мотиваций и эмоций в стране шли полным ходом. В этих условиях работы Дерябина были положительно восприняты широким кругом читателей, но специалистами в изучении мотиваций и эмоций остались незамеченными.

Вместе с тем научное наследие Дерябина было высоко оценено представителями философии и нейропсихологии. Так, нейропсихолог Д. В. Ольшанский в рецензии на книгу Дерябина «Психология личности и высшая нервная деятельность» (2010) писал (Ольшанский 1983, 619): «В. С. Дерябин начал решать доступными ему средствами задачу, которая четко сформулирована была почти полвека спустя. Речь идет об изучении физиологических основ психической деятельности человека, построении физиологии ее целостных форм, попытке ответа на вопрос о физиологических механизмах наиболее сложных видов сознательного, целенаправленного

и саморегулирующегося поведения, т. е. о задаче создания “психологически ориентированной физиологии”, “психологической физиологии”».

Известный философ С. В. Орлов в 2013 г. о статье В. С. Дерябина «О потребностях и классовой психологии» писал: «Предложенная им схема формирования классовой идеологии является по существу не только важным фундаментом для развития теории личности, но и оригинальным направлением обоснования концепции исторического материализма К. Маркса» (Орлов 2013, 138).

Среди учеников Дерябина следует отметить профессоров И. С. Сумбаева, М. А. Панкратова, А. С. Борзунову, Я. А. Виккера, заведовавших кафедрами психиатрии в Ленинграде, Иркутске, Омске и Уфе.

Так, Михаил Алексеевич Панкратов работал в Ленинградском государственном педагогическом институте (ЛГПИ) им. А. И. Герцена на кафедре анатомии и физиологии в должности профессора (1952–1955; 1957–1961), заведующего кафедрой (1955–1957),

профессора кафедры педагогики начальной школы (1961–1963), профессора кафедры психоневрологии и школьной гигиены (1963–1964), профессора кафедры психоневрологии и логопедии дефектологического факультета (1964–1974).

Биографические и научные сведения о Дерябине обобщены в книге О. Н. Забродина «Психофизиологическая проблема и проблема аффективности: Викторин Дерябин. Путь к самопознанию (Забродин 2017).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare that there is no potential or apparent conflict of interest.

Вклад авторов

- а. Забродин Олег Николаевич — написание статьи;
- б. Поляков Евгений Львович — редактирование и уточнение фактического материала.

Author Contributions

- a. Oleg. N. Zabrodin — writing original draft;
- b. Evgenij L. Polyakov — writing review and editing, verification of factual material.

Литература

- Архивная справка Архива революции и внешней политики от 17 февраля 1935 г. № 2232. (1935) *Архив революции и внешней политики*. М.
- Дерябин, В. С. (1916) *Дальнейшие материалы к физиологии времени как условного возбудителя слюнных желез. Автореферат диссертации доктора на соискание степени медицинских наук*. Петроград, Военно-медицинская академия, 159 с.
- Дерябин, В. С. (1927) О закономерности психических явлений. *Иркутский медицинский журнал*, т. 5, № 6, с. 5–14.
- Дерябин, В. С. (1928) Эпидемический энцефалит в психопатологическом отношении. *Сибирский архив теоретической и клинической медицины*, т. 3, № 4, с. 317–323.
- Дерябин, В. С. (1944) Эмоции как источник силы. *Наука и жизнь*, № 10, с. 21–25.
- Дерябин, В. С. (1946) Влияние повреждения thalami optici и гипоталамической области на высшую нервную деятельность. *Физиологический журнал СССР*, т. 32, № 5, с. 533–548.
- Дерябин, В. С. (1951a) Об экспериментальной бульбокапниновой кататонии у собак. *Журнал высшей нервной деятельности*, т. 1, вып. 4, с. 469–478.
- Дерябин, В. С. (1951b) Аффективность и закономерности высшей нервной деятельности. *Журнал высшей нервной деятельности*, т. 1, вып. 6, с. 889–901.
- Дерябин, В. С. (1951c) О путях развития учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 37, вып. 2, с. 140–144.
- Дерябин, В. С. (1953) Действие ацетилхолина на шагательные движения задних конечностей собак. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 39, вып. 3, с. 319–323.
- Дерябин, В. С. (1994) Письмо внуку. *Нева*, № 7, с. 146–156.
- Дерябин, В. С. (2005) Эпилор. *Folia Otorhinolaryngologiae Et Pathologiae Respiratoriae*, т. 13, № 1–4, с. 143–148.
- Дерябин, В. С. (2006a) О закономерности психических явлений (публичная вступительная лекция). *Психофармакология и биологическая наркология*, т. 6, № 3, с. 1315–1321.
- Дерябин, В. С. (2006b) Замечания по поводу брошюры академика И. С. Беритова «Об основных формах нервной и психонервной деятельности». *Психофармакология и биологическая наркология*, т. 6, № 4, с. 1397–1403.
- Дерябин, В. С. (2007) Психофизиологическая проблема и учение И. П. Павлова о «слитии» субъективного с объективным. (Из неопубликованного). *Психофармакология и биологическая наркология*, т. 7, № 3–4, с. 2202–2207.
- Дерябин, В. С. (2009) Задачи и возможности психотехники в военном деле. (Из неопубликованного, публикация О. Н. Забродина). *Психофармакология и биологическая наркология*, т. 9, № 3–4, с. 2598–2604.
- Дерябин, В. С. (2010) *Психология личности и высшая нервная деятельность. (Психофизиологические очерки «О сознании», «О Я», «О счастье»)*. 2-е изд. М.: ЛКИ, 202 с.
- Дерябин, В. С. (2013) О потребностях и классовой психологии». (Из неопубликованного, публикация О. Н. Забродина). *Философия и гуманитарные науки в информационном обществе*, № 1, с. 109–136.
- Дерябин, В. С. (2014a) О некоторых законах диалектического материализма в психологии». (Из неопубликованного, публикация О. Н. Забродина). *Философия и гуманитарные науки в информационном обществе*, № 2 (4), с. 87–119.

- Дерябин, В. С. (2014b) Эмоции, порождаемые социальной средой. (Из неопубликованного, публикация О. Н. Забродина). *Философия и гуманитарные науки в информационном обществе*, № 3 (5), с. 115–146.
- Дерябин, В. С. (2021) *Чувства, влечения, эмоции: Опыт изложения с психофизиологической точки зрения. О психологии, психопатологии и физиологии эмоций*. 4-е изд. М.: ЛЕНАНД; URSS, 304 с.
- Дерябин, В. С., Дерябин, Л. Н. (2021a) О влиянии симпатической нервной системы на трофику скелетных мышц. (Из неопубликованного, публикация О. Н. Забродина). *Философия и гуманитарные науки в информационном обществе*, № 3 (33), с. 75–81.
- Дерябин, В. С., Дерябин, Л. Н. (2021b) О влиянии адреналина, ацетилхолина и удаления брюшных симпатических цепочек на шагательные рефлексы задних конечностей собак с перерезкой спинного мозга. (Публикация О. Н. Забродина). *Философия и гуманитарные науки в информационном обществе*, № 4 (34), с. 88–106.
- Дерябин, В. С., Дерябин, Л. Н., Кашкай, М.-Дж. (1960) Действие ацетилхолина на мышцы задней конечности собаки при половинной перерезке спинного мозга. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 46, № 12, с. 1471–1475.
- Забродин, О. Н. (1994) Воспоминания В. С. Дерябина об И. П. Павлове. Опыт психофизиологического анализа творческой личности ученого. *Физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 80, № 8, с. 139–143.
- Забродин, О. Н. (2000) «Письмо к молодежи» И. П. Павлова и три условия долголетия. *Российский медико-биологический вестник имени академика И. П. Павлова*, № 1-2, с. 207–212.
- Забродин, О. Н. (2017) *Психофизиологическая проблема и проблема аффективности: Викторин Дерябин: Путь к самопознанию*. М.: ЛЕНАНД, 208 с.
- Иванов-Смоленский, А. Г. (1965) *Пути взаимодействия экспериментальной и клинической патофизиологии головного мозга*. М.: Медицина, 495 с.
- Квасов, Д. Г., Федорова-Грот, А. К. (1967) *Физиологическая школа И. П. Павлова*. Л.: Наука, 300 с.
- Красик, Е. Д., Потапов, А. И., Миневич, В. Б. (1980) *Очерки истории развития психиатрической службы в Томской области*. Томск: [б. и.], 132 с.
- Ольшанский, Д. В. (1983) Рецензия на книгу В. С. Дерябина «Психология личности и высшая нервная деятельность». *Журнал невропатологии и психиатрии*, № 4, с. 618–620.
- Орлов, С. В. (2013) Комментарий философа к статье В. С. Дерябина «О потребностях и классовой психологии». *Философия и гуманитарные науки в информационном обществе*, № 1, с. 137–143.
- Deryabin, V. (1908) Zur Kenntnis der malignen Nebennierentumoren. *Dissertation, München*, 76 s.

References

- Archive Certificate No. 2232 of the Archive of Revolution and Foreign Policy, dated 17 February 1935. (1935) *Archive of Revolution and Foreign Policy*. Moscow. (In Russian)
- Deryabin, V. (1908) Zur Kenntnis der malignen Nebennierentumoren. [To the Knowledge of the Malignant Adrenal Tumor]. *Dissertation, München*, 76 s. (In German)
- Deryabin, V. S. (1916) *Further materials on the physiology of time as a conditional causative agent of salivary glands. Extended abstract of the Doctoral dissertation (Medicine)*. Petrograd, Military Medical Academy, 159 p. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (1927) On the regularity of mental phenomena. *Irkutskij meditsinskij zhurnal*, vol. 5, no. 6, pp. 5–14. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (1928) Epidemic encephalitis in psychopathological terms. *Sibirskij arkhiv teoreticheskoy i klinicheskoy meditsiny*, vol. 3, no. 4, pp. 317–323. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (1944) Emotions as a source of power. *Nauka i zhisn'*, no. 10, pp. 21–25. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (1946) The influence of damage of thalami optici and hypothalamic area on higher nervous activity. *Fiziologicheskij Zhurnal SSSR*, vol. 32, no. 5, pp. 533–548. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (1951a) About experimental catatonia provoked by bulbokapnine at dogs. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti*, vol. 1, no. 4, pp. 469–478. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (1951b) Affectivity and patterns of higher nervous activity. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti*, vol. 1, no. 6, pp. 889–901. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (1951c) On the ways of development of the I. P. Pavlov's doctrine about higher nervous activity. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR imeni I. M. Sechenova*, vol. 37, no. 2, pp. 140–144. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (1953) The effect of acetylcholine on "Strided" movement of the hind limbs of dogs. *Fiziologicheskij zhurnal USSR imeni I. M. Sechenova*, vol. 39, no. 3, pp. 319–323. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (1994) A letter to the grandson. *Neva*, no. 7, pp. 146–156. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (2005) Epilogue. *Folia Otorhinolaryngologiae et Pathologiae Respiratoriae*, vol. 13, no. 1–4, pp. 143–148. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (2006a) About the regularity of the mental phenomena (public introductory lecture). *Psikhofarmakologiya i biologicheskaya narkologiya*, vol. 6, no. 3, pp. 1315–1321. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (2006b) Remarks concerning the brochure of the academician I. S. Beritov "About the main forms of nervous and psycho-nervous activity". *Psikhofarmakologiya i biologicheskaya narkologiya*, vol. 6, no. 4, pp. 1397–1403. (In Russian)

- Deryabin, V. S. (2007) Psycho-physiological problem and I. P. Pavlov's doctrine about "Conjointery" of Subjective with Objective. (From the unpublished). *Psikhofarmakologiya i biologicheskaya narkologiya*, vol. 7, no. 3–4, pp. 2202–2007. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (2009) Problems and opportunities of psychotechnique in military affairs. (From the unpublished, publication of O. N. Zabrodin). *Psikhofarmakologiya i biologicheskaya narkologiya*, vol. 9, no. 3–4, pp. 2598–2604. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (2010) *Personality Psychology and Higher Nervous Activity: Psycho-physiological essays*. 2nd ed. Moscow: LKI Publ., 202 p. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (2013) About the needs and class psychology". (From the unpublished, publication of O. N. Zabrodin). *Philosophy and Humanities in Information Society*, no. 1, pp. 109–136. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (2014a) About some laws of dialectical materialism in psychology. (From the unpublished, publication of O. N. Zabrodin). *Philosophy and Humanities in Information Society*, no. 2 (4), pp. 87–119. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (2014b) Emotions provoked by the social environment. (From the unpublished, publication of O. N. Zabrodin). *Philosophy and Humanities in Information Society*, no. 3 (5), pp. 115–146. (In Russian)
- Deryabin, V. S. (2021) *Feelings, inclinations, emotions: About psychology, psychopathology and physiology of emotions. On the psychology, psychopathology, and physiology of emotions*. 4th ed. Moscow: LENAND Publ.; URSS Publ., 304 p. (In Russian)
- Deryabin, V. S., Deryabin, L. N. (2021a) The influence of the sympathetic nervous system on the trophism of the skeletal muscles. (From the unpublished, publication of O. N. Zabrodin). *Philosophy and Humanities in Information Society*, no. 3 (33), pp. 75–81. (In Russian)
- Deryabin, V. S., Deryabin, L. N. (2021b) The influence of adrenaline, acetylcholine and removal of abdominal sympathetic chains on the stepping reflexes of the hind limbs of dogs with spinal cord transection. *Philosophy and Humanities in Information Society*, no. 4 (34), pp. 88–106. (In Russian)
- Deryabin, V. S., Deryabin, L. N., Kashkay, M.-J. (1960) The effect of acetylcholine on the muscles of the hind limb of dogs at half transection of the spinal cord. *Fiziologicheskij zhurnal USSR imeni I. M. Sechenova*, vol. 46, no. 12, pp. 1471–1475. (In Russian)
- Ivanov-Smolenskiy, A. G. (1965) *The ways of interaction of experimental and clinical pathophysiology of a brain*. Moscow: Meditsina Publ., 495 p. (In Russian)
- Krasik, E. D., Potapov, A. I., Minevich, V. B. (1980) *Essays on the history of development of psychiatric services in Tomsk region*. Tomsk: [s. n.], 132 p. (In Russian)
- Kvasov, D. G., Fedorova-Grot, A. K. (1967) *I. P. Pavlov's physiological school*. Leningrad: Nauka Publ., 300 p. (In Russian)
- Ol'shanskij, D. V. (1983) Review of the book by V. S. Deryabin "Personality psychology and higher nervous activity". *Zhurnal nevropatologii i psikiatrii*, no. 4, pp. 618–620. (In Russian)
- Orlov, S. V. (2013) Philosophical commentary on the article of V. S. Deryabin "About the needs and class psychology". *Philosophy and Humanities in Information Society*, no. 1, pp. 137–143. (In Russian)
- Zabrodin, O. N. (1994) V. S. Deryabin's memories of I. P. Pavlov. Experience of the Psychophysiological analysis of the creative personality of the scientist. *Fiziologicheskij zhurnal imeni I. M. Sechenova*, vol. 80, no. 8, pp. 139–143. (In Russian)
- Zabrodin, O. N. (2000) "Letter to the Young" by I. P. Pavlov and the three conditions of longevity. *I. P. Pavlov Russian Medical Biological Herald*, no. 1–2, pp. 207–212. (In Russian)
- Zabrodin, O. N. (2017) *Psychophysiological problem and the problem of affectivity: Victorin Deryabin: The Path to self-knowledge*. Moscow: LENAND Publ., 208 p. (In Russian)



Check for updates

Обзоры

УДК 612.822.3

EDN GVDUFX

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-46-76>

Механизмы появления побочных эффектов и подходы к их ослаблению при лечении неврологических заболеваний

И. Г. Силькис ¹

¹Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН,
117485, Россия, Москва, ул. Бутлерова, д. 5а

Сведения об авторах

Изабелла Гершовна Силькис, SPIN-код: [7279-2039](#), Scopus AuthorID: [7004815840](#), ResearcherID: [AAB-9949-2021](#), ORCID: [0000-0002-7622-2684](#), e-mail: isa-silkis@mail.ru

Для цитирования: Силькис, И. Г. (2026) Механизмы появления побочных эффектов и подходы к их ослаблению при лечении неврологических заболеваний. *Интегративная физиология*, т. 7, № 1, с. 46–76. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-46-76> EDN GVDUFX

Получена 3 декабря 2025; прошла рецензирование 19 февраля 2026; принята 27 февраля 2026.

Финансирование: Работа поддержана средствами федерального бюджета в рамках государственного задания ФГБУН Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН (№1021062411613-6-3.1.4).

Права: © И. Г. Силькис (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. Для неврологических заболеваний характерны изменения состава нейромодуляторов и функционирования нейронных сетей, состоящих из корковых и подкорковых структур. Одна из таких структур — клауструм, реципрокно связанный со многими элементами сети. При системном введении лекарств побочные эффекты становятся результатом нежелательных изменений активности отдельных структур и, следовательно, всей сети. Для ослабления побочных эффектов необходимо понимать механизмы влияния нейромодуляторов на каждую из структур. Дано обоснование сходства механизмов функционирования цепей «кора — базальные ганглии — клауструм — кора» и «кора — базальные ганглии — таламус — кора». Из предложенного нами унифицированного механизма влияния нейромодуляторов на функционирование таких цепей следует, что для улучшения двигательной активности и сенсорного восприятия при лечении болезней Паркинсона и Альцгеймера необходимо повысить активность нейронов таламуса, клауструма и коры, но это может вызвать галлюцинации и бред. Их подавление при лечении психических расстройств может ухудшить двигательную активность. Из механизма следует, что для ослабления побочных эффектов необходимо избирательно воздействовать на рецепторы тех типов, плотность которых в коре невелика. В таком случае ее активность зависит в основном от степени ингибирования со стороны базальных ганглиев нейронов таламуса и клауструма, проецирующихся в кору. С учетом известных данных о расположении рецепторов сделан вывод, что при лечении болезни Паркинсона антагонисты аденозиновых A2A- и серотониновых 5-HT2A-рецепторов могут способствовать ослаблению побочных эффектов леводопы. Антагонисты 5-HT2A-рецепторов в дополнение к типичным антипсихотикам могут ослабить галлюцинации и бред без двигательных нарушений. Этот вывод согласуется с клиническими данными об ослаблении побочных эффектов при использовании антагониста 5-HT2A-рецепторов пимавансерина и антагониста A2A-рецепторов истрадефиллина в дополнение к леводопе, а также атипичного антипсихотика арипипразола, обладающего антагонизмом к 5-HT2A-рецепторам. Предлагаемый подход может быть использован для целенаправленной разработки лекарств, минимизирующих побочные эффекты.

Ключевые слова: неврологические заболевания, побочные эффекты, нейромодуляторы, базальные ганглии, клауструм, синаптическая пластичность

Mechanisms of side effects and approaches to their attenuation in the treatment of neurological diseases

I. G. Silkis ✉¹

¹Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences,
5A Butlerova Str., Moscow 117495, Russia

Authors

Isabella G. Silkis, SPIN: 7279-2039, Scopus AuthorID: 7004815840, ResearcherID: AAB-9949-2021, ORCID: 0000-0002-7622-2684, e-mail: isa-silkis@mail.ru

For citation: Silkis, I. G. (2026) Mechanisms of side effects and approaches to their attenuation in the treatment of neurological diseases. *Integrative Physiology*, vol. 7, no. 1, pp. 46–76. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-46-76> EDN GVDUFEX

Received 3 December 2025; reviewed 19 February 2026; accepted 27 February 2026.

Funding: The study was supported by the federal budget of the Russian Federation as part of state-commissioned assignment to the Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of the Russian Academy of Sciences (No. 1021062411613-6-3.1.4).

Copyright: © I. G. Silkis (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. Neurological diseases are characterized by alterations in neuromodulator concentration and in the functioning of neural networks comprising cortical and subcortical structures. One such structure is the claustrum, which is reciprocally connected with many network elements and significantly influences network function. When drugs are administered systemically, side effects arise from undesirable changes in the activity of individual structures and, consequently, of the entire network. To attenuate side effects, it is necessary to understand the mechanisms by which medications influence each structure and their interactions. This paper provides a rationale for the similarity between the mechanisms underlying the cortico-basal ganglia-claustrum-cortical loops and the cortico-basal ganglia-thalamo-cortical loops. A unified mechanism for the influence of various neuromodulators on the functioning of these loops has been proposed previously by the author. It follows from this mechanism that, in the treatment of Parkinson's and Alzheimer's diseases, enhancing neuronal activity in the thalamus, claustrum, and neocortex is necessary to improve motor activity and sensory perception. However, this may also induce hallucinations and delusions. Conversely, suppressing these neurons during the treatment of mental disorders may lead to disturbances in motor activity. The effects of neuromodulators on the functioning of these loops were analysed taking into account known data on the distribution of different receptor types on neurons within each structure. The results suggest that to reduce the severity of side effects, it is necessary to selectively target receptor types whose density in the cortex is relatively low, so that neocortical activity depends primarily on the degree of inhibition by the basal ganglia of neurons in the thalamus and claustrum that topographically project to the cortex. Specifically, in the treatment of Parkinson's disease with levodopa, the adjunctive use of adenosine A2A and serotonin 5-HT2A receptor antagonists may reduce side effects. The addition of 5-HT2A receptor antagonists to conventional antipsychotics to suppress hallucinations and delusions may reduce extrapyramidal side effects. These predictions of the proposed mechanism are consistent with clinical data showing that the 5-HT2A receptor antagonist pimavanserin and the A2A receptor antagonist istradefylline suppress hallucinations and dyskinesia in patients with Parkinson's disease. The atypical antipsychotic aripiprazole, which also antagonizes 5-HT2A receptors, reduces hallucinations and delusions in schizophrenia without causing significant movement disorders. The proposed mechanism not only explains the efficacy of existing drugs but may also guide the development of novel therapeutics with minimized side effects.

Keywords: neurological diseases, side effects, neuromodulators, basal ganglia, claustrum, synaptic plasticity

Введение

Неврологические заболевания связывают, в частности, с изменениями концентраций нейромодуляторов и последующими изменениями функционирования различных корковых и подкорковых структур, составляющих сложные нейронные сети. Поскольку системное введение лекарственных препаратов различным образом

влияет на активность каждой из структур в сети, меняя характер их взаимодействия, это может приводить к нежелательным побочным эффектам. Например, при лечении болезни Паркинсона (БП) с помощью дофаминергических препаратов или антагонистов мускариновых рецепторов могут возникать галлюцинации (Kato et al. 2024; Perry, Perry 1995). Хотя психоз при БП традиционно рассматривался как явление,

вызываемое дофаминергическими препаратами, факторы, присущие самому процессу заболевания, также вызывают галлюцинации и бред. При БП с проявлениями деменции может быть связана дисфункция не только дофаминергической, но также холинергической, норадренергической и серотонинергической систем (Williams-Gray et al. 2006). Это обстоятельство указывает на то, что при лечении БП следует воздействовать на разные нейротрансмиттерные системы. В настоящее время терапевтическое вмешательство при когнитивных и поведенческих симптомах БП сосредоточено на двух основных группах препаратов: ингибиторах холинэстеразы и атипичных антипсихотических средствах (Williams-Gray et al. 2006).

При лечении шизофрении антипсихотический препарат галоперидол, который является антагонистом D₂-рецепторов дофамина, может угнетать двигательную активность (Jackson et al. 2004). Все больше данных указывает на то, что патофизиология шизофрении связана с дисфункцией и других нейромедиаторных систем, включая серотонин, ацетилхолин (АХ), глутамат и гамма-аминомасляную кислоту (ГАМК). Поэтому новые фармакологические препараты, нацеленные на эти системы, представляют интерес в качестве дополнительной терапии (Kinon et al. 2024). Бред и галлюцинации часто встречаются не только при шизофрении и БП, но и при болезни Альцгеймера (БА) (Devanand et al. 2024; Williams-Gray et al. 2006). Традиционные методы лечения БА в основном базируются на ингибиторах ацетилхолинэстеразы, повышающих уровень АХ в мозге, а также на селективных ингибиторах обратного захвата серотонина, которые увеличивают концентрацию серотонина. Однако эти методы лечения часто обеспечивают лишь незначительное облегчение симптомов (Guiselin et al. 2025). Для ослабления последних необходимо понимание механизмов влияния нейромодуляторов на функционирование отдельных структур и их взаимодействие в нейронной сети.

В предшествующих работах нами был проведен анализ механизмов, лежащих в основе нарушений функционирования топографически организованных параллельных нейронных цепей «кора — базальные ганглии — таламус — кора» (К-БГ-Т-К) и приводящих к появлению различных симптомов БП и БА (Силькис 2018; Silkis 2001). Указанные нарушения вызваны изменениями концентраций таких нейромодуляторов, как дофамин, АХ, аденозин и серотонин. Они вызывают длительные изменения эффективности возбуждательных входов к шипиковым клеткам стриатума — входной структуры базальных ганглиев (БГ), на которых располагаются рецеп-

торы, чувствительные к этим нейромодуляторам. В результате последующей реорганизации активности в цепях К-БГ-Т-К меняется тормозное воздействие со стороны выходных ядер БГ на нейроны таламуса, которые возбуждают топографически связанные с ними нейроны новой коры (Силькис 2018; Silkis 2001). Различные неврологические заболевания связывают также с изменениями функционирования другой подкорковой структуры — клауструма (ограды мозга). Изменения объема клауструма выявлены при таких заболеваниях, как БП, БА, шизофрения и аутизм (Nikolenko et al. 2021). При БА наиболее существенное уменьшение объема клауструма в обоих полушариях выявили в той его части, которая связана с энторинальной корой (ЭК) — структурой, являющейся входной и выходной по отношению к гиппокампу и вовлеченной в процессы памяти (Ayyildiz et al. 2023; Chen et al. 2023a; Morys et al. 1996). Благодаря связям с гиппокампальной формацией, клауструм может влиять, в частности, на пространственную память (O'Mara, Aggleton 2019). Значительное уменьшение объема клауструма в обоих полушариях обнаружено и в большинстве случаев при БП (Ayyildiz et al. 2023; Kalaitzakis et al. 2009; Shao, Shang 2015).

Приведенные данные указывают на необходимость анализа особенностей влияния нейромодуляторов на функционирование нейронных цепей, включающих клауструм. Существенное влияние клауструма на функционирование сети объясняют его реципрокными связями с многочисленными корковыми и подкорковыми областями (Atilgan et al. 2022; Medina et al. 2024). Нарушения связей клауструма с разными структурами наиболее значительны и специфичны при БП (Joutsa et al. 2018). Когнитивные и двигательные нарушения при БП связывают со снижением взаимодействий клауструма с разными областями коры (Arrigo et al. 2019; Zedde et al. 2025). Повреждения клауструма могут исказить входящую в кору информацию, что приводит к изменению восприятия, ухудшению когнитивных способностей, двигательной активности и психического состояния (Atilgan et al. 2022). На функционирование клауструма и, следовательно, на его вклад в различные функции мозга влияют нейромодуляторные входы в эту структуру из холинергического ядра Мейнерта, дофаминергических структур — вентрального поля покрышки (ВПП) и компактной части черного вещества (ЧВк), а также серотонинергических дорзальных ядер шва (ДЯШ). Анализ известных экспериментальных данных о влиянии нейромодуляторных входов в клауструм на изменения его связей с другими структурами и на поведение был проведен рядом ученых (Wong et al. 2021).

С учетом известных данных о характерных для различных неврологических заболеваний изменениях концентраций различных нейромодуляторов, целью настоящей работы стал анализ возможных механизмов влияния этих изменений на функционирование нейронных цепей К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К. Понимание этих механизмов может быть полезным для поиска таких препаратов для лечения ряда неврологических заболеваний, системное использование которых не должно вызывать существенных побочных эффектов.

Возможные механизмы участия клауструма в функционировании корково-подкорковых нейронных цепей

На рисунке 1 представлена упрощенная схема организации связей клауструма с различными корковыми и подкорковыми структурами, составленная нами с учетом известных экспериментальных данных (Kitanishi, Matsuo 2017; Terem et al. 2020). На схеме отображены взаимодействия клауструма с новой корой, гиппокампом, таламусом и стриатумом — входной структурой БГ. Примечательно, что у клауструма человека самое большое количество связей на кубический миллиметр среди всех других структур мозга (Dillingham et al. 2017). Наиболее тесно клауструм взаимодействует с префронтальной корой (ПфК), орбитофронтальной корой (ОфК), в которую поступает возбуждение из ПфК, островковой (инсулярной) и поясной областями коры, а также с ЭК, гиппокампом и подушкой таламуса (Morecraft et al. 1992). Важно подчеркнуть, что нейроны клауструма иннервируют срединные и теменные области коры, вторичную моторную кору и ЭК топографически (Gamberini et al. 2021; Wang et al. 2023). Каждая из частей клауструма вносит определенный вклад в функционирование связанной с ней области коры (Baizer et al. 2014). Отмечено, что связи коры с таламическими ядрами и с клауструмом отличаются (Brown et al. 2017; Qadir et al. 2022). В клауструм проецируются нейроны слоя V ПфК (Wang et al. 2023), в котором располагаются нейроны, возбуждающие стриатум (Parent, Parent 2006), тогда как корковые нейроны из слоя VI возбуждают таламус (Levesque et al. 1996).

В клауструм проецируется и субталамическое ядро (СТЯ) (рис. 1), которое возбуждает все ядра БГ, различные области коры, а также дофаминергические структуры (Cavdar et al. 2018) (на рисунке 1 связи СТЯ с корой не показаны с целью упрощения). Через СТЯ возбуждение из коры передается в клауструм, таламус и различные ядра БГ по «сверхпрямому» пути (рис. 2) (Joel, Weiner 1997). По характеру топографически организованных эфферентных связей СТЯ раз-

деляют на двигательную, ассоциативную и лимбическую части, каждая из которых топографически проецируется в соответствующие области БГ (Joel, Weiner 1997).

Клауструм иннервирует все входные ядра БГ: хвостатое ядро, скорлупу стриатума и вентральную часть стриатума — прилежащее ядро (ПЯ) (Ni et al. 2021; Smith, Alloway 2010; Wang et al. 2017). Важно отметить, что топографические проекции клауструма в различные структуры организованы таким образом, что эфференты нейронов клауструма иннервируют как определенный участок стриатума, так и корковые области, нейроны которых проецируются на тот же участок стриатума (Borra et al. 2024). Поэтому параллельные цепи К-БГ-Кл-К можно считать замкнутыми. Каждая из этих цепей включает один из участков клауструма и топографически связанные с ними участки новой коры, БГ и гиппокампальной формации (рис. 1). Эти цепи функционируют параллельно с замкнутыми топографически организованными цепями К-БГ-Т-К. Упрощенная схема нейронных цепей К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К представлена на рисунке 2.

Недавно высказано мнение, опирающееся на экспериментальные данные, что по характеру функционирования в нейронной цепи клауструм сходен с таламическими ядрами (Borra et al. 2024). С учетом сходства функциональной организации нейронных цепей, включающих участки клауструма или одно из таламических ядер, нами выдвигается предположение о том, что механизм функционирования цепей К-БГ-Кл-К аналогичен предложенному нами ранее унифицированному механизму функционирования двигательных, ассоциативных и лимбических нейронных цепей К-БГ-Т-К (Силькис 2023а; 2023б; Silkis 2007). Исследователи (Sitte et al. 2017) полагают, что через БГ и клауструм сенсомоторная информация передается в кору быстрее, чем через БГ и таламус.

Упрощенная схема нейронных цепей К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К представлена на рисунке 2. Нами впервые было указано на то, что правила модификации эффективности возбуждательных синаптических входов к шипиковым клеткам стриатума противоположны по знаку для сильных и слабых входов, позволяющих и не позволяющих соответственно открывать НМДА-каналы на этих клетках (Silkis 2001). Сформулированные нами впервые унифицированные правила модуляции эффективности синаптических входов к нейронам разных типов представлены в таблице 1. Использование этих правил позволило объяснить разнонаправленные результаты экспериментов на шипиковых клетках, полученные одной группой исследователей при разных условиях (Silkis 2001), причем сами они этот эффект не рассматривали.

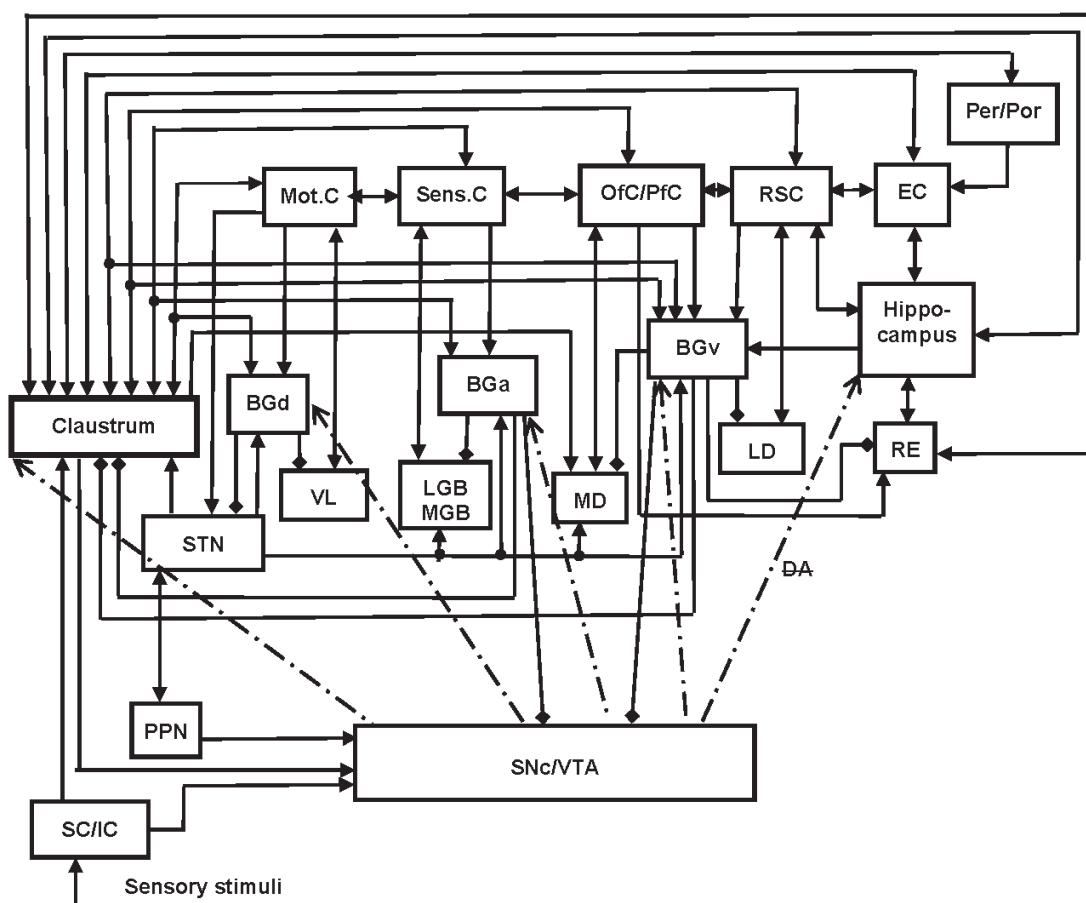


Рис. 1. Упрощенная схема организации нейронной сети, включающей цепи «кора — базальные ганглии — клауструм — кора» и «кора — базальные ганглии — таламус — кора», в которых обрабатывается двигательная, разномодальная сенсорная и лимбическая информация. Каждая из топографически организованных цепей включает область неокортекса, связанное с ней ядро таламуса или участок клауструма, а также связанные с ними участки базальных ганглиев, субталамического и других подкорковых ядер. Mot. C и Sens. C — моторная и сенсорные области коры соответственно. OfC, PfC, RSC — орбитофронтальная, префронтальная и ретроспленальная области коры соответственно. Per, Por, EC — периринальная, постринальная и энторинальная области коры соответственно. BGd, BGa, BGv — дорзальная, ассоциативная и вентральная части базальных ганглиев соответственно. VL, MD, LD, RE — вентролатеральное, медиодорзальное, латеродорзальное и реуниен ядра таламуса соответственно. LGB и MGB — наружное и внутреннее коленчатое тело соответственно. SC и IC — верхнее и нижнее двухолмие соответственно. STN и PPN — субталамическое и педункулопонтинное ядра соответственно. VTA и SNc — вентральное поле покрышки и компактная часть черного вещества соответственно. DA — дофамин. Линии, заканчивающиеся стрелками и ромбами, — возбуждательные и тормозные входы соответственно; двусторонние стрелки — реципрокные связи; штрихпунктирные линии с открытыми стрелками — дофаминергические входы

Fig. 1. Simplified schematic representation of the functional organization of a neural network comprising parallel cortico — basal ganglia — claustrum — cortical and cortico — basal ganglia — thalamo — cortical loops, within which motor, multimodal sensory, and limbic information is processed. Each topographically organized circuit includes a neocortical area, an associated thalamic nucleus or claustrum, and associated regions of the basal ganglia, subthalamic, and other subcortical nuclei. Abbreviations: Mot. C and Sens. C — motor and sensory cortical areas, respectively. OfC, PfC, RSC — prefrontal, orbitofrontal, and retrosplenial cortical areas, respectively. Per, Por, EC — perirhinal, postrhinal, and entorhinal cortical areas, respectively. BGd, BGa, BGv — dorsal, associative, and ventral parts of the basal ganglia, respectively. VL, MD, LD, RE — ventrolateral, mediodorsal, laterodorsal, and reuniens thalamic nuclei, respectively. LGB and MGB — lateral and medial geniculate bodies, respectively. SC and IC — superior and inferior colliculus, respectively. STN and PPN — subthalamic and pedunculopontine nuclei, respectively. VTA and SNc — ventral tegmental area and substantia nigra pars compacta, respectively. DA — dopamine. Line types: lines ending with arrows and rhombs represent excitatory and inhibitory inputs, respectively; double-sided arrows indicate reciprocal connections; dash-dotted lines with open arrows indicate dopaminergic inputs

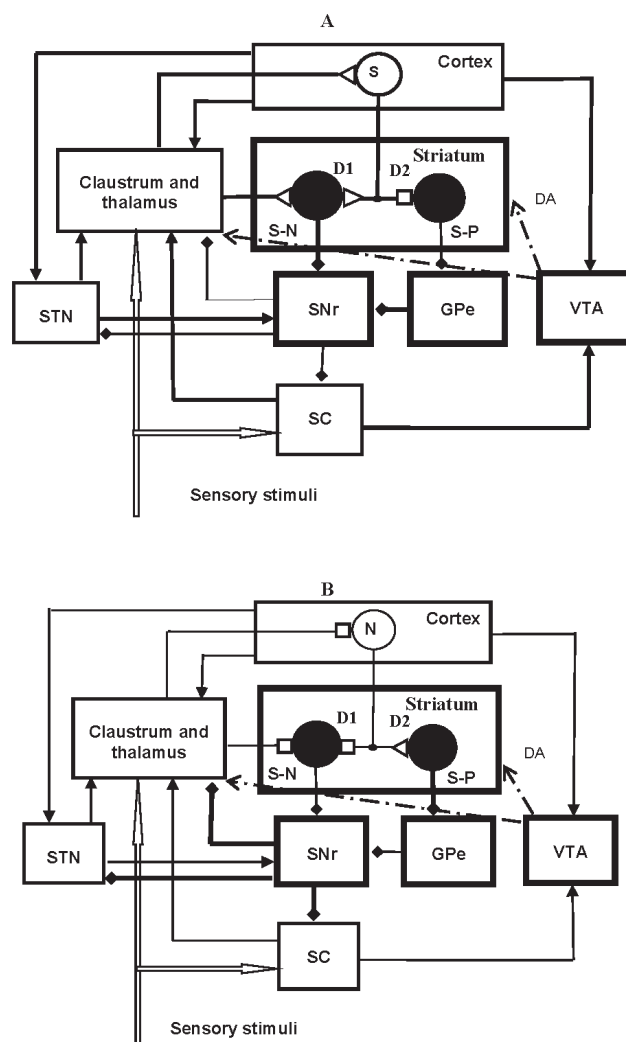


Рис. 2. Упрощенная схема нейронной цепи «кора — базальные ганглии — таламус (или клаустрем) — кора», участвующей в обработке информации и формировании отображений стимулов в активности нейронных кластеров в коре. А. Обработка стимулов, предпочтительных для кластеров нейронов в коре и вызывающих сильные реакции (S). В. Обработка стимулов, не являющихся предпочтительными и не вызывающих сильные реакции в нейронах коры (N). Striat — стриатум. D1 и D2 — рецепторы дофамина. S-N — стрионигральные шипиковые клетки, дающие начало «прямому» растормаживающему пути через базальные ганглии. S-P — стриопаллидарные шипиковые клетки, дающие начало «непрямому» ингибирующему пути через базальные ганглии. «Сверхпрямой» путь в обход прохода проходит через субталамическое ядро (STN) в обход ядер базальных ганглиев. SNr — ретикулярная часть черного вещества. GPe — наружная часть бледного шара. Проекционные клетки SNr и GPe являются ГАМКергическими. Черные кружки — ГАМКергические клетки. Маленькие светлые треугольники и квадраты — потенцированные и депрессированные возбуждающие синаптические входы соответственно. Толстые и тонкие линии — сильные и слабые входы соответственно. Прямоугольники, обозначающие ядра базальных ганглиев, очерчены более толстыми линиями, чем другие структуры. Остальные обозначения как на рисунке 1

Fig. 2. Simplified schematic representation of the cortico — basal ganglia — thalamo (or claustrum) — cortical neural loop involved in information processing and in the formation of stimuli representations within neocortical neural clusters. A. Processing of stimuli that are preferred by cortical neuron clusters and elicit strong responses (S). B. Processing of stimuli that are not preferred and do not elicit strong responses in cortical neurons (N). Abbreviations: Striat — striatum. D1 and D2 — dopamine receptors. S-N — strionigral spiny cells, which give rise to the 'direct' disinhibitory pathway through the basal ganglia. S-P — striopallidal spiny cells, which give rise to the 'indirect' inhibitory pathway through the basal ganglia. The 'superdirect' pathway to the claustrum passes through the STN, bypassing the basal ganglia nuclei. SNr — reticular part of the substantia nigra. GPe — external segment of the globus pallidus. Projection cells of the SNr and GPe are GABAergic. Black circles represent GABAergic cells. Small light triangles and squares represent potentiated and depressed excitatory synaptic inputs, respectively. Thick and thin lines indicate strong and weak inputs, respectively. Rectangles representing basal ganglia nuclei are outlined with thicker lines than those representing other structures. See Fig. 1 for other abbreviations

Табл. 1. Правила влияния нейромодуляторов на длительные изменения (длительную потенциацию и длительную депрессию) эффективности синаптических входов к тормозным интернейронам и к их клеткам-мишеням (Силькис 2002)

Нейромодулятор	Типы рецепторов	Тип G-белка*	Влияние активации рецепторов на модификацию**					
			возбудительных входов к интернейрону□		тормозных входов к клетке-мишени □□		возбудительных входов к клетке-мишени □□□	
			ΔП	ΔΔ	ΔПт	ΔΔт	ΔП	ΔΔ
Дофамин	D1, D5	G _s	↑	↓	↑	↓	↓	↑
	D2, D3, D4	G _{i/o}	↓	↑	↓	↑	↑	↓
Ацетилхолин мускарин никотин	M1, M3	G _{q/11}	↑	↓	↑	↓	↓	↑
	M2, M4	G _{i/o}	↓	↑	↓	↑	↑	↓
	альфа, бета#	кат.	↑	↓	↑	↓	↓	↑
Аденозин	A1, A3	G _{i/o}	↓	↑	↓	↑	↑	↓
	A2A, A2B	G _s	↑	↓	↑	↓	↓	↑
Серотонин	5-HT1#	G _{i/o}	↓	↑	↓	↑	↑	↓
	5-HT2#	G _{q/11}	↑	↓	↑	↓	↓	↑
	5-HT3	кат.	↑	↓	↑	↓	↓	↑

Примечание: # — все подтипы этих рецепторов. ** — инактивация рецепторов приводит к противоположным эффектам. □ — к аналогичному эффекту приводит активация рецепторов на клетке-мишени в отсутствие торможения. □□ — изменение вызвано модификацией входов к интернейрону. □□□ — эффект развивается в случае «сильного» тормозного входа. Стрелки вверх и вниз — увеличение и уменьшение соответственно выраженности длительной потенциации (ΔП) или длительной депрессии (ΔΔ). G_s — цАМФ↑; G_{q/11} — ИнФ₃ — диацилглицерол↑; G_{i/o} — цАМФ↓, K⁺↑, Ca²⁺↓. * — для типов рецепторов использованы данные из 1997 Receptor and ion channel nomenclature supplement. Trends in Pharmacological Sciences, vol. 18 suppl., pp. 1–84.

Table 1. Previously formulated rules for the influence of neuromodulators on long-term alterations (long-term potentiation and long-term depression) in the efficiency of synaptic inputs to inhibitory interneurons and their target cells (Silkis 2002)

Neuromodulator	Receptor type	G-protein type*	Effect on modification of**					
			excitatory input to the interneuron on □		inhibitory input to the target cell on □□		excitatory input to the target cell on □□□	
			LTP	LTD	LTPi	LTDi	LTP	LTD
Dopamine	D1, D5	G _s	↑	↓	↑	↓	↓	↑
	D2, D3, D4	G _{i/o}	↓	↑	↓	↑	↑	↓
Acetylcholine muscarine nicotine	M1, M3	G _{q/11}	↑	↓	↑	↓	↓	↑
	M2, M4	G _{i/o}	↓	↑	↓	↑	↑	↓
	alpha, beta #	cat.	↑	↓	↑	↓	↓	↑
Adenosine	A1, A3	G _{i/o}	↓	↑	↓	↑	↑	↓
	A2A, A2B	G _s	↑	↓	↑	↓	↓	↑
Serotonin	5-HT1#	G _{i/o}	↓	↑	↓	↑	↑	↓
	5-HT2#	G _{q/11}	↑	↓	↑	↓	↓	↑
	5-HT3	cat.	↑	↓	↑	↓	↓	↑

Note: # — all subtypes of these receptors. ** — receptor inactivation leads to opposite effects. □ — activation of receptors on a target cell in the absence of inhibition leads to a similar effect. □□ — the change is caused by modification of inputs to the interneuron. □□□ — the effect develops in the case of a 'strong' inhibitory input. Upward (↑) and downward (↓) arrows indicate an increase and decrease, respectively, in the severity of LTP or LTD. G_s — cAMP↑; G_{q/11} — inositol triphosphate — diacylglycerol ↑; G_{i/o} — cAMP ↓, K⁺↑, Ca²⁺↓. * For receptor types, data are from 1997 Receptor and Ion Channel Nomenclature Supplement (Trends in Pharmacological Sciences, vol. 18 suppl., pp. 1–84).

Роль дофамина в функционировании цепей К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К

С учетом правил модуляции мы полагаем, что дофамин через D1- и D2-рецепторы на шипиковых клетках стриатума должен способствовать индукции длительной потенциации (ДП) на сильных возбуждающих входах к стрионигральным клеткам и длительной депрессии (ДД) — на слабых возбуждающих входах к стриопаллидарным клеткам. Знаки вызванной дофамином модуляции эффективности слабых возбуждающих входов к этим шипиковым клеткам противоположны (Silkis 2001). Это обстоятельство определяет характер функционирования цепи К-БГ-Т-К или цепи К-БГ-Кл-К, которая включает ГАМКергические стрионигральные клетки, дающие начало «прямому» растормаживающему пути через БГ (нейроны ретикулярной части черного вещества также ГАМКергические), а также ГАМКергические стриопаллидарные клетки, дающие начало «непрямому» ингибирующему пути через БГ (нейроны наружной части бледного шара также ГАМКергические). Результатом дофамин-зависимой реорганизации активности в сети становится увеличение реакций на стимул тех возбуждающих кору нейронов таламуса и клауструма, которые первоначально были сильно активированы поступившим стимулом (рис. 2А), и одновременное уменьшение реакций тех нейронов таламуса и клауструма, которые первоначально были слабо активированы этим стимулом (рис. 2В). Возбуждение, распространяющееся из коры в таламус и клауструм по «сверхпрямому» пути через переключение в СТЯ, также находится под контролем со стороны выходных ядер БГ (рис. 2). Вследствие реорганизации в каждой из областей новой коры, топографически связанной с соответствующим ядром таламуса и/или участком клауструма, формируется контрастное нейронное отображение стимула. В зависимости от области коры (моторной или ассоциативной) эта реорганизация лежит в основе выбора и осуществления двигательной активности, а также обработки и восприятия разномодальной сенсорной информации (Силькис 2013; 2023а). Мы полагаем, что, благодаря связям с ринальными областями коры, гиппокампальной формацией и ядром реуниенс (рис. 1), клауструм может влиять на иерархическое объединение и запоминание сенсорной и пространственной информации и формирование отображения эпизодов в активности нейронов всех полей гиппокампа. Механизм формирования таких эпизодов предложен нами ранее (Силькис 2011).

Дофамин может непосредственно влиять на обработку информации в клауструме, поскольку в эту структуру проецируются дофаминергические клетки из ЧВк и ВПП (Aransay et al. 2015; Wong et al. 2021; Zingg et al. 2018). Аксонные терминалы дофаминергических клеток, оканчивающиеся на нейронных телах (Pirone et al. 2018), обнаружены в клауструме разных млекопитающих, включая человека (Ciliax et al. 1995). Принято считать, что афференты из ЧВк нацелены на подкорковые структуры, которые участвуют в двигательных функциях и обучении, тогда как ВПП является частью мезокортико-лимбической системы, вовлеченной в высшие когнитивные функции (Klein et al. 2019; Luo, Huang 2016). Поскольку ВПП получает иннервацию от нейронов клауструма (Colussi-Mas et al. 2007), следует ожидать, что уменьшение его объема приведет к ослаблению возбуждения нейронов ВПП и последующему снижению выделения дофамина в коре, ПЯ, а также в самом клауструме (рис. 1).

В клауструме большое число дофаминовых D1-рецепторов, хотя их численность намного ниже, чем в соседнем стриатуме. Такие оценки получены, в частности, для обезьян (Camps et al. 1990). Исследования экспрессии дофаминовых D2-рецепторов в клауструме крыс дали неоднозначные результаты. По одним данным, экспрессия этих рецепторов в клауструме высока (Meador-Woodruff et al. 1991; Mijster et al. 1999), но по другим данным она умеренная или низкая (Borrito-Escuela, Fuxe 2020; Terem et al. 2020). В клауструме имеются гетеромеры, состоящие из D1- и D2-рецепторов (Hasbi et al. 2020). Согласно унифицированным правилам модуляции (Силькис 2002а), воздействие на D1-рецепторы на нейронах клауструма (как и на нейронах коры и гиппокампа) должно способствовать индукции ДП на возбуждающих входах к этим нейронам, поскольку приводит к активации цАМФ-зависимой протеинкиназы А и увеличению фосфорилирования АМПА- и НМДА-рецепторов. В нейронах клауструма, на которых имеются D1-рецепторы, содержится и кальций-кальмодулин-зависимая протеинкиназа II (CaMKII) (Chen et al. 2023b), активация которой также должна увеличить фосфорилирование АМПА- и НМДА-рецепторов. Поскольку нейроны клауструма, на которых располагаются D1-рецепторы, проецируются во фронтальную кору (Terem et al. 2020), индукция ДП на возбуждающих входах к этим нейронам должна приводить к повышению их активности и, следовательно, к увеличению эффективности возбуждения их клеток-мишеней в коре

и стриатуме. В свою очередь, это должно улучшить контрастность отображений стимулов в активности нейронов коры. Кроме того, в стриатуме, клауструме, а также коре головного мозга имеются гетеромеры, состоящие из Д1- и Д2-рецепторов (Hasbi et al. 2020). Активация такого гетеромера запускает высвобождение кальция и активацию СаМКП, что должно способствовать индукции ДП.

Роль изменения активности клауструма, вызванного дефицитом дофамина, в симптоматике болезни Паркинсона (возможный механизм)

Показано, что при БП уровень дофамина снижен не только в стриатуме, но существенно (на 93%) снижен в клауструме (Sitte et al. 2017; Zhu et al. 2020). Предположительно это связано с дегенерацией нейронов в ЧВк, которые проецируются как в дорзальный стриатум, так и в клауструм. Вызванные дефицитом дофамина изменения активности клауструма могут вносить вклад в проявления БП. Ранее нами был проведен анализ вызванных дефицитом дофамина нарушений функционирования БГ и нейронных цепей К-БГ-Т-К в проявлениях БП и БА (Силькис, Маркевич 2017). С учетом аналогичности механизмов функционирования цепей К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К можно полагать, что характерное для БП снижение выделения дофамина не только в дорзальной части стриатума, но и в разных частях клауструма приведет к такой реорганизации активности в указанных параллельных цепях, которая вызовет ухудшение двигательной активности и обработки информации. Кроме того, вызванное дефицитом дофамина уменьшение воздействия на Д1 рецепторы на проекционных нейронах клауструма должно дополнительно снизить эффективность возбуждения этих нейронов и их клеток-мишеней в коре и стриатуме, что также должно ухудшить двигательную активность и обработку информации.

Роль изменений активности клауструма, вызванных дефицитом ацетилхолина, в симптоматике болезни Альцгеймера (возможный механизм)

Самая ранняя теория патогенеза БА — холинергическая гипотеза, поскольку при этом заболевании ускоряется холинергическая атрофия (Chen et al. 2022). Клауструм участвует в этих процессах, так как через него проходит латеральный холинергический путь из ядра Мей-

нерта в разные отделы коры (Selden et al. 1998). Показано, что при БА в частях клауструма, связанных в основном с неокортексом, патологические изменения выражены значительно меньше, чем в пирамидной части клауструма, связанной с ЭК (Morys et al. 1996). Холинергические нейроны ядра Мейнерта высвобождают как АХ, так и ГАМК, которые оказывают разнонаправленное воздействие на активность нейронов клауструма, иннервирующих корковые и подкорковые структуры (Nair et al. 2023). Под действием АХ активность нейронов клауструма, проецирующихся в кору, ингибировалась, тогда как нейроны клауструма, проецирующиеся в подкорковые структуры (включая таламус), возбуждались. Это возбуждение было моносинаптическим и опосредовалось через никотиновые рецепторы (Nair et al. 2023). Вход, вызывающий торможение проекционных нейронов клауструма, также был моносинаптическим и был вызван высвобождением ГАМК одновременно с АХ. Тормозное влияние на нейроны клауструма, проецирующиеся в кору, повышает их способность отличать сильные возбуждающие постсинаптические потенциалы от слабых и от шума. По-видимому, холинергический вход способствует переключению обработки информации между нейронами клауструма, проецируемыми в кору и в подкорковые структуры. Вследствие этого по-разному изменяется активность в нейронных цепях.

Примечательно, что специфичный для приаматов белок 82-кДа ChAT экспрессируется в холинергических нейронах не только в ядре Мейнерта и медиальной перегородке, но и в нейронах клауструма (Gill et al. 2007), что указывает на наличие в этой структуре холинергических клеток. Показано, что во всех указанных структурах доля холинергических нейронов уменьшается с возрастом и при БА (Gill et al. 2007; Fujishiro et al. 2006).

В клауструме человека, как и в его коре и других структурах, имеются мускариновые М1-рецепторы (Cortés et al. 1986). Активация этих рецепторов могла бы способствовать индукции ДП (табл. 1), однако при БА иммунореактивность рецепторов М1 снижена, что связано с изменением его формы (Flynn et al. 1995). Однако при БА в клауструме и коре увеличена связываемость мускариновых рецепторов типа М4 (Piggott et al. 2003). Из правил модуляции (Силькис 2002а) следует, что активация связанных с Gi/o-белками М4-рецепторов должна способствовать индукции ДД (табл. 1). Поэтому увеличение связываемости указанных рецепторов должно привести к снижению активности

нейронов клауструма и коры. Также должна уменьшиться эффективность возбуждения их клеток-мишеней в стриатуме. В результате ухудшится обработка информации в цепях К-БГ-Кл-К и К-БГ-Т-К. Поскольку нейроны клауструма иннервируют ядро Мейнерта (Vakalopoulos 2013), можно ожидать, что ослабление возбудительного воздействия на это ядро со стороны клауструма дополнительно снизит выделение АХ в разных структурах и усилит негативные проявления БА.

При БА наблюдают дефицит рецептора GluN3A, который рассматривают как ранний биомаркер БА и амилоид-независимую терапевтическую цель (Yu et al. 2023; Zhong et al. 2022). Экспрессия рецепторов GluN3A контролирует возбудимость в нейронных сетях, связанных с новой корой (Bossi et al. 2022). Эти сети включают и клауструм (рис. 1). Появляется все больше доказательств того, что амилоиды Аβ не являются единственным фактором в этиологии БА (Pimplikar et al. 2010). Предложена амилоид-независимая интерпретация таких патогенных особенностей БА, как синаптическая пластичность, регуляция клеточного цикла и выживаемость нейронов (Sorrentino et al. 2014). Базируясь на своих данных, авторы работ (Seo et al. 2016; Yoon et al. 2019) предположили, что при БА в отсутствие амилоидных бляшек нарушения памяти связаны с изменением мультимодальной интегративной обработки информации. Клауструм может играть существенную роль в этом процессе.

Влияние серотонина на активность клауструма (возможный механизм)

В настоящее время в качестве одной из возможных терапевтических стратегий замедления прогрессирования БА рассматривается повышение концентрации серотонина (Claeysen et al. 2015). Существующие экспериментальные данные указывают на пользу воздействия на рецепторы серотонина для улучшения когнитивных функций при БА. Например, воздействие на 5-HT_{2A}-рецепторы с помощью пимавансерина, который антагонистически влияет на сигнальный каскад, связанный с Gq/11-белками, ослабляет отложение белка Аβ (Gründer, Cumming 2021). Серотонин может влиять на функционирование нейронных цепей К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К, в частности благодаря тому, что он воздействует на рецепторы, расположенные на шипиковых клетках стриатума и на нейронах клауструма.

Анализ возможных механизмов взаимовлияния серотонина, дофамина и АХ на активность

нейронов дорзальной части стриатума проведен нами ранее (Силькис 2014а). Были использованы известные из литературы данные о том, что рецепторы типов 5-HT_{1B}, Д1 и М4 располагаются преимущественно на стрионигральных шипиковых клетках, а рецепторы типов 5-HT_{2A}, Д2 и М1 — на стриопаллидарных (табл. 2). На холинергических интернейронах стриатума располагаются 5-HT_{1A}-, 5-HT_{2C}- и Д2-рецепторы (табл. 2). Модуляция активности холинергических интернейронов существенна, так как выделяемый ими АХ влияет на активность шипиковых клеток через мускариновые рецепторы. Был сделан вывод, что для ослабления тормозного воздействия со стороны БГ на их клетки-мишени, в частности на нейроны таламуса, могут быть полезны антагонисты 5-HT_{1B}- и 5-HT_{2A}-рецепторов (Силькис 2014а). Это должно способствовать усилению двигательной активности при БП, а также ослаблению катаlepsии, вызванной типичными антипсихотическими препаратами, например антагонистами Д2-рецепторов (Силькис 2014а). Антагонисты указанных серотониновых рецепторов должны также уменьшить ингибирующее действие на клауструм со стороны выходных ядер БГ.

Серотонин выделяется в клауструме из аксонных терминалей нейронов, расположенных в дорзальной и ростральной частях ДЯШ (Muzerelle et al. 2016; Zingg et al. 2018). Эти терминали иннервируют как проекционные клетки, так и тормозные интернейроны (Baizer 2001; Wójcik et al. 2006). Поскольку проекций из клауструма в ДЯШ мало (Ogawa et al. 2014), он не может оказывать существенного влияния на серотонинергическую систему. На нейронах клауструма имеются три типа рецепторов серотонина (табл. 2). На пирамидоподобных проекционных глутаматергических нейронах располагаются 5-HT_{1A}-рецепторы (Palchaudhuri, Flügge 2005; Wong et al. 2024), а также связанные с Gq/11-белками 5-HT_{2A}-рецепторы (Rioux et al. 1999) и 5-HT_{2C}-рецепторы (Anderson et al. 2024). Рецепторы типа 5-HT₃, которые являются ионными каналами, в основном располагаются на тормозных интернейронах (Koyama et al. 2017).

В согласии с унифицированными правилами модуляции (Силькис 2002а) показано, что активация связанных 5-HT_{1A}-рецепторов способствует индукции ДД на возбудительных входах к проекционным нейронам клауструма и приводит к снижению их активности (Wong et al. 2024). Из правил модуляции следует также, что активация 5-HT_{2A}- и 5-HT_{2C}-рецепторов должна способствовать индукции ДП и приводить

Табл. 2. Расположение рецепторов разных типов на нейронах клауструма и стриатума

Тип рецептора	Проекционные нейроны клауструма	Тормозные интернейроны клауструма	Стрионигральные клетки	Стриопаллидарные клетки	Холинергические интернейроны стриатума
Δ1	+		+		+
Δ2		?		+	+
M1	?			+	
M2/M4	+		+		+
никотин		+			
A1	+		+		+
A2A				+	+
5-HT1A	+				+
5-HT1B			+		
5-HT2A/C	+			+	+
5-HT3		+			

Примечание: + — наличие рецептора. Ссылки на исследования, продемонстрировавшие наличие указанных рецепторов, приведены в тексте. ? — указывает на неопределенное или спорное присутствие.

Table 2. Location of different receptor types on neurons of the claustrum and striatum

Receptor type	Claustrum projection neurons	Claustrum inhibitory interneurons	Striatonigral cells	Striatopallidal cells	Striatal cholinergic interneurons
D1	+		+		+
D2		?		+	+
M1	?			+	
M2/M4	+		+		+
nicotine		+			
A1	+		+		+
A2A				+	+
5-HT1A	+				+
5-HT1B			+		
5-HT2A/C	+			+	+
5-HT3		+			

Note: + — indicates presence of the receptor. References to studies demonstrating the presence of these receptors are provided in the text. ? — indicates uncertain or disputed presence.

к увеличению активности постсинаптических нейронов. То, что активность нейронов клауструма увеличивается под влиянием психоделических препаратов — агонистов 5-HT2A- и 5-HT2C-рецепторов — показано в работе (Martin, Nichols 2016). Следует отметить, что, хотя воздействие психоделиков (к которым относят и ЛСД) на увеличение активности нейронов клауструма связывают с активацией 5-HT2-рецепторов (López-Giménez, González-Maeso 2018), однако эндогенный серотонин и некоторые другие агонисты 5-HT2A-рецепторов к таким эффектам не приводят. Очевидно, что

результатирующее действие эндогенного серотонина на клауструм зависит и от одновременной активации рецепторов разных типов на основных глутаматергических клетках и тормозных интернейронах. Проведенный нами ранее анализ такого комбинированного воздействия (Силькис 2002b) позволяет полагать, что ингибирующее действие эндогенного серотонина на клауструм, наблюдавшееся в работах (Norimoto et al. 2020; Wong et al. 2024), связано с превалированием депрессирующего действия серотонина через 5-HT1A-рецепторы над его потенцирующим действием через 5-HT2A-рецепторы. Воздействие

серотонина на 5-HT₃-рецепторы на тормозных интернейронах клауструма, способствуя повышению их активности, может усилить их ингибирующее действие на проекционные нейроны.

Возможные механизмы появления бреда и галлюцинаций

Бред и галлюцинации — отличительные симптомы широкого спектра различных психиатрических и неврологических расстройств. Ранее был предложен унифицированный механизм участия цепей К-БГ-Т-К в возникновении зрительных и слухо-вербальных галлюцинаций. Из него следует, что их появление может быть вызвано повышением активности нейронов таламуса по внутренним цепям в отсутствие внешних стимулов и последующим усилением возбуждения их клеток-мишеней в сенсорных областях коры (Силькис 2005; 2024). Этому может способствовать повышение уровня дофамина в стриатуме, поскольку оно приводит к снижению ингибирования нейронов таламуса со стороны БГ. То, что галлюцинации связаны с активацией областей мозга, участвующих в нормальной сенсорной обработке, показано с помощью нейровизуализации (Weiss et al. 2006). В появлении галлюцинаций участвуют и высшие корковые, а также подкорковые структуры (Allen et al. 2008). В пользу предложенного механизма появления галлюцинаций свидетельствуют данные об участии амфетамина и повышении концентрации дофамина в стриатуме (Cassidy et al. 2018).

С появлением галлюцинаций связывают также изменения функционирования клауструма (Mantas et al. 2024). Доказательства в пользу гипотезы о том, что клауструм является потенциальным общим центром бредовых состояний, представлены в работе (Patru, Reser 2015). На необходимость более тщательного изучения роли клауструма в связи с шизофренией указано и в другой работе (Casella et al. 2011). То, что при слухо-вербальных галлюцинациях активируются не только медиальное коленчатое тело (проекционное таламическое ядро слуховой системы), подушка таламуса, скорлупа стриатума и разные области коры, но также клауструм (van Lutterveld et al. 2013), свидетельствует в пользу участия в появлении галлюцинаций цепей К-БГ-Кл-К. Показано, что при голосовых или музыкальных галлюцинациях, а также зрительных галлюцинациях при БП повреждены участки левой части клауструма (Kalaitzakis et al. 2009; Robles Bayón et al. 2017). С уменьшением объема левой части клауструма связывают так-

же тяжесть бреда при шизофрении и БА (Casella et al. 2011; Rodríguez-Vidal et al. 2024; Rootes-Murdy et al. 2022). Не исключено, что при повреждении части клауструма сохранившиеся нейроны этой структуры участвуют в функционировании цепей К-БГ-Кл-К, которые включают эти нейроны. В таком случае в появлении бреда и галлюцинаций могут участвовать только определенные цепи К-БГ-Кл-К, в результате чего модальность и содержание галлюцинаций или бреда должны быть индивидуальными. На необходимость учитывать индивидуальные различия при исследовании галлюцинаций указывается в исследованиях (Reeder 2017).

С учетом предполагаемого нами сходства механизмов функционирования цепей К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К, а также с учетом данных об участии клауструма в появлении бредовых состояний можно полагать, что клауструм вносит вклад в появление галлюцинаций в результате повышения его активности в отсутствие внешних сенсорных стимулов. Одним из механизмов такого повышения может быть снижение ингибирования клауструма со стороны БГ вследствие повышения концентрации дофамина в стриатуме. Как указано выше, дофамин влияет на активность нейронов клауструма непосредственно. То, что появление бредовых идей может быть следствием дофаминергического воздействия на клауструм, показывают ряд авторов (Terem et al. 2020). Исследователи полагают, что появление бреда при биполярном расстройстве, деменции и депрессии вызвано воздействием на D₂-рецепторы на нейронах клауструма (Sitte et al. 2017). Из правил модуляции следует, что дофамин может привести к необходимому для возникновения галлюцинаций увеличению активности проецирующихся в кору нейронов клауструма, если активируются D₁-рецепторы на этих нейронах и/или D₂-рецепторы на тормозных интернейронах. В таком случае активация D₂-рецепторов приведет к индукции ДД на интернейронах и к ослаблению торможения (растормаживания) основных клеток.

При повышенной концентрации дофамина должны активироваться D₂-рецепторы на нейронах разных структур рассматриваемых цепей. Показано, что вследствие активации D₂-рецепторов снижается активность ГАМКергических клеток ретикулярной части черного вещества (ЧВр) — выходной структуры БГ (Martin, Waszczak 1996). Поскольку они проецируются в клауструм и таламус, это снижение может способствовать растормаживанию нейронов клауструма и таламуса непосредственно за счет снижения активности клеток ЧВр (рис. 2).

Как указано выше, к увеличению активности нейронов таламуса, клауструма и коры могут приводить как ослабление их ингибирования со стороны БГ, так и воздействие на рецепторы, расположенные непосредственно на нейронах таламуса, клауструма и коры. Для ослабления галлюцинаций часто используют антипсихотик галоперидол — антагонист D2-рецепторов. Ряд авторов (Kaag et al. 2020) предположили, что современные препараты для лечения шизофрении потенциально ухудшают функцию дофамина в коре. С точки зрения предлагаемого нами механизма, системно вводимые антипсихотики, антагонистически действующие на D2-рецепторы на стриопаллидарных клетках, ухудшают двигательную активность в основном потому, что нарушают функционирование непрямого пути через БГ и усиливают ингибирование таламических ядер и клауструма не только в сенсорных цепях (ухудшая условия для возникновения галлюцинаций), но и в моторных цепях. Что касается действия дофамина на нейроны коры, то антагонисты D2-рецепторов, препятствуя индукции ДД на пирамидных нейронах, наоборот, должны способствовать увеличению их активности и даже облегчать появление галлюцинаций. Однако, судя по результирующему эффекту, действие антагонистов D2-рецепторов через БГ является преобладающим.

Следует иметь в виду, что на нейронах одного типа могут располагаться рецепторы разных типов. Например, на пирамидных нейронах коры ко-локализованы D1- и D2-рецепторы (Lisman, Otmakhova 2001), а также 5-HT1A- и 5-HT2A-рецепторы (Martín-Ruiz et al. 2001). Воздействие нейромодулятора на каждый из типов указанных рецепторов на одном из нейронов должно приводить к разнонаправленным внутриклеточным процессам, а результирующий эффект зависит от концентрации нейромодулятора, поскольку у рецепторов обычно разное сродство. Поскольку галлюциногены обычно действуют только на один тип рецепторов, возникает сдвиг баланса, по сравнению с воздействием эндогенного нейромодулятора (Martín-Ruiz et al. 2001).

Некоторые эффекты галлюциногенов (к которым относят, в частности, ЛСД), связывают с активацией 5-HT2A-рецепторов не только в коре, но и в клауструме (Doss et al. 2022). Показано, что серотонин и серотонинергические галлюциногены, активируя 5-HT2A-рецепторы, вызывают увеличение частоты спонтанных возбуждающих постсинаптических токов в области апикальных дендритов пирамидных клеток V слоя ПФК (Marek 2018; Martín-Ruiz et al. 2001).

Эти данные согласуются с правилами модуляции, из которых следует, что активация связанных с Gq/11-белками 5-HT2A-рецепторов должна способствовать индукции ДП (табл. 1) и увеличению активности нейронов. Отмечено, что в опосредовании эффектов серотонинергических галлюциногенов участвуют связи между ПФК, стриатумом, таламусом, клауструмом и гиппокампальной формацией (Doss et al. 2022; Marek 2018), т. е. меняется активность всех звеньев рассматриваемых нами цепей. Примечательно, что под действием психоделических веществ связи клауструма с одними областями коры усиливаются, а с другими — становятся слабее (Barrett et al. 2020), что должно приводить к дисбалансу в функционировании сети по сравнению с нормой.

Причины появления побочных эффектов при лечении неврологических заболеваний. Предлагаемые подходы к поиску методов их устранения

Из механизма функционирования нейронных цепей К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К следует, что для улучшения двигательной активности, сенсорного восприятия и памяти при лечении БП и БА необходимо повысить активность нейронов таламуса и клауструма, поскольку это приведет к увеличению возбуждения нейронов коры, гиппокампа и стриатума. Однако для подавления галлюцинаций и бреда необходимо, наоборот, снизить активность нейронов таламуса и клауструма. С учетом этих требований можно полагать, что в основе появления побочных эффектов при лечении неврологических заболеваний лежит необходимость разнонаправленно изменять активность нейронов таламуса, клауструма и новой коры. Так, побочным эффектом препаратов, используемых для лечения БП и БА, могут быть галлюцинации и бред, тогда как побочным эффектом препаратов, используемых для устранения галлюцинаций и бреда при лечении шизофрении, может являться ухудшение двигательной активности и сенсорного восприятия. Эти побочные эффекты хорошо известны (Jackson et al. 2004; Kato et al. 2024; Perry, Perry 1995). Системное использование различных веществ может приводить к побочным эффектам еще и потому, что они влияют на активность нейронов коры не только за счет изменения тормозного влияния со стороны БГ на проецирующиеся в кору нейроны таламуса и клауструма, но и за счет непосредственного воздействия на активность нейронов во всех указанных структурах через

расположенные на них рецепторы разных типов (табл. 2).

Из унифицированных правил модуляции (Силькис 2002а) следует, что увеличению эффективности возбуждения проекционных нейронов таламуса, клауструма и коры могут способствовать лекарственные вещества, являющиеся агонистами рецепторов, связанных с Gs- и Gq/11-белками, активация которых приведет к индукции ДП на возбудительных входах к постсинаптическим нейронам. К такому же результату могут привести антагонисты рецепторов, связанных с Gi/0-белками, за счет снижения возможности индукции ДД. И наоборот, для снижения активности нейронов таламуса, клауструма и коры можно использовать агонисты рецепторов, связанных с Gi/0-белками, и/или антагонисты рецепторов, связанных с Gs- и Gq/11-белками. Из этого следует, что при разработке лекарственных веществ для снижения вероятности появления побочных эффектов желательнее использовать избирательные агонисты или антагонисты только определенных типов рецепторов, а также выполнять ряд условий. Во-первых, предпочтительно воздействовать на рецепторы тех типов, плотность которых в коре невелика, так что на активность нейронов коры смогут влиять в основном вещества, модулирующие активность шипиковых клеток стриатума и определяющие степень ингибирования проецирующихся в кору нейронов таламуса и клауструма со стороны БГ. Во-вторых, не следует воздействовать на рецепторы, расположенные на нейронах клауструма и таламуса, если эффект от этого будет противоположным тому, который выходные ядра БГ оказывают на эти структуры.

Проведенный в настоящей работе анализ механизмов функционирования нейронных цепей К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К может быть полезным для такого поиска. С учетом расположения рецепторов разных типов на шипиковых клетках стриатума нами было дано обоснование пользы агонистов дофаминовых D1, D2, а также антагонистов мускариновых M1, M2 и аденозиновых A1-, A2A-рецепторов для улучшения двигательной активности при БП (Silkis 2001). Из этого механизма следует, что активация мускариновых рецепторов должна приводить к ингибированию таламических нейронов со стороны БГ и ухудшать двигательную активность. Поскольку БА характеризуется снижением уровня АХ, сделано предположение, что для ее лечения могла бы быть полезной искусственная активация M1-рецепторов, т. к. она способствовала бы увеличению активности нейронов

коры за счет индукции ДП (Mandai et al. 2019). Но, как отмечено выше, такой способ лечения нежелателен, поскольку он может ухудшить двигательную активность. Это заключение согласуется с результатами работы (Mandai et al. 2019), в которой показано, что, хотя агонист M1-рецепторов ксаномелин улучшал когнитивные функции, а также оказывал антипсихотическое действие у пациентов с БА и шизофренией, но приводил к ослаблению двигательной активности, и его клиническая разработка была прекращена.

Также была обоснована нежелательность использования для лечения БП антагонистов аденозиновых A1-рецепторов, в отличие от антагонистов A2A-рецепторов (Силькис 2014b). Этот вывод основывался на том, что при системном введении антагонисты A2A-рецепторов могут влиять в основном на функционирование стриатума, где эти рецепторы преимущественно располагаются, тогда как A1-рецепторы широко распространены в мозге, в частности на пирамидных нейронах коры (Ochiishi et al. 1999). Поэтому системное введение антагонистов A1-рецепторов может привести к чрезмерной активности нейронов коры и побочным эффектам (Силькис 2014b). Кроме того, была отмечена важная роль холинергических интернейронов стриатума в функционировании цепей К-БГ-Т-К. Для ослабления тормозных влияний на нейроны таламуса и клауструма со стороны БГ активность холинергических интернейронов стриатума должна быть подавлена, поскольку это снизит воздействие на мускариновые рецепторы на шипиковых клетках. Выполнению этого условия могут способствовать антагонисты только A2A-, но не A1-рецепторов. Инактивация последних может способствовать увеличению активности холинергических клеток, так как будет препятствовать индукции на них ДД (табл. 2).

В клауструме и гиппокампе плотность A1-рецепторов также высока (Deckert et al. 1988). Из предлагаемого механизма следует, что использование агонистов, связанных с Gi/o-белками A1-рецепторов, способствующих индукции ДД и поэтому препятствующих увеличению активности нейронов клауструма, коры и гиппокампа, а также связей между этими структурами, может привести к ослаблению галлюцинаций. Действительно, показано, что агонисты большинства связанных с Gi/o-белками рецепторов, включая A1-рецепторы, подавляют галлюцинации, вызванные активацией 5-НТ2A-рецепторов (Marek 2018). Но, как указано нами выше, они могут ухудшать двигательную активность.

По ряду других изложенных нами ранее причин (Силькис 2018) агонисты A1-рецепторов нежелательно использовать и для лечения БА.

В согласии со сделанным нами ранее (Силькис 2014b; Silkis 2001) выводом показано, что использование антагонистов A2A-рецепторов для лечения БП позволяет улучшить двигательную активность и снизить дозу дофаминергических препаратов (Rose et al. 2006). Этот эффект связан в основном с воздействием на A2A-рецепторы в стриатуме (Силькис 2014b). На то, что для лечения БП желательно использовать избирательный антагонист A2A-рецепторов, указывают данные о том, что кофеин, который является неизбирательным антагонистом A1- и A2A-рецепторов, может приводить к появлению галлюцинаций (Bhardwaj et al. 2024). Системное использование антагонистов A2A-рецепторов для лечения БП улучшает и когнитивные функции (Uchida et al. 2014). Этот факт связан, по-видимому, с улучшением циркуляции активности не только в двигательных, но и в сенсорных и лимбических параллельных цепях К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К.

С чрезмерной активацией A2A-рецепторов связывают когнитивные нарушения при БА (Ji et al. 2023). У пациентов с БА наблюдали значительно более высокую плотность этих рецепторов в лобной доле, гиппокампе и ЭК, чем в контрольной группе (Merighi et al. 2021). Воздействие на эти рецепторы оказывает существенное влияние на функционирование гиппокампа, хотя в норме в гиппокампе экспрессия A2A-рецепторов невелика (Rombo et al. 2015). На генномодифицированных мышах типа APP/PS1, у которых развивался амилоидогенез, подобный БА, показано, что искусственная ранняя активация A2A-рецепторов в гиппокампе усугубляет нарушения памяти. Этот эффект был связан не со значительными изменениями в развитии амилоидного процесса, а с повышением уровня фосфорилирования тау-белка в бляшках (Gomez-Murcia et al. 2024). Кроме того, чрезмерная активация A2A-рецепторов способствовала усилению нейровоспалительного процесса, негативно влияющего на память (Gomez-Murcia et al. 2024). Появляется всё больше данных, свидетельствующих о том, что блокада A2A-рецепторов оказывает нейропротекторное действие при БА. Так, у генномодифицированных мышей блокада A2A-рецепторов с помощью SCH58261 не только улучшала когнитивные процессы, но и снижала экспрессию нескольких биомаркеров БА, включая амилоид A β и гиперфосфорилирование тау-белков (Sun et al. 2024). Известно, что ранним проявлением когнитивных

нарушений при БА является нарушение пространственной навигации (Ji et al. 2023). На модели БА у мышей показано, что трехнедельное использование избирательного антагониста A2A-рецепторов восстановило гиппокамп-зависимую референтную память, а также улучшило синаптическую пластичность в гиппокампе (Silva et al. 2018). На роль A2A-рецепторов как возможной мишени для поиска новых лекарственных методов лечения БА, способных изменить прогрессирование деменции, указано рядом авторов (Gessi et al. 2021).

Нами был предложен также возможный механизм взаимовлияния АХ, дофамина и ГАМК на изменение функционирования нейронных цепей К-БГ-Т-К при БА и БП (Силькис, Маркевич 2017). Из этого механизма следует, что аномально сильное снижение концентраций дофамина и АХ в коре и гиппокампе, как и изменения плотности и связываемости рецепторов, чувствительных к АХ и дофамину, могут приводить к нарушениям функционирования указанных цепей и лежать в основе различных когнитивных и двигательных нарушений, характерных для БА и БП (Силькис, Маркевич 2017). Кроме того, был проведен анализ возможных механизмов взаимовлияния серотонина и дофамина на функционирование цепей К-БГ-Т-К и двигательную активность (Силькис 2014a). Были использованы известные данные о том, что на стрионигральных шипиковых клетках, кроме D1-, M4- и A1-рецепторов, располагаются преимущественно серотониновые 5-HT1B-рецепторы, а на стриопаллидарных клетках, кроме D2-, M1- и A2A-рецепторов, располагаются преимущественно 5-HT2A-рецепторы (табл. 2). С учетом типов G-белков, с которыми связаны указанные рецепторы (табл. 1), нами сделано предположение, что антагонисты 5-HT1B- и 5-HT2A-рецепторов могут синергично способствовать ослаблению ингибирования таламических клеток со стороны БГ и последующему усилению двигательной активности (Силькис 2014a). При этом должно уменьшиться и ингибирование нейронов клауструма со стороны БГ, что приведет к сходному эффекту. Агонист 5-HT1B-рецепторов, наоборот, должен подавлять двигательную активность. Именно такой эффект показан экспериментально (Jackson et al. 2004). На модели БП у крыс показано, что агонист 5-HT1B-рецепторов SR94253 уменьшает дискинезию (непроизвольные движения), вызванную агонистом D1-рецепторов (Jaunarajs et al. 2009). Судя по правилам модуляции, эти два вещества должны разнонаправленно влиять на функционирование стрионигральных клеток,

дающих начало прямому пути через БГ (рис. 2). На модели БП на крысах показано также, что к ослаблению дискинезии приводят и агонисты 5-HT_{1A}-рецепторов (Iderberg et al. 2015), и совместное использование агонистов 5-HT_{1B}- и 5-HT_{1A}-рецепторов (Thomsen et al. 2022). С точки зрения предлагаемого механизма можно предположить, что эффект от воздействия на 5-HT_{1A}-рецепторы был вызван снижением активности проецирующихся в кору нейронов клауструма вследствие индукции на них ДД (табл. 1, 2). Поскольку лечение БП с помощью леводопы часто приводит к дискинезии, агонисты 5-HT_{1B}- и 5-HT_{1A}-рецепторов в некоторых случаях могут быть полезны в качестве дополнительного воздействия для ослабления дискинезии. Это следствие предлагаемого механизма согласуется со сделанным в одной из работ (Pinna et al. 2023) выводом о важности комбинации агонистов 5-HT_{1A}/1B-рецепторов и антагонистов A_{2A}-рецепторов для ослабления дискинезии, вызванной хроническим приемом леводопы. На пользу воздействия на рецепторы серотонина для ослабления дискинезии, которую наблюдают примерно у 80% пациентов с БП на поздних стадиях лечения леводопой, указано рядом авторов (Kwon et al. 2022).

Необходимо учитывать тот факт, что 5-HT_{2A}-рецепторы располагаются не только на стриопаллидарных клетках, но также на пирамидных нейронах слоя V разных областей коры и, возможно, на интернейронах. Если при лечении шизофрении использовать избирательные антагонисты 5-HT_{2A}-рецепторов, чтобы снизить активность коры, нарушение двигательной активности может быть слабо выраженным, поскольку при этом будет снижаться ингибирование таламуса и клауструма со стороны БГ. Это следствие предлагаемого механизма согласуется с данными о снижении побочных эффектов при лечении шизофрении с помощью антипсихотика третьего поколения арипипразола с уникальным механизмом действия, включающим частичный агонизм к Д₂- и 5-HT_{1A}-рецепторам и антагонизм к 5-HT_{2A}-рецепторам (Preda, Shapiro 2020; Swainston et al. 2004). Арипипразол может действовать как полный антагонист, умеренный антагонист или частичный агонист Д₂-рецепторов в зависимости от уровня эндогенного дофамина и передачи в дофаминергических путях. При использовании арипипразола наблюдают низкую частоту двигательных побочных эффектов; тремор и акатизия (чувство внутреннего двигательного беспокойства) встречаются с частотой 10–11% или реже (Preda, Shapiro 2020). Полагают, что вещество SEP-363856,

которое не действует на Д₂-рецепторы, но является агонистом 5-HT_{1A}-рецепторов, также может представлять собой новый класс психотропных средств для лечения шизофрении (Koblan et al. 2020). Вторая фаза клинических исследований SEP-363856 показала, что это вещество является эффективным и хорошо переносимым антипсихотиком; причем наблюдали уменьшение как позитивных, так и негативных симптомов шизофрении, а двигательных побочных эффектов (акатизии) не наблюдали (Spoelstra et al. 2021). Другой атипичный антипсихотик сертиндол при использовании в клинически эффективных дозах значительно реже вызывал такие двигательные расстройства, как акатизия, ригидность, гипертонус и тремор, чем типичные антипсихотические препараты (Lewis et al. 2005). Однако он чаще вызывал сердечные аномалии, увеличение веса, ринит и проблемы с сексуальной функцией, чем галоперидол (Lewis et al. 2005). По-видимому, этот факт связан с тем обстоятельством, что сертиндол является избирательным ингибитором дофаминергических нейронов ВПП. Поэтому при его использовании уровень дофамина в дорзальном стриатуме не уменьшается, так как поступает туда не из ВПП, а из компактной части черного вещества, так что нормальное функционирование моторной цепи К-БГ-Т-К сохраняется. Ряд авторов (Wang et al. 2024) по результатам исследования 16 457 человек провели анализ результатов лечения острых форм шизофрении с помощью антипсихотиков второго поколения оланзапина и рисперидона (являющихся антагонистами Д₂- и 5-HT_{2A}-рецепторов), а также арипипразола. Эти антипсихотики уменьшали положительные симптомы у пациентов с шизофренией, включая галлюцинации и бред, причем побочные эффекты были менее выражены при инъекциях этих препаратов (Wang et al. 2024). Бред также является распространенным симптомом у пациентов с БА. Хотя некоторые атипичные антипсихотики позволяют контролировать галлюцинации, бред и поведенческие проблемы с минимальным неблагоприятным воздействием на двигательную функцию и когнитивные способности, однако их безопасность для пожилых пациентов в последнее время ставится под сомнение (Williams-Gray et al. 2006).

Из предлагаемого механизма следует, что вероятность появления галлюцинаций должна быть меньше, если использовать антагонисты 5-HT_{2A}-рецепторов и при лечении БП, так как это приведет к ухудшению условий для индукции ДП в сенсорных областях коры и снижению

их активности. С этим следствием согласуются данные о том, что антагонист 5-HT_{2A}/C-рецепторов пимавансерин позволяет ослабить галлюцинации и бред при наличии психотических состояний у пациентов с БП без значительного ухудшения двигательных характеристик (Bozyski et al. 2017; Lyons et al. 2019; Müller 2024; Panchal, Ondo 2018).

Заключение

В работе проведен анализ особенностей функционирования нейронных цепей К-БГ-Т-К и К-БГ-Кл-К в условиях измененного по отношению к норме состава нейромодуляторов, приводящего к различным неврологическим заболеваниям. Этот комплексный анализ механизмов влияния нейромодуляторов на функционирование нейронной сети, включающей топографически связанные нейроны из разных структур, может быть полезен при разработке сравнительно безопасных и эффективных лекарственных препаратов. Из этого анализа следует, что при разработке препаратов для лечения БП, БА и шизофрении требования к влиянию на активность нейронов коры, таламуса и клауструма, которое приведет к улучшению двигательной активности, противоположны по знаку требованиям, необходимым для ослабления галлюцинаций и бреда. Указано на то, что системно вводимый лекарственный препарат может привести к неприемлемым побочным эффектам, если при его разработке не были учтены данные о расположении рецепторов одних и тех же типов на нейронах новой коры, гиппокампа, стриатума и клауструма.

Из проведенного анализа следует, например, что при лечении БП к меньшим побочным эффектам могут привести антагонисты аденозиновых A_{2A}- и серотониновых 5-HT_{2A}-рецепторов. Это следствие согласуется с данными клинических и экспериментальных исследований. Так, использование для лечения БП антагониста A_{2A}-рецепторов истрадефиллина в сочетании с низкими дозами леводопы снижало дискинезию, нарушение осанки и появление галлюцинаций, вызванных большими дозами леводопы (Takahashi et al. 2022a; 2022b; Torres-Yaghi et al. 2025). У мышей, на которых моделировали БА, блокада A_{2A}-рецепторов снижала когнитивные нарушения и улучшала гиппокамп-зависимую память (Sun et al. 2024). Показано, что антагонист 5-HT_{2A}/C-рецепторов пимавансерин является не только первым одобренным препаратом для лечения галлюцинаций и бреда

при психозе при БП, который также снижает риск падений у пациентов, но его прием снижает смертность на 35% по сравнению с другими атипичными антипсихотиками (Rissardo et al. 2022).

С учетом известных данных о расположении рецепторов разных типов на нейронах сети, предлагаемый механизм позволяет объяснить ослабление дискинезии, вызванной леводопой, при лечении БП, вследствие одновременного использования агонистов 5-HT_{1B}- и 5-HT_{1A}-рецепторов (Thomsen et al. 2022). Этот механизм позволяет объяснить и сделанное исследователями (Kinon et al. 2024) заключение о том, что новые антипсихотики с не дофаминергическим механизмом действия являются полезными кандидатами для дополнительной антипсихотической терапии у пациентов с шизофренией, у которых наблюдаются неадекватные реакции, резистентность к терапии или низкая толерантность к антипсихотическим препаратам, блокирующим D₂-рецепторы.

Из предлагаемого механизма следует, что только комплексное воздействие на рецепторы определенных типов может быть формой терапии, направленной на снижение побочных эффектов. Тот факт, что следствия этого механизма согласуются с известными клиническими данными, свидетельствует о возможности его использования для целенаправленного поиска новых лекарственных веществ.

Список сокращений

АХ — ацетилхолин; БА — болезнь Альцгеймера; БГ — базальные ганглии; БП — болезнь Паркинсона; ВПП — вентральное поле покрышки; ГАМК — гамма-аминомасляная кислота; ДД — длительная депрессия; ДП — длительная потенция; ДЯШ — дорзальное ядро шва; К-БГ-Кл-К — нейронная цепь «кора — базальные ганглии — клауструм — кора»; К-БГ-Т-К — нейронная цепь «кора — базальные ганглии — таламус — кора»; ОфК — орбитофронтальная кора; ПФК — префронтальная кора; ПЯ — прилежащее ядро; СТЯ — субталамическое ядро; ЧВк — компактная часть черного вещества; ЧВр — ретикулярная часть черного вещества; ЭК — энторинальная кора.

List of abbreviations

ACh — acetylcholine; AD — Alzheimer's disease; BG — basal ganglia; C-BG-Cla-C — cortico-basal ganglia-claustral-cortical neural loop; DRN — dorsal raphe nuclei; EC — entorhinal cortex; GABA —

gamma-aminobutyric acid; K-BG-T-K — cortico-basal ganglia-thalamo-cortical neural loop; LTD — long-term depression; LTP — long-term potentiation; NA — nucleus accumbens; OfC — orbitofrontal cortex; PD — Parkinson's disease; PFC — prefrontal cortex; SNc — substantia nigra pars compacta; SNr — substantia nigra pars reticular; STN — subthalamic nucleus; VTA — ventral tegmental area

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

- Силькис, И. Г. (2002a) Унифицированный постсинаптический механизм влияния различных нейромодуляторов на модификацию возбуждательных и тормозных входов к нейронам гиппокампа (Гипотеза). *Успехи физиологических наук*, т. 33, № 1, с. 40–56.
- Силькис, И. Г. (2002b) Возможный механизм влияния нейромодуляторов и модифицируемого торможения на длительную потенциацию и депрессию возбуждательных входов к основным нейронам гиппокампа. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 52, № 4, с. 392–405.
- Силькис, И. Г. (2005) Роль базальных ганглиев в возникновении зрительных галлюцинаций (гипотетический механизм). *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 55, № 5, с. 502–607.
- Силькис, И. Г. (2011) Преимущества иерархического обобщения и хранения отображений ассоциаций «объект — место» в полях гиппокампа (гипотеза). *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 61, № 1, с. 5–23.
- Силькис, И. Г. (2013) Механизмы влияния дофамина на функционирование базальных ганглиев и выбор движения (сопоставление моделей). *Нейрохимия*, т. 30, № 4, с. 305–313. <https://doi.org/10.7868/S1027813313030138>
- Силькис, И. Г. (2014a) Взаимовлияние серотонина и дофамина на функционирование дорзального стриатума и двигательную активность (гипотетический механизм). *Нейрохимия*, т. 31, № 3, с. 185–199. <https://doi.org/10.7868/S102781331403011X>
- Силькис, И. Г. (2014b) Причины предпочтительного использования антагонистов A2A-рецепторов для улучшения двигательной активности и обучения. *Нейрохимия*, т. 31, № 4, с. 287–299. <https://doi.org/10.7868/S1027813314040074>
- Силькис, И. Г. (2018) Нейрохимический подход к поиску препаратов для лечения симптомов болезни Альцгеймера. *Нейрохимия*, т. 35, № 1, с. 14–22. <https://doi.org/10.7868/S1027813318010132>
- Силькис, И. Г. (2023a) О сходстве механизмов обработки обонятельной, слуховой и зрительной информации в ЦНС (гипотеза). *Нейрохимия*, т. 40, № 1, с. 35–47. <https://doi.org/10.31857/S1027813323010193>
- Силькис, И. Г. (2023b) Возможные механизмы взаимозависимой обработки разномодальной сенсорной и пространственной информации в ЦНС. *Интегративная физиология*, т. 4, № 1, с. 18–42. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2023-4-1-18-42>
- Силькис, И. Г. (2024) Возможный механизм восприятия слухо-вербальных галлюцинаций при шизофрении и подходы к их ослаблению. *Нейрохимия*, т. 41, № 2, с. 124–139. <https://doi.org/10.31857/S1027813324020032>
- Силькис, И. Г., Маркевич, В. А. (2017) Взаимовлияние ацетилхолина, дофамина и ГАМК на функционирование кортико-стрионигральной нейронной сети при болезнях Альцгеймера и Паркинсона (гипотетический механизм). *Нейрохимия*, т. 34, № 1, с. 16–30. <https://doi.org/10.7868/S1027813316040105>
- Allen, P., Larøi, F., McGuire, P. K., Aleman, A. (2008) The hallucinating brain: A review of structural and functional neuroimaging studies of hallucinations. *Neuroscience & BioBehavioral Reviews*, vol. 32, no. 1, pp. 175–191. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2007.07.012>
- Anderson, T. L., Keady, J. V., Songrady, J. et al. (2024) Distinct 5-HT receptor subtypes regulate claustrum excitability by serotonin and the psychedelic, DOI. *Progress in Neurobiology*, vol. 240, article 102660. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2024.102660>
- Aransay, A., Rodríguez-López, C., Garcia-Amado, M. et al. (2015) Long-range projection neurons of the mouse ventral tegmental area: A single-cell axon tracing analysis. *Frontiers in Neuroanatomy*, vol. 9, article 59. <https://doi.org/10.3389/fnana.2015.00059>
- Arrigo, A., Calamuneri, A., Milardi, D. et al. (2019) Claustral structural connectivity and cognitive impairment in drug naive Parkinson's disease. *Brain Imaging and Behavior*, vol. 13, no. 4, pp. 933–944. <https://doi.org/10.1007/s11682-018-9907-z>
- Atilgan, H., Doody, M., Oliver, D. K. et al. (2022) Human lesions and animal studies link the claustrum to perception, salience, sleep and pain. *Brain*, vol. 145, no. 5, pp. 1610–1623. <https://doi.org/10.1093/brain/awac114>

- Ayyildiz, S., Velioglu, H. A., Ayyildiz, B. et al. (2023) Differentiation of claustrum resting-state functional connectivity in healthy aging, Alzheimer's disease, and Parkinson's disease. *Human Brain Mapping*, vol. 44, no. 4, pp. 1741–1750. <https://doi.org/10.1002/hbm.26171>
- Baizer, J. S. (2001) Serotonergic innervation of the primate claustrum. *Brain Research Bulletin*, vol. 55, no. 3, pp. 431–434. [https://doi.org/10.1016/s0361-9230\(01\)00535-4](https://doi.org/10.1016/s0361-9230(01)00535-4)
- Baizer, J. S., Sherwood, C. C., Noonan, M., Hof, P. R. (2014) Comparative organization of the claustrum: What does structure tell us about function? *Frontiers in Systems Neuroscience*, vol. 8, article 117. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00117>
- Barrett, F. S., Krimmel, S. R., Griffiths, R. R. et al. (2020) Psilocybin acutely alters the functional connectivity of the claustrum with brain networks that support perception, memory, and attention. *Neuroimage*, vol. 218, article 116980. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116980>
- Bhardwaj, I., Ansari, A. H., Rai, S. P. et al. (2024) Molecular targets of caffeine in the central nervous system. *Progress in Brain Research*, vol. 288, pp. 35–58. <https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2024.06.012>
- Borra, E., Ballestrazzi, G., Biancheri, D. et al. (2024) Involvement of the claustrum in the cortico-basal ganglia circuitry: connectional study in the non-human primate. *Brain Structure & Function*, vol. 229, no. 5, pp. 1143–1164. <https://doi.org/10.1007/s00429-024-02784-6>
- Borrito-Escuela, D. O., Fuxe, K. (2020) On the G protein-coupled receptor neuromodulation of the claustrum. *Neurochemical Research*, vol. 45, no. 1, pp. 5–15. <https://doi.org/10.1007/s11064-019-02822-4>
- Bossi, S., Dhanasobhon, D., Ellis-Davies, G. C. R. et al. (2022) GluN3A excitatory glycine receptors control adult cortical and amygdalar circuits. *Neuron*, vol. 110, no. 15, pp. 2438–2454.e8. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2022.05.016>
- Bozyski, K. M., Lowe, D. K., Pasternak, K. M. et al. (2017) Pimavanserin: A novel antipsychotic for parkinson's disease psychosis. *Annals of Pharmacotherapy*, vol. 51, no. 6, pp. 479–487. <https://doi.org/10.1177/1060028017693029>
- Brown, S. P., Mathur, B. N., Olsen, S. R. et al. (2017) New breakthroughs in understanding the role of functional interactions between the neocortex and the claustrum. *Journal of Neuroscience*, vol. 37, no. 45, pp. 10877–10881. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1837-17.2017>
- Camps, M., Kelly, P. H., Palacios, J. M. (1990) Autoradiographic localization of dopamine D1 and D2 receptors in the brain of several mammalian species. *Journal of Neural Transmission. General section*, vol. 80, no. 2, pp. 105–127. <https://doi.org/10.1007/BF01257077>
- Cascella, N. G., Gerner, G. J., Fieldstone, S. C. et al. (2011) The insula-claustrum region and delusions in schizophrenia. *Schizophrenia Research*, vol. 133, no. 1–3, pp. 77–81. <https://doi.org/10.1016/j.schres.2011.08.004>
- Cassidy, C. M., Balsam, P. D., Weinstein, J. J. et al. (2018) A perceptual inference mechanism for hallucinations linked to striatal dopamine. *Current Biology*, vol. 28, no. 4, pp. 503–514.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.12.059>
- Cavdar, S., Özgür, M., Çakmak, Y. Ö. et al. (2018) Afferent projections of the subthalamic nucleus in the rat: Emphasis on bilateral and interhemispheric connections. *Acta Neurobiologiae Experimentalis (Wars)*, vol. 78, no. 3, pp. 251–263.
- Chen, C. Y., Yang, G. Y., Tu, H. X. et al. (2023a) The cognitive dysfunction of claustrum on Alzheimer's disease: A mini-review. *Frontiers in Aging Neuroscience*, vol. 15, article 1109256. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2023.1109256>
- Chen, L., Liu, Z., Zhao, Z. et al. (2023b) Dopamine receptor 1 on CaMKII-positive neurons within claustrum mediates adolescent cocaine exposure-induced anxiety-like behaviors and electro-acupuncture therapy. *Theranostics*, vol. 13, no. 10, pp. 3149–3164. <https://doi.org/10.7150/thno.83079>
- Chen, Z. R., Huang, J. B., Yang, S.-L., Hong, F. F. (2022) Role of cholinergic signaling in Alzheimer's disease. *Molecules*, vol. 27, no. 6, article 1816. <https://doi.org/10.3390/molecules27061816>
- Ciliax, B. J., Heilman, C., Demchyshyn, L. L. et al. (1995) The dopamine transporter: Immunochemical characterization and localization in brain. *Journal of Neuroscience*, vol. 15, no. 3, pp. 1714–1723. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.15-03-01714.1995>
- Claeysen, S., Bockaert, J., Giannoni, P. (2015) Serotonin: A new hope in alzheimer's disease? *ACS Chemical Neuroscience*, vol. 6, no. 7, pp. 940–943. <https://doi.org/10.1021/acschemneuro.5b00135>
- Colussi-Mas, J., Geisler, S., Zimmer, L. et al. (2007) Activation of afferents to the ventral tegmental area in response to acute amphetamine: A double-labelling study. *European Journal of Neuroscience*, vol. 26, no. 4, pp. 1011–1025. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05738.x>
- Cortés, R., Probst, A., Tobler, H. J., Palacios, J. M. (1986) Muscarinic cholinergic receptor subtypes in the human brain. II. Quantitative autoradiographic studies. *Brain Research*, vol. 362, no. 2, pp. 239–253. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(86\)90449-x](https://doi.org/10.1016/0006-8993(86)90449-x)
- Deckert, J., Bisslerbe, J. C., Klein, E., Marangos, P. J. (1988) Adenosine uptake sites in brain: Regional distribution of putative subtypes in relationship to adenosine A1-receptors. *Journal of Neuroscience*, vol. 8, no. 7, pp. 2338–2349. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.08-07-02338.1988>
- Devanand, D. P., Jeste, D. V., Stroup, T. S., Goldberg, T. E. (2024) Overview of late-onset psychoses. *International Psychogeriatrics*, vol. 36, no. 1, pp. 28–42. <https://doi.org/10.1017/S1041610223000157>
- Dillingham, C. M., Jankowski, M. M., Chandra, R. et al. (2017) The claustrum: Considerations regarding its anatomy, functions and a programme for research. *Brain and Neuroscience Advances*, vol. 1. [Online]. Available at: <https://doi.org/10.1177/2398212817718962> (accessed 11.11.2025).

- Doss, M. K., Madden, M. B., Gaddis, A. et al. (2022) Models of psychedelic drug action: Modulation of cortical-subcortical circuits. *Brain*, vol. 145, no. 2, pp. 441–456. <https://doi.org/10.1093/brain/awab406>
- Flynn, D. D., Ferrari-Di Leo, G., Levey, A. I., Mash, D. C. (1995) Differential alterations in muscarinic receptor subtypes in Alzheimer's disease: Implications for cholinergic-based therapies. *Life Science*, vol. 56, no. 11–12, pp. 869–876. [https://doi.org/10.1016/0024-3205\(95\)00022-x](https://doi.org/10.1016/0024-3205(95)00022-x)
- Fujishiro, H., Umegaki, H., Isojima, D. et al. (2006) Depletion of cholinergic neurons in the nucleus of the medial septum and the vertical limb of the diagonal band in dementia with Lewy bodies. *Acta Neuropathologica*, vol. 111, no. 2, pp. 109–114. <https://doi.org/10.1007/s00401-005-0004-1>
- Gamberini, M., Passarelli, L., Impieri, D. et al. (2021) Claustral input to the macaque medial posterior parietal cortex (Superior parietal lobule and adjacent areas). *Cerebral Cortex*, vol. 31, no. 10, pp. 4595–4611. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhab108>
- Gessi, S., Poloni, T. E., Negro, G., Varani, K. et al. (2021) A_{2A} adenosine receptor as a potential biomarker and a possible therapeutic target in Alzheimer's disease. *Cells*, vol. 10, no. 9, article 2344. <https://doi.org/10.3390/cells10092344>
- Gill, S. K., Ishak, M., Dobransky, T. et al. (2007) 82-kDa choline acetyltransferase is in nuclei of cholinergic neurons in human CNS and altered in aging and Alzheimer disease. *Neurobiology of Aging*, vol. 28, no. 7, pp. 1028–1040. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2006.05.011>
- Gomez-Murcia, V., Launay, A., Carvalho, K. et al. (2024) Neuronal A_{2A} receptor exacerbates synapse loss and memory deficits in APP/PS1 mice. *Brain*, vol. 147, no. 8, pp. 2691–2705. <https://doi.org/10.1093/brain/awae113>
- Gründer, G., Cumming, P. (2021) Serotonin and amyloid deposition: A link between depression and Alzheimer's disease? An editorial highlight on “Pimavanserin, a 5HT_{2A} receptor inverse agonist, rapidly suppresses Aβeta production and related pathology in a mouse model of Alzheimer's disease” on page 658. *Journal of Neurochemistry*, vol. 156, no. 5, pp. 560–562. <https://doi.org/10.1111/jnc.15269>
- Guiselin, T., Lecoutey, C., Rochais, C., Dallemagne, P. (2025) Targeting together cholinesterases and serotonin reuptake against Alzheimer's disease. *Journal of Pharmacy and Pharmacology*, vol. 77, no. 10, pp. 1303–1318. <https://doi.org/10.1093/jpp/rgaf041>
- Hasbi, A., Sivasubramanian, M., Milenkovic, M. et al. (2020) Dopamine D1-D2 receptor heteromer expression in key brain regions of rat and higher species: Upregulation in rat striatum after cocaine administration. *Neurobiology of Disease*, vol. 143, article 105017. <https://doi.org/10.1016/j.nbd.2020.105017>
- Iderberg, H., McCreary, A. C., Varney, M. A. et al. (2015) Activity of serotonin 5-HT_{1A} receptor “biased agonists” in rat models of Parkinson's disease and L-DOPA-induced dyskinesia. *Neuropharmacology*, vol. 93, pp. 52–67. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2015.01.012>
- Jackson, M. J., Al-Barghouthy, G., Pearce, R. K. et al. (2004) Effect of 5-HT_{1B/D} receptor agonist and antagonist administration on motor function in haloperidol and MPTP-treated common marmosets. *Pharmacology Biochemistry & Behavior*, vol. 79, no. 3, pp. 391–400. <https://doi.org/10.1016/j.pbb.2004.07.015>
- Jaunarajs, K. L., Dupre, K. B., Steiniger, A. et al. (2009) Serotonin 1B receptor stimulation reduces D1 receptor agonist-induced dyskinesia. *Neuroreport*, vol. 20, no. 14, pp. 1265–1269. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3283300fd7>
- Ji, Q., Yang, Y., Xiong, Y. et al. (2023) Blockade of adenosine A_{2A} receptors reverses early spatial memory defects in the APP/PS1 mouse model of Alzheimer's disease by promoting synaptic plasticity of adult-born granule cells. *Alzheimer's Research & Therapy*, vol. 15, no. 1, article 187. <https://doi.org/10.1186/s13195-023-01337-z>
- Joel, D., Weiner, I. (1997) The connections of the primate subthalamic nucleus: Indirect pathways and the open-interconnected scheme of basal ganglia-thalamocortical circuitry. *Brain Research Reviews*, vol. 23, no. 1–2, pp. 62–78. [https://doi.org/10.1016/s0165-0173\(96\)00018-5](https://doi.org/10.1016/s0165-0173(96)00018-5)
- Joutsa, J., Horn, A., Hsu, J., Fox, M. D. (2018) Localizing parkinsonism based on focal brain lesions. *Brain*, vol. 141, no. 8, pp. 2445–2456. <https://doi.org/10.1093/brain/awy161>
- Kaar, S. J., Natesan, S., McCutcheon, R., Howes, O. D. (2020) Antipsychotics: Mechanisms underlying clinical response and side-effects and novel treatment approaches based on pathophysiology. *Neuropharmacology*, vol. 172, article 107704. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2019.107704>
- Kalaitzakis, M., Pearce, R., Gentleman, S. (2009) Clinical correlates of pathology in the claustrum in Parkinson's disease and dementia with Lewy bodies. *Neuroscience Letters*, vol. 461, no. 1, pp. 12–15. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2009.05.083>
- Kato, H., Shiraishi, C., Hagihara, M. et al. (2024) Association between voriconazole-induced visual hallucination and dopamine in an analysis of the food and drug administration (FDA) adverse event reporting system database. *Scientific Reports*, vol. 14, article 12519. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-63504-y>
- Kinon, B. J., Leucht, S., Tamminga, C. et al. (2024) Rationale for adjunctive treatment targeting multiple mechanisms in schizophrenia. *Journal of Clinical Psychiatry*, vol. 85, no. 3, article 23nr15240. <https://doi.org/10.4088/JCP.23nr15240>
- Kitanishi, T., Matsuo, N. (2017) Organization of the claustrum-to-entorhinal cortical connection in mice. *Journal of Neuroscience*, vol. 37, no. 2, pp. 269–280. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1360-16.2016>
- Klein, M. O., Battagello, D. S., Cardoso, A. R. et al. (2019) Dopamine: Functions, signaling, and association with neurological diseases. *Cellular and Molecular Neurobiology*, vol. 39, no. 1, pp. 31–59. <https://doi.org/10.1007/s10571-018-0632-3>

- Koblan, K. S., Kent, J., Hopkins, S. C. et al. (2020) A non-D2-receptor-binding drug for the treatment of schizophrenia. *New England Journal of Medicine*, vol. 382, no. 16, pp. 1497–1506. <https://doi.org/10.1056/NEJMoa1911772>
- Koyama, Y., Kondo, M., Shimada, S. (2017) Building a 5-HT_{3A} receptor expression map in the mouse brain. *Scientific Reports*, vol. 7, article 42884. <https://doi.org/10.1038/srep42884>
- Kwon, D. K., Kwatra, M., Wang, J., Ko, H. S. (2022) Levodopa-induced dyskinesia in Parkinson's disease: Pathogenesis and emerging treatment strategies. *Cells*, vol. 11, no. 23, article 3736. <https://doi.org/10.3390/cells11233736>
- Levesque, M., Charara, A., Gagnon, S. et al. (1996) Corticostriatal projections from layer V cells in rat are collaterals of long-range corticofugal axons. *Brain Research*, vol. 709, no. 2, pp. 311–315. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(95\)01333-4](https://doi.org/10.1016/0006-8993(95)01333-4)
- Lewis, R., Bagnall, A. M., Leitner, M. (2005) Sertindole for schizophrenia. *Cochrane Database of Systematic Reviews*, no. 3, article CD001715. <https://doi.org/10.1002/14651858.CD001715.pub2>
- Lisman, J. E., Otmakhova, N. A. (2001) Storage, recall, and novelty detection of sequences by the hippocampus: Elaborating on the SOCRATIC model to account for normal and aberrant effects of dopamine. *Hippocampus*, vol. 11, no. 5, pp. 551–568. <https://doi.org/10.1002/hipo.1071>
- López-Giménez, J. F., González-Maeso, J. (2018) Hallucinogens and serotonin 5-HT_{2A} receptor-mediated signaling pathways. *Current Topics in Behavioral Neurosciences*, vol. 36, pp. 45–73. https://doi.org/10.1007/7854_2017_478
- Luo, S. X., Huang, E. J. (2016) Dopaminergic neurons and brain reward pathways: From neurogenesis to circuit assembly. *American Journal of Pathology*, vol. 186, no. 3, pp. 478–488. <https://doi.org/10.1016/j.ajpath.2015.09.023>
- Lyons, K. E., Pahwa, R., Hermanowicz, N. et al. (2019) Changing the treatment paradigm for Parkinson's disease psychosis with pimavanserin. *Expert Review of Clinical Pharmacology*, vol. 12, no. 7, pp. 681–691. <https://doi.org/10.1080/17512433.2019.1623669>
- Mandai, T., Kasahara, M., Kurimoto, E. et al. (2019) In vivo pharmacological comparison of tak-071, a positive allosteric modulator of muscarinic M₁ receptor, and xanomeline, an agonist of muscarinic M₁/M₄ receptor, in rodents. *Neuroscience*, vol. 414, pp. 60–76. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.07.003>
- Mantas, I., Flais, I., Masarapu, Y. et al. (2024) Claustrum and dorsal endopiriform cortex complex cell-identity is determined by Nurr1 and regulates hallucinogenic-like states in mice. *Nature Communications*, vol. 15, no. 1, article 8176. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-52429-9>
- Marek, G. J. (2018) Interactions of hallucinogens with the glutamatergic system: Permissive network effects mediated through cortical layer V pyramidal neurons. *Current Topics in Behavioral Neurosciences*, vol. 36, pp. 107–135. https://doi.org/10.1007/7854_2017_480
- Martin, D. A., Nichols, C. D. (2016) Psychedelics recruit multiple cellular types and produce complex transcriptional responses within the brain. *EBioMedicine*, vol. 11, pp. 262–277. <https://doi.org/10.1016/j.ebiom.2016.08.049>
- Martin, L. P., Waszczak, B. L. (1996) Dopamine D₂ receptor-mediated modulation of the GABAergic inhibition of substantia nigra pars reticulata neurons. *Brain Research*, vol. 729, no. 2, pp. 156–169.
- Martín-Ruiz, R., Puig, M. V., Celada, P. et al. (2001) Control of serotonergic function in medial prefrontal cortex by serotonin-2A receptors through a glutamate-dependent mechanism. *Journal of Neuroscience*, vol. 21, no. 24, pp. 9856–9866. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.21-24-09856.2001>
- Meador-Woodruff, J. H., Mansour, A. et al. (1991) Distribution of D₂ dopamine receptor mRNA in the primate brain. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*, vol. 15, no. 6, pp. 885–893. [https://doi.org/10.1016/0278-5846\(91\)90016-t](https://doi.org/10.1016/0278-5846(91)90016-t)
- Medina, C., Ojea Ramos, S., Depina, A. M. et al. (2024) The role of the claustrum in the acquisition, consolidation and reconsolidation of memories in mice. *Scientific Reports*, vol. 14, article 24409. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-74419-z>
- Merighi, S., Battistello, E., Casetta, I. et al. (2021) Upregulation of cortical A_{2A} adenosine receptors is reflected in platelets of patients with alzheimer's disease. *Journal of Alzheimer's Disease*, vol. 80, no. 3, pp. 1105–1117. <https://doi.org/10.3233/JAD-201437>
- Mijnster, M. J., Isovich, E., Flügge, G., Fuchs, E. (1999) Localization of dopamine receptors in the tree shrew brain using [³H]-SCH23390 and [¹²⁵I]-epidepride. *Brain Research*, vol. 841, no. 1–2, pp. 101–113. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(99\)01795-3](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(99)01795-3)
- Morecraft, R. J., Geula, C., Mesulam, M. M. (1992) Cytoarchitecture and neural afferents of orbitofrontal cortex in the brain of the monkey. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 323, no. 3, pp. 341–358. <https://doi.org/10.1002/cne.903230304>
- Morys, J., Bobinski, M., Wegiel, J. et al. (1996) Alzheimer's disease severely affects areas of the claustrum connected with the entorhinal cortex. *Journal für Hirnforschung*, vol. 37, no. 2, pp. 173–180.
- Müller, T. (2024) Evaluating pimavanserin tartrate as a treatment in Parkinson's disease. *Expert Opinion on Pharmacotherapy*, vol. 25, no. 15, pp. 1999–2003. <https://doi.org/10.1080/14656566.2024.2417733>
- Muzerelle, A., Scotto-Lomassese, S., Bernard, J. F. et al. (2016) Conditional anterograde tracing reveals distinct targeting of individual serotonin cell groups (B5-B9) to the forebrain and brainstem. *Brain Structure & Function*, vol. 221, no. 1, pp. 535–561. <https://doi.org/10.1007/s00429-014-0924-4>
- Nair, A., Teo, Y. Y., Augustine, G. J., Graf, M. (2023) A functional logic for neurotransmitter corelease in the cholinergic forebrain pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 120, no. 28, article e2218830120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2218830120>

- Ni, R. J., Shu, Y. M., Li, T., Zhou, J. N. (2021) Whole-brain afferent inputs to the caudate nucleus, putamen, and accumbens nucleus in the tree shrew striatum. *Frontiers in Neuroanatomy*, vol. 15, article 763298. <https://doi.org/10.3389/fnana.2021.763298>
- Nikolenko, V. N., Rizaeva, N. A., Beeraka, N. M. et al. (2021) The mystery of claustral neural circuits and recent updates on its role in neurodegenerative pathology. *Behavioral and Brain Functions*, vol. 17, article 8. <https://doi.org/10.1186/s12993-021-00181-1>
- Norimoto, H., Fenk, L. A., Li, H. H. et al. (2020) A claustrum in reptiles and its role in slow-wave sleep. *Nature*, vol. 578, pp. 413–418. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-1993-6>
- Ochiishi, T., Chen, L., Yukawa, A. et al. (1999) Cellular localization of adenosine A1 receptors in rat forebrain: Immunohistochemical analysis using adenosine A1 receptor-specific monoclonal antibody. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 411, no. 2, pp. 301–316. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19990823\)411:2%3C301::AID-CNE10%3E3.0.CO;2-H](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19990823)411:2%3C301::AID-CNE10%3E3.0.CO;2-H)
- Ogawa, S. K., Cohen, J. Y., Hwang, D. et al. (2014) Organization of monosynaptic inputs to the serotonin and dopamine neuromodulatory systems. *Cell Reports*, vol. 8, no. 4, pp. 1105–1118. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2014.06.042>
- O'Mara, S. M., Aggleton, J. P. (2019) Space and memory (far) beyond the hippocampus: Many subcortical structures also support cognitive mapping and mnemonic processing. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 13, article 52. <https://doi.org/10.3389/fncir.2019.00052>
- Palchoudhuri, M., Flügge, G. (2005) 5-HT_{1A} receptor expression in pyramidal neurons of cortical and limbic brain regions. *Cell and Tissue Research*, vol. 321, no. 2, pp. 159–172. <https://doi.org/10.1007/s00441-005-1112-x>
- Panchal, S. C., Ondo, W. G. (2018) Treating hallucinations and delusions associated with Parkinson's disease psychosis. *Current Psychiatry Reports*, vol. 20, article 3. <https://doi.org/10.1007/s11920-018-0869-z>
- Parent, M., Parent, A. (2006) Single-axon tracing study of corticostriatal projections arising from primary motor cortex in primates. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 496, no. 2, pp. 202–213. <https://doi.org/10.1002/cne.20925>
- Patru, M. C., Reser, D. H. (2015) A new perspective on delusional states — evidence for claustrum involvement. *Frontiers in Psychiatry*, vol. 6, article 158. <https://doi.org/10.3389/fpsy.2015.00158>
- Perry, E. K., Perry, R. H. (1995) Acetylcholine and hallucinations: Disease-related compared to drug-induced alterations in human consciousness. *Brain and Cognition*, vol. 28, no. 3, pp. 240–258. <https://doi.org/10.1006/brcg.1995.1255>
- Piggott, M. A., Owens, J., O'Brien, J. et al. (2003) Muscarinic receptors in basal ganglia in dementia with Lewy bodies, Parkinson's disease and Alzheimer's disease. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, vol. 25, no. 3, pp. 161–173. [https://doi.org/10.1016/s0891-0618\(03\)00002-4](https://doi.org/10.1016/s0891-0618(03)00002-4)
- Pimplikar, S. W., Nixon, R. A., Robakis, N. K. et al. (2010) Amyloid-independent mechanisms in Alzheimer's disease pathogenesis. *Journal of Neuroscience*, vol. 30, no. 45, pp. 14946–14954. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4305-10.2010>
- Pinna, A., Parekh, P., Morelli, M. (2023) Serotonin 5-HT_{1A} receptors and their interactions with adenosine A_{2A} receptors in Parkinson's disease and dyskinesia. *Neuropharmacology*, vol. 226, article 109411. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2023.109411>
- Pirone, A., Miragliotta, V., Ciregia, F. et al. (2018) The catecholaminergic innervation of the claustrum of the pig. *Journal of Anatomy*, vol. 232, no. 1, pp. 158–166. <https://doi.org/10.1111/joa.12706>
- Preda, A., Shapiro, B. B. (2020) A safety evaluation of aripiprazole in the treatment of schizophrenia. *Expert Opinion on Drug Safety*, vol. 19, no. 2, pp. 1529–1538. <https://doi.org/10.1080/14740338.2020.1832990>
- Qadir, H., Stewart, B. W., VanRyzin, J. W. et al. (2022) The mouse claustrum synaptically connects cortical network motifs. *Cell Reports*, vol. 41, no. 12, article 111860. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2022.111860>
- Reeder, R. R. (2017) Individual differences shape the content of visual representations. *Vision Research*, vol. 141, pp. 266–281. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2016.08.008>
- Rioux, A., Fabre, V., Lesch, K. P. et al. (1999) Adaptive changes of serotonin 5-HT_{2A} receptors in mice lacking the serotonin transporter. *Neuroscience Letters*, vol. 262, no. 2, pp. 113–116. [https://doi.org/10.1016/s0304-3940\(99\)00049-x](https://doi.org/10.1016/s0304-3940(99)00049-x)
- Rissardo, J. P., Durante, Í., Sharon, I., Fornari Caprara, A. L. (2022) Pimavanserin and Parkinson's disease psychosis: A narrative review. *Brain Sciences*, vol. 12, no. 10, article 1286. <https://doi.org/10.3390/brainsci12101286>
- Robles Bayón, A., Tirapu de Sagrario, M. G., Gude Sampedro, F. (2017) Auditory hallucinations in cognitive neurology. *Neurologia*, vol. 32, no. 6, pp. 345–354. <https://doi.org/10.1016/j.nrl.2015.12.019>
- Rodríguez-Vidal, L., Alcauter, S., Barrios, F. A. (2024) The functional connectivity of the human claustrum, according to the human connectome project database. *PLoS One*, vol. 19, no. 4, article e0298349. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0298349>
- Rombo, D. M., Newton, K., Nissen, W. et al. (2015) Synaptic mechanisms of adenosine A_{2A} receptor-mediated hyperexcitability in the hippocampus. *Hippocampus*, vol. 25, no. 5, pp. 566–580. <https://doi.org/10.1002/hipo.22392>
- Rootes-Murphy, K., Goldsmith, D. R., Turner, J. A. (2022) Clinical and structural differences in delusions across diagnoses: A systematic review. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, vol. 15, article 726321. <https://doi.org/10.3389/fnint.2021.726321>

- Rose, S, Jackson, M. J., Smith, L. A. et al. (2006) The novel adenosine A_{2a} receptor antagonist ST1535 potentiates the effects of a threshold dose of L-DOPA in MPTP treated common marmosets. *European Journal of Pharmacology*, vol. 546, no. 1–3, pp. 82–87. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2006.07.017>
- Selden, N. R., Gitelman, D. R., Salamon-Murayama, N. et al. (1998) Trajectories of cholinergic pathways within the cerebral hemispheres of the human brain. *Brain*, vol. 121, no. 12, pp. 2249–2257. <https://doi.org/10.1093/brain/121.12.2249>
- Seo, E. H., Choo, I. L. & For the Alzheimer's disease neuroimaging initiative. (2016) Amyloid-independent functional neural correlates of episodic memory in amnesic mild cognitive impairment. *European Journal of Nuclear Medicine and Molecular Imaging*, vol. 43, no. 6, pp. 1088–1095. <https://doi.org/10.1007/s00259-015-3261-9>
- Shao, N. J., Shang, H. (2015) Voxelwise meta-analysis of gray matter anomalies in Parkinson variant of multiple system atrophy and Parkinson's disease using anatomic likelihood estimation. *Neuroscience Letters*, vol. 587, pp. 79–86. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2014.12.007>
- Silkis, I. (2001) The cortico-basal ganglia-thalamocortical circuit with synaptic plasticity. II. Mechanism of synergistic modulation of thalamic activity via the direct and indirect pathways through the basal ganglia. *Biosystems*, vol. 59, no. 1, pp. 7–14. [https://doi.org/10.1016/s0303-2647\(00\)00135-0](https://doi.org/10.1016/s0303-2647(00)00135-0)
- Silkis, I. (2007) A hypothetical role of cortico-basal ganglia-thalamocortical loops in visual processing. *Biosystems*, vol. 89, no. 1-3, pp. 227–235. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2006.04.020>
- Silva, A. C., Lemos, C., Gonçalves, F. Q. et al. (2018) Blockade of adenosine A_{2A} receptors recovers early deficits of memory and plasticity in the triple transgenic mouse model of Alzheimer's disease. *Neurobiology of Disease*, vol. 117, pp. 72–81. <https://doi.org/10.1016/j.nbd.2018.05.024>
- Sitte, H. H., Pifl, C., Rajput, A. H. et al. (2017) Dopamine and noradrenaline, but not serotonin, in the human claustrum are greatly reduced in patients with Parkinson's disease: Possible functional implications. *European Journal of Neuroscience*, vol. 45, no. 1, pp. 192–197. <https://doi.org/10.1111/ejn.13435>
- Smith, J. B., Alloway, K. D. (2010) Functional specificity of claustrum connections in the rat: Interhemispheric communication between specific parts of motor cortex. *Journal of Neuroscience*, vol. 30, no. 50, pp. 16832–1644. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4438-10.2010>
- Sorrentino, P., Iuliano, A., Polverino, A. et al. (2014) The dark sides of amyloid in Alzheimer's disease pathogenesis. *FEBS Letters*, vol. 588, no. 5, pp. 641–652. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2013.12.038>
- Spoelstra, S. K., Bruggeman, R., Knegtering, H. (2021) An antipsychotic without dopamine receptor blockade? *Tijdschrift voor Psychiatrie*, vol. 63, no. 11, pp. 804–809.
- Sun, Y., Liu, C., He, L. (2024) Adenosine A_{2A} receptor antagonist Sch58261 improves the cognitive function in Alzheimer's disease model mice through activation of Nrf2 via an autophagy-dependent pathway. *Antioxidants & Redox Signaling*, vol. 41, no. 16–18, pp. 1117–1133. <https://doi.org/10.1089/ars.2023.0455>
- Swainston Harrison, T., Perry, C. M. (2004) Aripiprazole: A review of its use in schizophrenia and schizoaffective disorder. *Drugs*, vol. 64, no. 15, pp. 1715–1736. <https://doi.org/10.2165/00003495-200464150-00010>
- Takahashi, M., Ito, S., Tsuji, Y., Horiguchi, S. (2022a) Safety and effectiveness of istradefylline as add-on therapy to levodopa in patients with Parkinson's disease: Final report of a post-marketing surveillance study in Japan. *Journal of the Neurological Sciences*, vol. 443, article 120479. <https://doi.org/10.1016/j.jns.2022.120479>
- Takahashi, M., Shimokawa, T., Koh, J. et al. (2022b) Efficacy and safety of istradefylline in patients with Parkinson's disease presenting with postural abnormalities: Results from a multicenter, prospective, and open-label exploratory study in Japan. *Journal of the Neurological Sciences*, vol. 432, article 120078. <https://doi.org/10.1016/j.jns.2021.120078>
- Terem, A., Gonzales, B. J., Peretz-Rivlin, N. et al. (2020) Claustral neurons projecting to frontal cortex mediate contextual association of reward. *Current Biology*, vol. 30, no. 18, pp. 3522–3532. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.064>
- Thomsen, M., Stoica, A., Christensen, K. V. et al. (2022) Synergistic effect of serotonin 1A and serotonin 1B/D receptor agonists in the treatment of L-DOPA-induced dyskinesia in 6-hydroxydopamine-lesioned rats. *Experimental Neurology*, vol. 358, article 114209. <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2022.114209>
- Torres-Yaghi, Y., Qian, J., Cummings, H. et al. (2025) Comparative safety of istradefylline among Parkinson disease adjunctive therapies: A systematic review and meta-analysis of randomized controlled studies. *Clinical Neuropharmacology*, vol. 48, no. 1, pp. 7–12. <https://doi.org/10.1097/WNF.0000000000000620>
- Uchida, S., Kadowaki-Horita, T., Kanda, T. (2014) Effects of the adenosine A_{2A} receptor antagonist on cognitive dysfunction in Parkinson's disease. *International Review of Neurobiology*, vol. 119, pp. 169–189. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801022-8.00008-8>
- Van Lutterveld, R., Diederer, K. M., Koops, S. et al. (2013) The influence of stimulus detection on activation patterns during auditory hallucinations. *Schizophrenia Research*, vol. 145, no. 1–3, pp. 27–32. <https://doi.org/10.1016/j.schres.2013.01.004>
- Vakalopoulos, C. (2013) A cholinergic hypothesis of the unconscious in affective disorders. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 7, article 220. <https://doi.org/10.3389/fnins.2013.00220>
- Wang, D., Schneider-Thoma, J., Sifakis, S. et al. (2024) Long-acting injectable second-generation antipsychotics vs placebo and their oral formulations in acute schizophrenia: A systematic review and meta-analysis of randomized-controlled-trials. *Schizophrenia Bulletin*, vol. 50, no. 1, pp. 132–144. <https://doi.org/10.1093/schbul/sbad089>

- Wang, Q., Ng, L., Harris, J. A. et al. (2017) Organization of the connections between claustrum and cortex in the mouse. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 525, no. 6, pp. 1317–1346. <https://doi.org/10.1002/cne.24047>
- Wang, Q., Wang, Y., Kuo, H. C. et al. (2023) Regional and cell-type-specific afferent and efferent projections of the mouse claustrum. *Cell Reports*, vol. 42, no. 2, article 112118. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2023.112118>
- Weiss, C., Weible, A. P., Galvez, R., Disterhoft, J. F. (2006) Forebrain-cerebellar interactions during learning. *Cell science*, vol. 3, no. 2, pp. 200–230.
- Williams-Gray, C. H., Foltynie, T., Lewis, S. J. G., Barker, R. A. (2006) Cognitive deficits and psychosis in Parkinson's disease: A review of pathophysiology and therapeutic options. *CNS Drugs*, vol. 20, no. 6, pp. 477–505. <https://doi.org/10.2165/00023210-200620060-00004>
- Wójcik, S., Dziewiatkowski, J., Klejbor, I. et al. (2006) The anatomical relationships between the serotonergic afferents and the neurons containing calcium-binding proteins in the rat claustrum. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, vol. 66, no. 1, pp. 33–42. <https://doi.org/10.55782/ane-2006-1585>
- Wong, K. L. L., Graf, M., Augustine, G. J. (2024) Serotonin inhibition of claustrum projection neurons: Ionic mechanism, receptor subtypes and consequences for claustrum computation. *Cells*, vol. 13, no. 23, article 1980. <https://doi.org/10.3390/cells13231980>
- Wong, K. L. L., Nair, A., Augustine, G. J. (2021) Changing the cortical conductor's tempo: Neuromodulation of the claustrum. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 15, article 658228. <https://doi.org/10.3389/fncir.2021.658228>
- Yoon, H. J., Kim, S. G., Kim, S. H. et al. (2019) Distinct neural correlates of executive function by amyloid positivity and associations with clinical progression in mild cognitive impairment. *Yonsei Medical Journal*, vol. 60, no. 10, pp. 935–943. <https://doi.org/10.3349/ymj.2019.60.10.935>
- Yu, S. P., Jiang, M., Berglund, K., Wei, L. (2023) Strain hypothesis and additional evidence of the GluN3A deficiency-mediated pathogenesis of Alzheimer's disease. *Alzheimer's & Dementia*, vol. 19, no. 9, pp. 4267–4269. <https://doi.org/10.1002/alz.13374>
- Zedde, M., Quatralé, R., Cossu, G. et al. (2025) The role of the claustrum in Parkinson's disease and vascular parkinsonism: A matter of network? *Life*, vol. 15, no. 2, article 180. <https://doi.org/10.3390/life15020180>
- Zhong, W., Wu, A., Berglund, K. et al. (2022) Pathogenesis of sporadic Alzheimer's disease by deficiency of NMDA receptor subunit GluN3A. *Alzheimer's & Dementia*, vol. 18, no. 2, pp. 222–239. <https://doi.org/10.1002/alz.12398>
- Zhu, J., Hafycz, J., Keenan, B. T. et al. (2020) Acute sleep loss upregulates the synaptic scaffolding protein, homer1a, in non-canonical sleep/wake brain regions, claustrum, piriform and cingulate cortices. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 14, article 188. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.00188>
- Zingg, B., Dong, H. W., Tao, H. W., Zhang, L. I. (2018) Input-output organization of the mouse claustrum. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 526, no. 15, pp. 2428–2443. <https://doi.org/10.1002/cne.24502>

References

- Allen, P., Larøi, F., McGuire, P. K., Aleman, A. (2008) The hallucinating brain: A review of structural and functional neuroimaging studies of hallucinations. *Neuroscience & BioBehavioral Reviews*, vol. 32, no. 1, pp. 175–191. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2007.07.012> (In English)
- Anderson, T. L., Keady, J. V., Songrady, J. et al. (2024) Distinct 5-HT receptor subtypes regulate claustrum excitability by serotonin and the psychedelic, DOI. *Progress in Neurobiology*, vol. 240, article 102660. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2024.102660> (In English)
- Aransay, A., Rodríguez-López, C., Garcia-Amado, M. et al. (2015) Long-range projection neurons of the mouse ventral tegmental area: A single-cell axon tracing analysis. *Frontiers in Neuroanatomy*, vol. 9, article 59. <https://doi.org/10.3389/fnana.2015.00059> (In English)
- Arrigo, A., Calamuneri, A., Milardi, D. et al. (2019) Claustral structural connectivity and cognitive impairment in drug naive Parkinson's disease. *Brain Imaging and Behavior*, vol. 13, no. 4, pp. 933–944. <https://doi.org/10.1007/s11682-018-9907-z> (In English)
- Atilgan, H., Doody, M., Oliver, D. K. et al. (2022) Human lesions and animal studies link the claustrum to perception, salience, sleep and pain. *Brain*, vol. 145, no. 5, pp. 1610–1623. <https://doi.org/10.1093/brain/awac114> (In English)
- Ayyildiz, S., Velioglu, H. A., Ayyildiz, B. et al. (2023) Differentiation of claustrum resting-state functional connectivity in healthy aging, Alzheimer's disease, and Parkinson's disease. *Human Brain Mapping*, vol. 44, no. 4, pp. 1741–1750. <https://doi.org/10.1002/hbm.26171> (In English)
- Baizer, J. S. (2001) Serotonergic innervation of the primate claustrum. *Brain Research Bulletin*, vol. 55, no. 3, pp. 431–434. [https://doi.org/10.1016/s0361-9230\(01\)00535-4](https://doi.org/10.1016/s0361-9230(01)00535-4) (In English)
- Baizer, J. S., Sherwood, C. C., Noonan, M., Hof, P. R. (2014) Comparative organization of the claustrum: What does structure tell us about function? *Frontiers in Systems Neuroscience*, vol. 8, article 117. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00117> (In English)
- Barrett, F. S., Krimmel, S. R., Griffiths, R. R. et al. (2020) Psilocybin acutely alters the functional connectivity of the claustrum with brain networks that support perception, memory, and attention. *Neuroimage*, vol. 218, article 116980. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116980> (In English)

- Bhardwaj, I., Ansari, A. H., Rai, S. P. et al. (2024) Molecular targets of caffeine in the central nervous system. *Progress in Brain Research*, vol. 288, pp. 35–58. <https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2024.06.012> (In English)
- Borra, E., Ballestrazzi, G., Biancheri, D. et al. (2024) Involvement of the claustrum in the cortico-basal ganglia circuitry: connectational study in the non-human primate. *Brain Structure & Function*, vol. 229, no. 5, pp. 1143–1164. <https://doi.org/10.1007/s00429-024-02784-6> (In English)
- Borrito-Escuela, D. O., Fuxe, K. (2020) On the G protein-coupled receptor neuromodulation of the claustrum. *Neurochemical Research*, vol. 45, no. 1, pp. 5–15. <https://doi.org/10.1007/s11064-019-02822-4> (In English)
- Bossi, S., Dhanasobhon, D., Ellis-Davies, G. C. R. et al. (2022) GluN3A excitatory glycine receptors control adult cortical and amygdalar circuits. *Neuron*, vol. 110, no. 15, pp. 2438–2454. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2022.05.016> (In English)
- Bozyski, K. M., Lowe, D. K., Pasternak, K. M. et al. (2017) Pimavanserin: A novel antipsychotic for parkinson's disease psychosis. *Annals of Pharmacotherapy*, vol. 51, no. 6, pp. 479–487. <https://doi.org/10.1177/1060028017693029> (In English)
- Brown, S. P., Mathur, B. N., Olsen, S. R. et al. (2017) New breakthroughs in understanding the role of functional interactions between the neocortex and the claustrum. *Journal of Neuroscience*, vol. 37, no. 45, pp. 10877–10881. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1837-17.2017> (In English)
- Camps, M., Kelly, P. H., Palacios, J. M. (1990) Autoradiographic localization of dopamine D1 and D2 receptors in the brain of several mammalian species. *Journal of Neural Transmission. General Section*, vol. 80, no. 2, pp. 105–127. <https://doi.org/10.1007/BF01257077> (In English)
- Cascella, N. G., Gerner, G. J., Fieldstone, S. C. et al. (2011) The insula-claustrum region and delusions in schizophrenia. *Schizophrenia Research*, vol. 133, no. 1–3, pp. 77–81. <https://doi.org/10.1016/j.schres.2011.08.004> (In English)
- Cassidy, C. M., Balsam, P. D., Weinstein, J. J. et al. (2018) A perceptual inference mechanism for hallucinations linked to striatal dopamine. *Current Biology*, vol. 28, no. 4, pp. 503–514.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.12.059> (In English)
- Cavdar, S., Özgür, M., Çakmak, Y. Ö. et al. (2018) Afferent projections of the subthalamic nucleus in the rat: Emphasis on bilateral and interhemispheric connections. *Acta Neurobiologiae Experimentalis (Wars)*, vol. 78, no. 3, pp. 251–263. (In English)
- Chen, C. Y., Yang, G. Y., Tu, H. X. et al. (2023a) The cognitive dysfunction of claustrum on Alzheimer's disease: A mini-review. *Frontiers in Aging Neuroscience*, vol. 15, article 1109256. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2023.1109256> (In English)
- Chen, L., Liu, Z., Zhao, Z. et al. (2023b) Dopamine receptor 1 on CaMKII-positive neurons within claustrum mediates adolescent cocaine exposure-induced anxiety-like behaviors and electro-acupuncture therapy. *Theranostics*, vol. 13, no. 10, pp. 3149–3164. <https://doi.org/10.7150/thno.83079> (In English)
- Chen, Z. R., Huang, J. B., Yang, S.-L., Hong, F. F. (2022) Role of cholinergic signaling in Alzheimer's disease. *Molecules*, vol. 27, no. 6, article 1816. <https://doi.org/10.3390/molecules27061816> (In English)
- Ciliax, B. J., Heilman, C., Demchishyn, L. L. et al. (1995) The dopamine transporter: Immunochemical characterization and localization in brain. *Journal of Neuroscience*, vol. 15, no. 3, pp. 1714–1723. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.15-03-01714.1995> (In English)
- Claeysen, S., Bockaert, J., Giannoni, P. (2015) Serotonin: A new hope in alzheimer's disease? *ACS Chemical Neuroscience*, vol. 6, no. 7, pp. 940–943. <https://doi.org/10.1021/acscchemneuro.5b00135> (In English)
- Colussi-Mas, J., Geisler, S., Zimmer, L. et al. (2007) Activation of afferents to the ventral tegmental area in response to acute amphetamine: A double-labelling study. *European Journal of Neuroscience*, vol. 26, no. 4, pp. 1011–1025. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05738.x> (In English)
- Cortés, R., Probst, A., Tobler, H. J., Palacios, J. M. (1986) Muscarinic cholinergic receptor subtypes in the human brain. II. Quantitative autoradiographic studies. *Brain Research*, vol. 362, no. 2, pp. 239–253. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(86\)90449-x](https://doi.org/10.1016/0006-8993(86)90449-x) (In English)
- Deckert, J., Bisslerbe, J. C., Klein, E., Marangos, P. J. (1988) Adenosine uptake sites in brain: Regional distribution of putative subtypes in relationship to adenosine A1-receptors. *Journal of Neuroscience*, vol. 8, no. 7, pp. 2338–2349. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.08-07-02338.1988> (In English)
- Devanand, D. P., Jeste, D. V., Stroup, T. S., Goldberg, T. E. (2024) Overview of late-onset psychoses. *International Psychogeriatrics*, vol. 36, no. 1, pp. 28–42. <https://doi.org/10.1017/S1041610223000157> (In English)
- Dillingham, C. M., Jankowski, M. M., Chandra, R. et al. (2017) The claustrum: Considerations regarding its anatomy, functions and a programme for research. *Brain and Neuroscience Advances*, vol. 1. [Online]. Available at: <https://doi.org/10.1177/2398212817718962> (accessed 11.11.2025). (In English)
- Doss, M. K., Madden, M. B., Gaddis, A. et al. (2022) Models of psychedelic drug action: modulation of cortical-subcortical circuits. *Brain*, vol. 145, no. 2, pp. 441–456. <https://doi.org/10.1093/brain/awab406> (In English)
- Flynn, D. D., Ferrari-Di Leo, G., Levey, A. I., Mash, D. C. (1995) Differential alterations in muscarinic receptor subtypes in Alzheimer's disease: Implications for cholinergic-based therapies. *Life Science*, vol. 56, no. 11–12, pp. 869–876. [https://doi.org/10.1016/0024-3205\(95\)00022-x](https://doi.org/10.1016/0024-3205(95)00022-x) (In English)
- Fujishiro, H., Umegaki, H., Isojima, D. et al. (2006) Depletion of cholinergic neurons in the nucleus of the medial septum and the vertical limb of the diagonal band in dementia with Lewy bodies. *Acta Neuropathologica*, vol. 111, no. 2, pp. 109–114. <https://doi.org/10.1007/s00401-005-0004-1> (In English)

- Gamberini, M., Passarelli, L., Impieri, D. et al. (2021) Claustral input to the macaque medial posterior parietal cortex (Superior parietal lobule and adjacent areas). *Cerebral Cortex*, vol. 31, no. 10, pp. 4595–4611. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhab108> (In English)
- Gessi, S., Poloni, T. E., Negro, G., Varani, K. et al. (2021) A_{2A} adenosine receptor as a potential biomarker and a possible therapeutic target in Alzheimer's disease. *Cells*, vol. 10, no. 9, article 2344. <https://doi.org/10.3390/cells10092344> (In English)
- Gill, S. K., Ishak, M., Dobransky, T. et al. (2007) 82-kDa choline acetyltransferase is in nuclei of cholinergic neurons in human CNS and altered in aging and Alzheimer disease. *Neurobiology of Aging*, vol. 28, no. 7, pp. 1028–1040. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2006.05.011> (In English)
- Gomez-Murcia, V., Launay, A., Carvalho, K. et al. (2024) Neuronal A_{2A} receptor exacerbates synapse loss and memory deficits in APP/PS1 mice. *Brain*, vol. 147, no. 8, pp. 2691–2705. <https://doi.org/10.1093/brain/awae113> (In English)
- Gründer, G., Cumming, P. (2021) Serotonin and amyloid deposition: A link between depression and Alzheimer's disease? An editorial highlight on “Pimavanserin, a 5HT_{2A} receptor inverse agonist, rapidly suppresses Abeta production and related pathology in a mouse model of Alzheimer's disease” on page 658. *Journal of Neurochemistry*, vol. 156, no. 5, pp. 560–562. <https://doi.org/10.1111/jnc.15269> (In English)
- Guiselin, T., Lecoutey, C., Rochais, C., Dallemagne, P. (2025) Targeting together cholinesterases and serotonin reuptake against Alzheimer's disease. *Journal of Pharmacy and Pharmacology*, vol. 77, no. 10, pp. 1303–1318. <https://doi.org/10.1093/jpp/rgaf041> (In English)
- Hasbi, A., Sivasubramanian, M., Milenkovic, M. et al. (2020) Dopamine D1-D2 receptor heteromer expression in key brain regions of rat and higher species: Upregulation in rat striatum after cocaine administration. *Neurobiology of Disease*, vol. 143, article 105017. <https://doi.org/10.1016/j.nbd.2020.105017> (In English)
- Iderberg, H., McCreary, A. C., Varney, M. A. et al. (2015) Activity of serotonin 5-HT(1A) receptor “biased agonists” in rat models of Parkinson's disease and L-DOPA-induced dyskinesia. *Neuropharmacology*, vol. 93, pp. 52–67. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2015.01.012> (In English)
- Jackson, M. J., Al-Barghouthy, G., Pearce, R. K. et al. (2004) Effect of 5-HT_{1B/D} receptor agonist and antagonist administration on motor function in haloperidol and MPTP-treated common marmosets. *Pharmacology Biochemistry & Behavior*, vol. 79, no. 3, pp. 391–400. <https://doi.org/10.1016/j.pbb.2004.07.015> (In English)
- Jaunarajs, K. L., Dupre, K. B., Steiniger, A. et al. (2009) Serotonin 1B receptor stimulation reduces D1 receptor agonist-induced dyskinesia. *Neuroreport*, vol. 20, no. 14, pp. 1265–1269. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3283300fd7> (In English)
- Ji, Q., Yang, Y., Xiong, Y. et al. (2023) Blockade of adenosine A_{2A} receptors reverses early spatial memory defects in the APP/PS1 mouse model of Alzheimer's disease by promoting synaptic plasticity of adult-born granule cells. *Alzheimer's Research & Therapy*, vol. 15, no. 1, article 187. <https://doi.org/10.1186/s13195-023-01337-z> (In English)
- Joel, D., Weiner, I. (1997) The connections of the primate subthalamic nucleus: Indirect pathways and the open-interconnected scheme of basal ganglia-thalamocortical circuitry. *Brain Research Reviews*, vol. 23, no. 1–2, pp. 62–78. [https://doi.org/10.1016/s0165-0173\(96\)00018-5](https://doi.org/10.1016/s0165-0173(96)00018-5) (In English)
- Joutsa, J., Horn, A., Hsu, J., Fox, M. D. (2018) Localizing parkinsonism based on focal brain lesions. *Brain*, vol. 141, no. 8, pp. 2445–2456. <https://doi.org/10.1093/brain/awy161> (In English)
- Kaar, S. J., Natesan, S., McCutcheon, R., Howes, O. D. (2020) Antipsychotics: Mechanisms underlying clinical response and side-effects and novel treatment approaches based on pathophysiology. *Neuropharmacology*, vol. 172, article 107704. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2019.107704> (In English)
- Kalaitzakis, M., Pearce, R., Gentleman, S. (2009) Clinical correlates of pathology in the claustrum in Parkinson's disease and dementia with Lewy bodies. *Neuroscience Letters*, vol. 461, no. 1, pp. 12–15. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2009.05.083> (In English)
- Kato, H., Shiraishi, C., Hagihara, M. et al. (2024) Association between voriconazole-induced visual hallucination and dopamine in an analysis of the food and drug administration (FDA) adverse event reporting system database. *Scientific Reports*, vol. 14, article 12519. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-63504-y> (In English)
- Kinon, B. J., Leucht, S., Tammimga, C. et al. (2024) Rationale for adjunctive treatment targeting multiple mechanisms in schizophrenia. *Journal of Clinical Psychiatry*, vol. 85, no. 3, article 23nr15240. <https://doi.org/10.4088/JCP.23nr15240> (In English)
- Kitanishi, T., Matsuo, N. (2017) Organization of the claustrum-to-entorhinal cortical connection in mice. *Journal of Neuroscience*, vol. 37, no. 2, pp. 269–280. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1360-16.2016> (In English)
- Klein, M. O., Battagello, D. S., Cardoso, A. R. et al. (2019) Dopamine: Functions, signaling, and association with neurological diseases. *Cellular and Molecular Neurobiology*, vol. 39, no. 1, pp. 31–59. <https://doi.org/10.1007/s10571-018-0632-3> (In English)
- Koblan, K. S., Kent, J., Hopkins, S. C. et al. (2020) A non-D2-receptor-binding drug for the treatment of schizophrenia. *New England Journal of Medicine*, vol. 382, no. 16, pp. 1497–1506. <https://doi.org/10.1056/NEJMoa1911772> (In English)
- Koyama, Y., Kondo, M., Shimada, S. (2017) Building a 5-HT_{3A} receptor expression map in the mouse brain. *Scientific Reports*, vol. 7, article 42884. <https://doi.org/10.1038/srep42884> (In English)

- Kwon, D. K., Kwatra, M., Wang, J., Ko, H. S. (2022) Levodopa-induced dyskinesia in Parkinson's disease: Pathogenesis and emerging treatment strategies. *Cells*, vol. 11, no. 23, article 3736. <https://doi.org/10.3390/cells11233736> (In English)
- Levesque, M., Charara, A., Gagnon, S. et al. (1996) Corticostriatal projections from layer V cells in rat are collaterals of long-range corticofugal axons. *Brain Research*, vol. 709, no. 2, pp. 311–315. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(95\)01333-4](https://doi.org/10.1016/0006-8993(95)01333-4) (In English)
- Lewis, R., Bagnall, A. M., Leitner, M. (2005) Sertindole for schizophrenia. *Cochrane Database of Systematic Reviews*, no. 3, article CD001715. <https://doi.org/10.1002/14651858.CD001715.pub2> (In English)
- Lisman, J. E., Otmakhova, N. A. (2001) Storage, recall, and novelty detection of sequences by the hippocampus: elaborating on the SOCRATIC model to account for normal and aberrant effects of dopamine. *Hippocampus*, vol. 11, no. 5, pp. 551–568. <https://doi.org/10.1002/hipo.1071> (In English)
- López-Giménez, J. F., González-Maeso, J. (2018) Hallucinogens and serotonin 5-HT_{2A} receptor-mediated signaling pathways. *Current Topics in Behavioral Neurosciences*, vol. 36, pp. 45–73. https://doi.org/10.1007/7854_2017_478 (In English)
- Luo, S. X., Huang, E. J. (2016) Dopaminergic neurons and brain reward pathways: From neurogenesis to circuit assembly. *American Journal of Pathology*, vol. 186, no. 3, pp. 478–488. <https://doi.org/10.1016/j.ajpath.2015.09.023> (In English)
- Lyons, K. E., Pahwa, R., Hermanowicz, N. et al. (2019) Changing the treatment paradigm for Parkinson's disease psychosis with pimavanserin. *Expert Review of Clinical Pharmacology*, vol. 12, no. 7, pp. 681–691. <https://doi.org/10.1080/17512433.2019.1623669> (In English)
- Mandai, T., Kasahara, M., Kurimoto, E. et al. (2019) In vivo pharmacological comparison of tak-071, a positive allosteric modulator of muscarinic M₁ receptor, and xanomeline, an agonist of muscarinic M₁/M₄ receptor, in rodents. *Neuroscience*, vol. 414, pp. 60–76. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.07.003> (In English)
- Mantas, I., Flais, I., Masarapu, Y. et al. (2024) Claustrum and dorsal endopiriform cortex complex cell-identity is determined by Nurr1 and regulates hallucinogenic-like states in mice. *Nature Communications*, vol. 15, no. 1, article 8176. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-52429-9> (In English)
- Marek, G. J. (2018) Interactions of hallucinogens with the glutamatergic system: Permissive network effects mediated through cortical layer V pyramidal neurons. *Current Topics in Behavioral Neurosciences*, vol. 36, pp. 107–135. https://doi.org/10.1007/7854_2017_480 (In English)
- Martin, D. A., Nichols, C. D. (2016) Psychedelics recruit multiple cellular types and produce complex transcriptional responses within the brain. *EBioMedicine*, vol. 11, pp. 262–277. <https://doi.org/10.1016/j.ebiom.2016.08.049> (In English)
- Martin, L. P., Waszczak, B. L. (1996) Dopamine D₂ receptor-mediated modulation of the GABAergic inhibition of substantia nigra pars reticulata neurons. *Brain Research*, vol. 729, no. 2, pp. 156–169. (In English)
- Martín-Ruiz, R., Puig, M. V., Celada, P. et al. (2001) Control of serotonergic function in medial prefrontal cortex by serotonin-2A receptors through a glutamate-dependent mechanism. *Journal of Neuroscience*, vol. 21, no. 24, pp. 9856–9866. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.21-24-09856.2001> (In English)
- Meador-Woodruff, J. H., Mansour, A. et al. (1991) Distribution of D₂ dopamine receptor mRNA in the primate brain. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*, vol. 15, no. 6, pp. 885–893. [https://doi.org/10.1016/0278-5846\(91\)90016-t](https://doi.org/10.1016/0278-5846(91)90016-t) (In English)
- Medina, C., Ojea Ramos, S., Depina, A. M. et al. (2024) The role of the claustrum in the acquisition, consolidation and reconsolidation of memories in mice. *Scientific Reports*, vol. 14, article 24409. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-74419-z> (In English)
- Merighi, S., Battistello, E., Casetta, I. et al. (2021) Upregulation of cortical A_{2A} adenosine receptors is reflected in platelets of patients with alzheimer's disease. *Journal of Alzheimer's Disease*, vol. 80, no. 3, pp. 1105–1117. <https://doi.org/10.3233/JAD-201437> (In English)
- Mijnster, M. J., Isovich, E., Flügge, G., Fuchs, E. (1999) Localization of dopamine receptors in the tree shrew brain using [³H]-SCH23390 and [¹²⁵I]-epidepride. *Brain Research*, vol. 841, no. 1-2, pp. 101–113. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(99\)01795-3](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(99)01795-3) (In English)
- Morecraft, R. J., Geula, C., Mesulam, M. M. (1992) Cytoarchitecture and neural afferents of orbitofrontal cortex in the brain of the monkey. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 323, no. 3, pp. 341–358. <https://doi.org/10.1002/cne.903230304> (In English)
- Morys, J., Bobinski, M., Wegiel, J. et al. (1996) Alzheimer's disease severely affects areas of the claustrum connected with the entorhinal cortex. *Journal für Hirnforschung*, vol. 37, no. 2, pp. 173–180. (In English)
- Müller, T. (2024) Evaluating pimavanserin tartrate as a treatment in Parkinson's disease. *Expert Opinion on Pharmacotherapy*, vol. 25, no. 15, pp. 1999–2003. <https://doi.org/10.1080/14656566.2024.2417733> (In English)
- Muzerelle, A., Scotto-Lomassese, S., Bernard, J. F. et al. (2016) Conditional anterograde tracing reveals distinct targeting of individual serotonin cell groups (B5-B9) to the forebrain and brainstem. *Brain Structure & Function*, vol. 221, no. 1, pp. 535–561. <https://doi.org/10.1007/s00429-014-0924-4> (In English)
- Nair, A., Teo, Y. Y., Augustine, G. J., Graf, M. (2023) A functional logic for neurotransmitter corelease in the cholinergic forebrain pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 120, no. 28, article e2218830120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2218830120> (In English)

- Ni, R. J., Shu, Y. M., Li, T., Zhou, J. N. (2021) Whole-brain afferent inputs to the caudate nucleus, putamen, and accumbens nucleus in the tree shrew striatum. *Frontiers in Neuroanatomy*, vol. 15, article 763298. <https://doi.org/10.3389/fnana.2021.763298> (In English)
- Nikolenko, V. N., Rizaeva, N. A., Beeraka, N. M. et al. (2021) The mystery of claustral neural circuits and recent updates on its role in neurodegenerative pathology. *Behavioral and Brain Functions*, vol. 17, no. 1, article 8. <https://doi.org/10.1186/s12993-021-00181-1> (In English)
- Norimoto, H., Fenk, L. A., Li, H. H. et al. (2020) A claustrum in reptiles and its role in slow-wave sleep. *Nature*, vol. 578, pp. 413–418. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-1993-6> (In English)
- Ochiishi, T., Chen, L., Yukawa, A. et al. (1999) Cellular localization of adenosine A1 receptors in rat forebrain: Immunohistochemical analysis using adenosine A1 receptor-specific monoclonal antibody. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 411, no. 2, pp. 301–316. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19990823\)411:2%3C301::AID-CNE10%3E3.0.CO;2-H](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19990823)411:2%3C301::AID-CNE10%3E3.0.CO;2-H) (In English)
- Ogawa, S. K., Cohen, J. Y., Hwang, D. et al. (2014) Organization of monosynaptic inputs to the serotonin and dopamine neuromodulatory systems. *Cell Reports*, vol. 8, no. 4, pp. 1105–1118. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2014.06.042> (In English)
- O'Mara, S. M., Aggleton, J. P. (2019) Space and memory (far) beyond the hippocampus: many subcortical structures also support cognitive mapping and mnemonic processing. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 13, article 52. <https://doi.org/10.3389/fncir.2019.00052> (In English)
- Palchadhuri, M., Flügge, G. (2005) 5-HT_{1A} receptor expression in pyramidal neurons of cortical and limbic brain regions. *Cell and Tissue Research*, vol. 321, no. 2, pp. 159–172. <https://doi.org/10.1007/s00441-005-1112-x> (In English)
- Panchal, S. C., Ondo, W. G. (2018) Treating hallucinations and delusions associated with Parkinson's disease psychosis. *Current Psychiatry Reports*, vol. 20, article 3. <https://doi.org/10.1007/s11920-018-0869-z> (In English)
- Parent, M., Parent, A. (2006) Single-axon tracing study of corticostriatal projections arising from primary motor cortex in primates. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 496, no. 2, pp. 202–213. <https://doi.org/10.1002/cne.20925> (In English)
- Patru, M. C., Reser, D. H. (2015) A new perspective on delusional states — evidence for claustrum involvement. *Frontiers in Psychiatry*, vol. 6, article 158. <https://doi.org/10.3389/fpsy.2015.00158> (In English)
- Perry, E. K., Perry, R. H. (1995) Acetylcholine and hallucinations: Disease-related compared to drug-induced alterations in human consciousness. *Brain and Cognition*, vol. 28, no. 3, pp. 240–258. <https://doi.org/10.1006/brcg.1995.1255> (In English)
- Piggott, M. A., Owens, J., O'Brien, J. et al. (2003) Muscarinic receptors in basal ganglia in dementia with Lewy bodies, Parkinson's disease and Alzheimer's disease. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, vol. 25, no. 3, pp. 161–173. [https://doi.org/10.1016/s0891-0618\(03\)00002-4](https://doi.org/10.1016/s0891-0618(03)00002-4) (In English)
- Pimplikar, S. W., Nixon, R. A., Robakis, N. K. et al. (2010) Amyloid-independent mechanisms in Alzheimer's disease pathogenesis. *Journal of Neuroscience*, vol. 30, no. 45, pp. 14946–14954. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4305-10.2010> (In English)
- Pinna, A., Parekh, P., Morelli, M. (2023) Serotonin 5-HT_{1A} receptors and their interactions with adenosine A_{2A} receptors in Parkinson's disease and dyskinesia. *Neuropharmacology*, vol. 226, article 109411. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2023.109411> (In English)
- Pirone, A., Miragliotta, V., Ciregia, F. et al. (2018) The catecholaminergic innervation of the claustrum of the pig. *Journal of Anatomy*, vol. 232, no. , pp. 158–166. <https://doi.org/10.1111/joa.12706> (In English)
- Preda, A., Shapiro, B. B. (2020) A safety evaluation of aripiprazole in the treatment of schizophrenia. *Expert Opinion on Drug Safety*, vol. 19, no. 2, pp. 1529–1538. <https://doi.org/10.1080/14740338.2020.1832990> (In English)
- Qadir, H., Stewart, B. W., VanRyzin, J. W. et al. (2022) The mouse claustrum synaptically connects cortical network motifs. *Cell Reports*, vol. 41, no. 12, article 111860. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2022.111860> (In English)
- Reeder, R. R. (2017) Individual differences shape the content of visual representations. *Vision Research*, vol. 141, pp. 266–281. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2016.08.008> (In English)
- Rioux, A., Fabre, V., Lesch, K. P. et al. (1999). Adaptive changes of serotonin 5-HT_{2A} receptors in mice lacking the serotonin transporter. *Neuroscience Letters*, vol. 262, no. 2, pp. 113–116. [https://doi.org/10.1016/s0304-3940\(99\)00049-x](https://doi.org/10.1016/s0304-3940(99)00049-x) (In English)
- Rissardo, J. P., Durante, Í., Sharon, I., Fornari Caprara, A. L. (2022) Pimavanserin and Parkinson's disease psychosis: A narrative review. *Brain Sciences*, vol. 12, no. 10, article 1286. <https://doi.org/10.3390/brainsci12101286> (In English)
- Robles Bayón, A., Tirapu de Sagrario, M. G., Gude Sampedro, F. (2017) Auditory hallucinations in cognitive neurology. *Neurologia*, vol. 32, no. 6, pp. 345–354. <https://doi.org/10.1016/j.nrl.2015.12.019> (In English)
- Rodríguez-Vidal, L., Alcauter, S., Barrios, F. A. (2024) The functional connectivity of the human claustrum, according to the human connectome project database. *PLoS One*, vol. 19, no. 4, article e0298349. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0298349> (In English)
- Rombo, D. M., Newton, K., Nissen, W. et al. (2015) Synaptic mechanisms of adenosine A_{2A} receptor-mediated hyperexcitability in the hippocampus. *Hippocampus*, vol. 25, no. 5, pp. 566–580. <https://doi.org/10.1002/hipo.22392> (In English)

- Rootes-Murdy, K., Goldsmith, D. R., Turner, J. A. (2022) Clinical and structural differences in delusions across diagnoses: A systematic review. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, vol. 15, article 726321. <https://doi.org/10.3389/fnint.2021.726321> (In English)
- Rose, S., Jackson, M. J., Smith, L. A. et al. (2006) The novel adenosine A_{2a} receptor antagonist ST1535 potentiates the effects of a threshold dose of L-DOPA in MPTP treated common marmosets. *European Journal of Pharmacology*, vol. 546, no. 1–3, pp. 82–87. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2006.07.017> (In English)
- Selden, N. R., Gitelman, D. R., Salamon-Murayama, N. et al. (1998) Trajectories of cholinergic pathways within the cerebral hemispheres of the human brain. *Brain*, vol. 121, no. 12, pp. 2249–2257. <https://doi.org/10.1093/brain/121.12.2249> (In English)
- Seo, E. H., Choo, I. L. & For the Alzheimer's disease neuroimaging initiative. (2016) Amyloid-independent functional neural correlates of episodic memory in amnesic mild cognitive impairment. *European Journal of Nuclear Medicine and Molecular Imaging*, vol. 43, no. 6, pp. 1088–1095. <https://doi.org/10.1007/s00259-015-3261-9> (In English)
- Shao, N. J., Shang, H. (2015) Voxelwise meta-analysis of gray matter anomalies in Parkinson variant of multiple system atrophy and Parkinson's disease using anatomic likelihood estimation. *Neuroscience Letters*, vol. 587, pp. 79–86. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2014.12.007> (In English)
- Silkis, I. (2001) The cortico-basal ganglia-thalamocortical circuit with synaptic plasticity. II. Mechanism of synergistic modulation of thalamic activity via the direct and indirect pathways through the basal ganglia. *Biosystems*, vol. 59, no. 1, pp. 7–14. [https://doi.org/10.1016/s0303-2647\(00\)00135-0](https://doi.org/10.1016/s0303-2647(00)00135-0) (In English)
- Silkis, I. G. (2002a) Unified postsynaptic mechanism of the influence of various neuromodulators on the modification of excitatory and inhibitory inputs to hippocampal neurons (Hypothesis). *Uspekhi Fiziologicheskikh Nauk*, vol. 33, no. 1, pp. 40–56. (In Russian)
- Silkis, I. G. (2002b) Possible mechanism of neuromodulators and modifiable inhibition on long-term potentiation and depression of excitatory inputs to major hippocampal neurons. *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 52, no. 4, pp. 392–405. (In Russian)
- Silkis, I. G. (2005) Role of the basal ganglia in the occurrence of visual hallucinations (hypothetical mechanism). *I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 55, no. 5, pp. 502–607. (In Russian)
- Silkis, I. (2007) A hypothetical role of cortico-basal ganglia-thalamocortical loops in visual processing. *Biosystems*, vol. 89, no. 1–3, pp. 227–235. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2006.04.020>
- Silkis, I. G. (2011) Benefits of Hierarchical Generalization and Storage of the Representations of “Object — Place” Associations in the Hippocampal Subfields (A Hypothesis). *I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 61, no. 1, pp. 5–23. (In Russian)
- Silkis, I. G. (2013) Mechanisms of dopamine influence on basal ganglia functioning and motion selection (Model matching). *Neirokhimiya*, vol. 30, no. 4, pp. 305–313. <https://doi.org/10.7868/s1027813313030138> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2014a) Mutual influence of serotonin and dopamine on the functioning of the dorsal striatum and motor activity (Hypothetical mechanism). *Neirokhimiya*, vol. 31, no. 3, pp. 185–199. <https://doi.org/10.7868/S102781331403011X> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2014b) The reasons for preferential use of A2A antagonists for improvement of locomotor activity and learning. *Neirokhimiya*, vol. 31, no. 4, pp. 287–299. <https://doi.org/10.7868/S1027813314040074> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2018) A neurochemical approach to the search for drugs for the treatment of symptoms of Alzheimer's disease. *Neirokhimiya*, vol. 35, no. 1, pp. 14–22. <https://doi.org/10.7868/S1027813318010132> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2023a) On the similarity of the mechanisms of processing olfactory, auditory and visual information in the CNS (A hypothesis). *Neirokhimiya*, vol. 40, no. 1, pp. 35–47. <https://doi.org/10.31857/S1027813323010193> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2023b) Possible mechanisms of interdependent processing of multimodal sensory and spatial information in the CNS. *Integrative Physiology*, vol. 4, no. 1, pp. 18–42. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2023-4-1-18-42> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2024) Possible mechanism for perception of auditory-verbal hallucinations in schizophrenia and approaches to their attenuation. *Neurochemical Journal*, vol. 41, no. 2, pp. 124–139. <https://doi.org/10.31857/S10227813324020032> (In Russian)
- Silkis, I. G., Markevich, V. A. (2017) The influence of acetylcholine, dopamine, and GABA on the functioning of the corticostriatal neuronal network in Alzheimer's and Parkinson's diseases: A hypothetical mechanism. *Neirokhimiya*, vol. 34, no. 4, pp. 16–30. <https://doi.org/10.7868/S1027813316040105> (In Russian)
- Silva, A. C., Lemos, C., Gonçalves, F. Q. et al. (2018) Blockade of adenosine A_{2A} receptors recovers early deficits of memory and plasticity in the triple transgenic mouse model of Alzheimer's disease. *Neurobiology of Disease*, vol. 117, pp. 72–81. <https://doi.org/10.1016/j.nbd.2018.05.024> (In English)
- Sitte, H. H., Pifl, C., Rajput, A. H. et al. (2017) Dopamine and noradrenaline, but not serotonin, in the human claustrum are greatly reduced in patients with Parkinson's disease: Possible functional implications. *European Journal of Neuroscience*, vol. 45, no. 1, pp. 192–197. <https://doi.org/10.1111/ejn.13435> (In English)
- Smith, J. B., Alloway, K. D. (2010) Functional specificity of claustrum connections in the rat: Interhemispheric communication between specific parts of motor cortex. *Journal of Neuroscience*, vol. 30, no. 50, pp. 16832–16844. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4438-10.2010> (In English)

- Sorrentino, P., Iuliano, A., Polverino, A. et al. (2014) The dark sides of amyloid in Alzheimer's disease pathogenesis. *FEBS Letters*, vol. 588, no. 5, pp. 641–652. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2013.12.038> (In English)
- Spoelstra, S. K., Bruggeman, R., Knegtering, H. (2021) An antipsychotic without dopamine receptor blockade? *Tijdschrift voor Psychiatrie*, vol. 63, no. 11, pp. 804–809. (In English)
- Sun, Y., Liu, C., He, L. (2024) Adenosine A2A receptor antagonist Sch58261 improves the cognitive function in Alzheimer's disease model mice through activation of Nrf2 via an autophagy-dependent pathway. *Antioxidants & Redox Signaling*, vol. 41, no. 16-18, pp. 1117–1133. <https://doi.org/10.1089/ars.2023.0455> (In English)
- Swainston Harrison, T., Perry, C. M. (2004) Aripiprazole: A review of its use in schizophrenia and schizoaffective disorder. *Drugs*, vol. 64, no. 15, pp. 1715–1736. <https://doi.org/10.2165/00003495-200464150-00010> (In English)
- Takahashi, M., Ito, S., Tsuji, Y., Horiguchi, S. (2022a) Safety and effectiveness of istradefylline as add-on therapy to levodopa in patients with Parkinson's disease: Final report of a post-marketing surveillance study in Japan. *Journal of the Neurological Sciences*, vol. 443, article 120479. <https://doi.org/10.1016/j.jns.2022.120479> (In English)
- Takahashi, M., Shimokawa, T., Koh, J. et al. (2022b) Efficacy and safety of istradefylline in patients with Parkinson's disease presenting with postural abnormalities: Results from a multicenter, prospective, and open-label exploratory study in Japan. *Journal of the Neurological Sciences*, vol. 432, article 120078. <https://doi.org/10.1016/j.jns.2021.120078> (In English)
- Terem, A., Gonzales, B. J., Peretz-Rivlin, N. et al. (2020) Claustral neurons projecting to frontal cortex mediate contextual association of reward. *Current Biology*, vol. 30, no. 18, pp. 3522–3532. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.064> (In English)
- Thomsen, M., Stoica, A., Christensen, K. V. et al. (2022) Synergistic effect of serotonin 1A and serotonin 1B/D receptor agonists in the treatment of L-DOPA-induced dyskinesia in 6-hydroxydopamine-lesioned rats. *Experimental Neurology*, vol. 358, article 114209. <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2022.114209> (In English)
- Torres-Yaghi, Y., Qian, J., Cummings, H. et al. (2025) Comparative safety of istradefylline among Parkinson disease adjunctive therapies: A systematic review and meta-analysis of randomized controlled studies. *Clinical Neuropharmacology*, vol. 48, no. 1, pp. 7–12. <https://doi.org/10.1097/WNF.0000000000000620> (In English)
- Uchida, S., Kadowaki-Horita, T., Kanda, T. (2014) Effects of the adenosine A_{2A} receptor antagonist on cognitive dysfunction in Parkinson's disease. *International Review of Neurobiology*, vol. 119, pp. 169–189. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801022-8.00008-8> (In English)
- Van Lutterveld, R., Diederer, K. M., Koops, S. et al. (2013) The influence of stimulus detection on activation patterns during auditory hallucinations. *Schizophrenia Research*, vol. 145, no. 1–3, pp. 27–32. <https://doi.org/10.1016/j.schres.2013.01.004> (In English)
- Vakalopoulos, C. (2013) A cholinergic hypothesis of the unconscious in affective disorders. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 7, article 220. <https://doi.org/10.3389/fnins.2013.00220> (In English)
- Wang, D., Schneider-Thoma, J., Sifakis, S. et al. (2024) Long-acting injectable second-generation antipsychotics vs placebo and their oral formulations in acute schizophrenia: A systematic review and meta-analysis of randomized-controlled-trials. *Schizophrenia Bulletin*, vol. 50, no. 1, pp. 132–144. <https://doi.org/10.1093/schbul/sbad089> (In English)
- Wang, Q., Ng, L., Harris, J. A. et al. (2017) Organization of the connections between claustrum and cortex in the mouse. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 525, no. 6, pp. 1317–1346. <https://doi.org/10.1002/cne.24047> (In English)
- Wang, Q., Wang, Y., Kuo, H. C. et al. (2023) Regional and cell-type-specific afferent and efferent projections of the mouse claustrum. *Cell Reports*, vol. 42, no. 2, article 112118. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2023.112118> (In English)
- Weiss, C., Weible, A. P., Galvez, R., Disterhoft, J. F. (2006) Forebrain-cerebellar interactions during learning. *Cell science*, vol. 3, no. 2, pp. 200–230. (In English)
- Williams-Gray, C. H., Foltynie, T., Lewis, S. J. G., Barker, R. A. (2006) Cognitive deficits and psychosis in Parkinson's disease: A review of pathophysiology and therapeutic options. *CNS Drugs*, vol. 20, no. 6, pp. 477–505. <https://doi.org/10.2165/00023210-200620060-00004> (In English)
- Wójcik, S., Dziwiątkowski, J., Klejbor, I. et al. (2006) The anatomical relationships between the serotonergic afferents and the neurons containing calcium-binding proteins in the rat claustrum. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, vol. 66, no. 1, pp. 33–42. <https://doi.org/10.55782/ane-2006-1585> (In English)
- Wong, K. L. L., Graf, M., Augustine, G. J. (2024) Serotonin inhibition of claustrum projection neurons: Ionic mechanism, receptor subtypes and consequences for claustrum computation. *Cells*, vol. 13, no. 23, article 1980. <https://doi.org/10.3390/cells13231980> (In English)
- Wong, K. L. L., Nair, A., Augustine, G. J. (2021) Changing the cortical conductor's tempo: Neuromodulation of the claustrum. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 15, article 658228. <https://doi.org/10.3389/fncir.2021.658228> (In English)
- Yoon, H. J., Kim, S. G., Kim, S. H. et al. (2019) Distinct neural correlates of executive function by amyloid positivity and associations with clinical progression in mild cognitive impairment. *Yonsei Medical Journal*, vol. 60, no. 10, pp. 935–943. <https://doi.org/10.3349/ymj.2019.60.10.935> (In English)

- Yu, S. P., Jiang, M., Berglund, K., Wei, L. (2023) Strain hypothesis and additional evidence of the GluN3A deficiency-mediated pathogenesis of Alzheimer's disease. *Alzheimer's & Dementia*, vol. 19, no. 9, pp. 4267–4269. <https://doi.org/10.1002/alz.13374> (In English)
- Zedde, M., Quatralo, R., Cossu, G. et al. (2025) The role of the claustrum in Parkinson's disease and vascular parkinsonism: A matter of network? *Life*, vol. 15, no. 2, article 180. <https://doi.org/10.3390/life15020180> (In English)
- Zhong, W., Wu, A., Berglund, K. et al. (2022) Pathogenesis of sporadic Alzheimer's disease by deficiency of NMDA receptor subunit GluN3A. *Alzheimer's & Dementia*, vol. 18, no. 2, pp. 222–239. <https://doi.org/10.1002/alz.12398> (In English)
- Zhu, J., Hafycz, J., Keenan, B. T. et al. (2020) Acute sleep loss upregulates the synaptic scaffolding protein, homer1a, in non-canonical sleep/wake brain regions, claustrum, piriform and cingulate cortices. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 14, article 188. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.00188> (In English)
- Zingg, B., Dong, H. W., Tao, H. W., Zhang, L. I. (2018) Input-output organization of the mouse claustrum. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 526, no. 15, pp. 2428–2443. <https://doi.org/10.1002/cne.24502> (In English)



Check for updates

Обзоры

УДК 612.82

EDN LPUNMI

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-77-88>

Обзор отечественных и мировых подходов к пониманию механизмов реализации эффектов транскраниальной стимуляции постоянным током

И. Б. Сиваченко ¹, О. А. Любашина ¹

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

Сведения об авторах

Иван Борисович Сиваченко, SPIN-код: 4049-8950, Scopus AuthorID: 55882139900, ResearcherID: AAC-8883-2022, ORCID: 0000-0001-8548-8823, e-mail: avans_d@mail.ru

Ольга Анатольевна Любашина, SPIN-код: 5257-4057, Scopus AuthorID: 6505777191, ResearcherID: A-6241-2017, ORCID: 0000-0002-6296-4628, e-mail: lyubashinaoa@infran.ru

Для цитирования: Сиваченко, И. Б., Любашина, О. А. (2026) Обзор отечественных и мировых подходов к пониманию механизмов реализации эффектов транскраниальной стимуляции постоянным током.

Интегративная физиология, т. 7, № 1, с. 77–88. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-77-88> EDN LPUNMI

Получена 27 сентября 2025; прошла рецензирование 4 ноября 2025; принята 7 ноября 2025.

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

Права: © И. Б. Сиваченко, О. А. Любашина (2026). 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. Понимание механизмов модуляции центральной нервной системы с помощью процедур транскраниальной электрической стимуляции является важной задачей современной физиологии и психофизиологии. Среди конкретных методов неинвазивной стимуляции транскраниальная стимуляция постоянным током (tDCS) вызывает неуклонно растущий интерес ученых, клиницистов и общественность в связи с расширяющимся использованием в качестве инструмента в фундаментальных и прикладных исследованиях, а также клинических испытаниях. Масштаб и широта исследований с применением процедур tDCS требуют тщательного рассмотрения механизмов, а именно физиологических изменений, вызванных стимуляцией. Это необходимо в том числе для лучшего понимания его применения в качестве инструмента исследования или лечения. Использование сведений о механизмах наблюдаемых эффектов tDCS поможет разработать оптимальные протоколы стимуляции, что приведет к улучшению результатов применения метода, а также к росту доверия к его клиническому использованию. В данной статье рассматриваются основы метода модуляции нейрональной активности посредством транскраниальной стимуляции постоянным током. В обзоре собраны сведения из отечественных и зарубежных исследований о механизмах реализации эффектов транскраниальной стимуляции постоянным током с добавлением сведений последних пяти лет.

Ключевые слова: транскраниальная стимуляция постоянным током, микрополяризация, модуляция активности нейронов, потенцирование мембраны нейронов, нейромодуляция, эффект поляризации

Review of domestic and international approaches to understanding the mechanisms of transcranial direct current stimulation (tDCS) effects

I. B. Sivachenko ¹, O. A. Lyubashina ¹

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

Authors

Ivan B. Sivachenko, SPIN: 4049-8950, Scopus AuthorID: 55882139900, ResearcherID: AAC-8883-2022, ORCID: 0000-0001-8548-8823, e-mail: avans_d@mail.ru

Olga A. Lyubashina, SPIN: 5257-4057, Scopus AuthorID: 6505777191, ResearcherID: A-6241-2017, ORCID: 0000-0002-6296-4628, e-mail: lyubashinaoa@infran.ru

For citation: Sivachenko, I. B., Lyubashina, O. A. (2026) Review of domestic and international approaches to understanding the mechanisms of transcranial direct current stimulation (tDCS) effects. *Integrative Physiology*, vol. 7, no. 1, pp. 77–88. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-77-88> EDN LPUNMI

Received 27 September 2025; reviewed 4 November 2025; accepted 7 November 2025.

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

Copyright: © I. B. Sivachenko, O. A. Lyubashina (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. Understanding the mechanisms by which transcranial electrical stimulation procedures modulate the central nervous system is a crucial task in modern physiology and psychophysiology. Among the specific methods of non-invasive stimulation, transcranial direct current stimulation (tDCS) continues to attract steadily growing interest from scientists, clinicians, and the general public, given its expanding use as a tool in basic and applied research, as well as in clinical trials. The scale and breadth of research employing tDCS procedures necessitate careful consideration of the underlying mechanisms — specifically, the stimulation-induced physiological alterations — to enhance the understanding of its utility as a research or therapeutic tool. Understanding the mechanisms underlying the observed effects of tDCS will aid in the development of optimal stimulation protocols, leading to improved outcomes and greater confidence in its clinical application. This article reviews the fundamentals of neuronal activity modulation via tDCS. The review synthesizes findings from both Russian and international studies on the mechanisms underlying tDCS effects, incorporating data from the last five years.

Keywords: transcranial direct current stimulation (tDCS), micropolarization, neuronal activity modulation, neuronal membrane potentiation, neuromodulation, polarization effect

Введение

Возможность модулировать электрическую активность нейронов десятилетиями привлекает к себе внимание многих учёных-физиологов. В последние годы, как в клинических, так и в доклинических научных исследованиях (Jackson et al. 2016; Jung et al. 2020; Notturmo et al. 2014; Rizzo et al. 2014; Wu et al. 2020), значительно возрос интерес к транскраниальной стимуляции постоянным током — методу лечения различных неврологических симптомов.

Предположительно электрические воздействия могут помочь в создании временных или отчасти постоянных желаемых функциональных изменений. На протяжении многих лет разрабатывались различные способы достижения этих целей, часть из которых основана на стимуляции постоянным током.

Транскраниальная стимуляция постоянным током (transcranial direct current stimulation или «tDCS») — методика неинвазивного воздействия током малой силы на корковые проекции головного мозга (Князева и др. 2019). Ряд авторов показал эффективность применения метода tDCS как для восстановления функций при патологических процессах (Князева и др. 2019; Кожухов, Должич 2017; Чайванов, Чудина 2011), так и для функционального улучшения протекания внутримозговых процессов в норме (Брагина и др. 2018; Каркищенко и др. 2011, 2017; Чайванов, Каркищенко 2011).

Отмечен высокий потенциал влияния tDCS на внимание, память и моторику здоровых добровольцев (Липатова и др. 2018; Braun 2016; Joys et al. 2020). Также было исследовано опосредованное tDCS повышение работоспособности здоровых лиц. В исследованиях Д. Б. Чайванова

и Ю. А. Чудиной (Чайванов, Чудина 2011) отмечено, что использование метода tDCS способствует снижению тяжести симптомов синдрома хронической усталости; нормализует процессы вегетативной регуляции (сосудистого тонуса, артериального давления; стимуляции гуморального и клеточного иммунитета); нормализует психофизиологическое состояние; оказывает антистрессорный и антидепрессивный эффекты; повышает работоспособность, снижает утомляемость, улучшает настроение и др.

Метод транскраниальной стимуляции постоянным током широко применяется в зарубежных странах. На Западе и в странах Азии при работе с патологиями процедуры предполагают ток силой 1–3 мА (длительность процедуры 30–45 минут, курс 7–10 ежедневных сеансов), тогда как к здоровым добровольцам применяется ток до 2 мА (процедура длится до 20 минут, обычно достаточно одного-двух сеансов) (Каркищенко и др. 2011; Чайванов, Чудина 2011).

В отечественной практике метод tDCS носит название «транскраниальная микрополяризация» (ТКМП) поскольку используются токи меньшей силы — 0,15–0,35 мА при том же времени экспозиции (Филимонова, Борсуков 2009). В экспериментальных исследованиях показано, что при ТКМП эффективны токи малой силы 0,1–3 мА при рабочей поверхности электродов 0,5–1 см².

Физиологические механизмы tDCS

Однако несмотря на пристальное внимание со стороны научного сообщества к методу tDCS, механизмы регистрируемых в клинике эффектов продолжают оставаться не в полной мере раскрытыми. Так, остаётся под вопросом факт потенцирования мембраны нейронов коры головного мозга при воздействии постоянного тока слабой силы (Малыгин 2009; Мухина 2007; Zhao et al. 2017).

Предполагается, что физиологический механизм, лежащий в основе эффектов tDCS, заключается в изменении нейропластичности (Jung et al. 2020; Kronberg et al. 2017). Существуют работы, в которых продемонстрировано, что tDCS может усиливать нейропластичность различных структур мозга посредством иммуномодуляции (Liu et al. 2019; Pikhovych et al. 2016; Zhao et al. 2017), активирования микроглии (Pikhovych et al. 2016), нейрогенеза (Bikson et al. 2016; Pikhovych et al. 2016), нейротрофической поддержки (Jooyoung et al. 2019; Winkler et al.

2017), восстановления нейротрансмиссии, изменения содержания внеклеточных элементов, влияния на синаптическую активность (Jackson et al. 2017).

Согласно отечественным представлениям о механизмах воздействия, токи малой силы приводят в первую очередь к оптимизации функционального состояния нервной ткани.

По результатам экспериментальных исследований и сформулированных на их основе теоретических представлений можно выделить две взаимосвязанные категории явлений, развивающихся в головном мозге при транскраниальном воздействии слабым постоянным током (Мухина 2007; Филимонова, Борсуков 2009; Чайванов, Каркищенко 2011). К первой категории относятся физико-химические изменения, которые обеспечиваются механизмами избирательной ионной проводимости, преимущественно в местах аппликации тока. Физико-химические процессы в зонах аппликации тока являются своего рода триггерами запуска изменений ионного состава близлежащих тканей и физиологических жидкостей и развертывания каскада дистантных физиолого-биохимических изменений в головном мозге.

Вторая категория явлений — физиолого-биохимические преобразования в центральной нервной системе, которые носят системно-селективный характер (Филимонова, Борсуков 2009). Дистантные биохимические и физиологические изменения лежат в основе структурно-функциональной реорганизации и интеграции мозговых систем обеспечения приспособительных функций и высшей нервной деятельности.

Эффект поляризации

Так как tDCS является неинвазивным методом, то следует учитывать, что живые ткани оказывают сопротивление постоянному току. Заряженные частицы движутся в основном по выводным потокам потовых желез и волосяных фолликулов через межклеточные пространства эпидермиса, в меньшей степени дермы. Из глубоко расположенных тканей максимальный ток отмечается в жидких средах организма — периневральные пространства, кровь, лимфа (Чайванов, Каркищенко 2011).

Под электродом, располагающимся на поверхности головы, создаются поляризационные эффекты (Мухина 2007; Чайванов, Каркищенко 2011). В биологических системах нарастает электродвижущая сила противоположного направления. Под электродом возникает ток проводимости, положительно заряженные ионы движутся к катоду, а отрицательные — к аноду.

Na^+ , K^+ и Cl^- — основные носители заряда в тканях организма (Мухина 2007; Чайванов, Каркищенко 2011; Gardner-Medwin 1983). Значение критического потенциала не изменяется. Порог деполяризации, характеризующий возбудимость биосистемы, изменяется за счет сдвига мембранного потенциала покоя. При длительном воздействии подпорогового постоянного электрического тока изменяется не только мембранный потенциал, но и значение критического потенциала.

Под катодом происходит локальное изменение концентрации ионов, что влияет на возбудимость тканей. Происходит смещение уровня критического потенциала в сторону деполяризации, что свидетельствует об увеличении числа инактивированных натриевых каналов. Под анодом же происходит активация при стабильной деполяризации, что приводит к гиперполяризации мембраны и возрастанию возбудимости тканей.

В результате под катодом возбудимость снижается (катодическая депрессия Вериги); под анодом возбудимость повышается (анодическая экзальтация) (Мухина 2007; Чайванов, Каркищенко 2011).

Раздражающее действие постоянного электрического тока описывается полярным законом, содержание которого можно охарактеризовать следующими положениями (Мухина 2007).

1. Постоянный электрический ток оказывает раздражающее действие в момент включения и выключения тока (или резкого увеличения и уменьшения силы электрического тока).

2. При включении раздражающее действие проявляется только под катодом, при размыкании — под анодом.

3. Эффект катодного включения превышает действие анодного выключения. Увеличение значения тока до пороговой величины приведет к тому, что при замыкании цепи под катодом будет возникать возбуждение, т. е. генерация потенциала действия. Во время замыкания произойдет сложение пассивной деполяризации и активной деполяризации. Через некоторое время при размыкании под катодом пассивные изменения исчезнут, не будет достигнут критический уровень деполяризации и потенциал действия не возникнет. При длительном действии тока смещение критического уровня под анодом может быть существенным и достигать первоначального значения мембранного потенциала покоя. Выключение тока приведет к тому, что пассивная гиперполяризация мембраны исчезнет, мембранный потенциал покоя вернется к первоначальному значению, а это соответ-

ствует величине критического потенциала, возникнет потенциал действия (анодно-размыкательное возбуждение). Однако амплитуда потенциала действия при размыкании под анодом меньше, чем при генерации потенциала под катодом при замыкании (Мухина 2007).

Хотя эта теория может объяснить краткосрочные эффекты tDCS, она не может дать адекватного объяснения долгосрочному эффекту tDCS (Zhao et al. 2017).

Модуляция синаптической активности

Было высказано предположение, что tDCS также может индуцировать синаптические изменения, регулируя силу синаптической передачи, механизм аналогичен длительной потенциации и длительной депрессии (Zhao et al. 2017).

В начале 1980-х гг. в Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН коллективом исследователей под руководством В. П. Лебедева было продемонстрировано явление селективной активации структур антиноцицептивной системы ствола головного мозга под влиянием тока определенных характеристик (Липатова и др. 2018; Малыгин 2009; Bikson et al. 2004). Дальнейшие исследования показали связь эффектов стимуляции ствола головного мозга через покровы черепа с активацией эндогенной опиоидергической системы и подтвердили строгую зависимость эффектов от способа наложения электродов и применяемых характеристик тока. Основные эффекты обусловлены усилением продукции β -эндорфина и сопутствующими изменениями продукции других нейротрансмиттеров: дофамина, норадреналина, серотонина, ГАМК и других (Yamada, Sumiyoshi 2021).

Эффект пролонгированного действия слабых токов на мозговые механизмы при транскраниальной стимуляции связывают со следовыми изменениями синаптических потенциалов, которые не только сохраняются в течение месяцев, но и усиливаются при повторных воздействиях (Филимонова, Борсуков 2009; Barbati et al. 2022; Zaehle et al. 2010). Этот эффект определяется как феномен долговременной потенциации. Под влиянием транскраниального воздействия слабым током возникают значительные структурные перестройки, свидетельствующие о повышении синаптической активности (Мухина 2007; Филимонова, Борсуков 2009).

Посредством транссинаптических и кортикофугальных связей изменения возбудимости происходят также и в дистантно расположенных структурах (Чайванов, Каркищенко 2011; Fritsch et al. 2010). Ионные изменения, происходящие в зоне аппликации, запускают изменения

в близлежащих структурах, а физиологические жидкости распространяют эффект далее.

Изменения синаптически опосредованных вызванных реакций считаются надежными признаками долговременных пластических изменений. В большинстве современных исследований на животных рассматривались длительные изменения синаптической активности при воздействии tDCS. Были продемонстрированы модулирующие эффекты на скорость возбуждения и время синаптической передачи (Fregni et al. 2018; Nitsche et al. 2000; Notturmo et al. 2014). Классические исследования на животных показали, что слабой стимуляции постоянного тока достаточно, чтобы вызвать синаптические изменения.

Переосмысление основных механизмов влияния tDCS на нейрональную активность за последние пять лет

Проведен обзор литературы последних пяти лет с целью освещения динамики научного понимания механизмов, лежащих в основе эффектов tDCS, в широко представленных научных публикациях.

До недавнего времени регуляторные механизмы tDCS в отношении различных функций описывались в первую очередь действием мембранной поляризации и трансмембранного потенциала (Dadgar et al. 2022). Отмечалось последующее влияние на системы нейротрансмиссии, синаптическую передачу и нейрональную реорганизацию и нейрогенез (Barbati et al. 2022; Yamada, Sumiyoshi 2021). В целом, прямые или косвенные эффекты изучали на различных уровнях, включая нейрохимический и электрофизиологический.

Однако классические эффекты tDCS, основанные на возбудимости нейронов (т. е. тормозящая катодная стимуляция, по сравнению с возбуждающей анодной), не следует принимать в качестве общего принципа, поскольку некоторые условия могут превратить возбуждающие эффекты в тормозные или наоборот (Dadgar et al. 2022; Tanaka et al. 2020). В исследовании Танака с соавторами (Tanaka et al. 2020) показано, что как анодный, так и катодный tDCS могут увеличивать активность нейронов в коре головного мозга крысы под стимулирующим электродом.

В некоторых исследованиях (Milighetti et al. 2020) систематического влияния условий стимуляции tDCS (плотность тока 9,8 А/м² при 0,4 мА) на частоту или характер нейрональных импульсов не обнаружено. Эти результаты подтверждают, что при обычно используемых в ис-

следованиях характеристиках tDCS на людях или животных наблюдаемые эффекты стимуляции, вероятно, реализуются через механизмы, отличные от прямой деполяризации нейронов.

В последнее время находят подтверждение сведения (Dadgar et al. 2022; Milighetti et al. 2020; Sánchez León et al. 2021; Tanaka et al. 2020), что локальное воздействие электрического поля на нервную структуру очень сложно и зависит от ориентации оси аксона и его расстояния до источника воздействия. Показано (Sánchez León et al. 2021), что чисто деполяризующей или чисто гиперполяризующей стимуляции не существует. Ориентация аксонов может определять (Dadgar et al. 2022; Sánchez León et al. 2021), являются ли электрические поля тормозящими или возбуждающими. Считается (Dadgar et al. 2022), что синаптические окончания аксонов в два-три раза восприимчивее к эффектам поляризации, чем продолжительность аксона. В то же время ориентация дендритов может влиять на степень эффектов tDCS, но не на их направления. Сообщалось (Tanaka et al. 2020), что дендриты и сома одного нейрона по-разному реагируют на tDCS и что апикальные и базальные дендриты также демонстрируют дифференциальные ответы на tDCS.

В исследованиях (Sehatpour et al. 2020) показано, что модель «анодального возбуждения, катодного торможения», хотя и может применяться для простых типов задач двигательного ответа, неприменима для прогнозирования эффекта tDCS в случае сложного моторного обучения или сложно-совмещённых процессов. В последнее время растёт интерес к взаимосвязанности мозговых структур. Комплексные связи между нейронами определяют, как поток информации протекает через нейронные пути и, следовательно, как функционируют эти пути. В некоторых работах (Barbati et al. 2022; Dadgar et al. 2022) было обращено внимание на способность tDCS модулировать кросс-влияния между различными областями мозга, имеющими общие нейрональные системы-сети. Индуцированные электрические поля могут иметь значительную роль в синхронизации функциональных связей в различных нейронных сетях коры и лежащих ниже структурах (Dadgar et al. 2022).

Почти все клетки, ткани и органы подвергаются воздействию электрического тока, и, таким образом, стимуляция постоянным током может также вызывать важные изменения в ненейрональных структурах мозга, таких как лимфоциты, глиальные эндотелиальные клетки (Dadgar et al. 2022). Эти ненейрональные механизмы не были в достаточной степени изучены.

Существуют другие точки зрения. Поскольку tDCS наносится непосредственно на кожу, локализованные периферические нервные окончания подвергаются воздействию гораздо более сильного электрического поля, чем подлежащие корковые слои (Majdi et al. 2023; Van Boekholdt 2021; Vanneste et al. 2020). Стимуляция постоянным током может влиять на нейронные области опосредованно, т. е. через периферические нервы. В серии исследований (Vanneste et al. 2020) было показано, что стимуляция постоянным током может вызвать активацию большого затылочного нерва и улучшить память через восходящие волокна затылочного нерва к голубому пятну, способствуя высвобождению норадреналина. Этот норадренергический путь может иметь большое значение в управлении активностью гиппокампа путем изменения функциональных связей, поддерживающих консолидацию событий памяти (Vanneste et al. 2020). В другой работе (Majdi et al. 2023) отмечалось, что транскраниальная стимуляция постоянным током косвенно влияет на активность мозга через пути черепных нервов, особенно тройничного нерва. Эти ядра осуществляют контроль над центрами ствола мозга, регулирующими высвобождение нейротрансмиттеров, таких как серотонин и норадреналин, потенциально влияя на глобальную активность мозга (Majdi et al. 2023).

Тем не менее потенциальный вклад периферических механизмов в возникновение эффектов tDCS на данный момент (Van Boekholdt 2021) недостаточно систематически исследован.

Открытые вопросы и дискуссии

Однако остается много открытых вопросов и дискуссий о влиянии tDCS на отдельные нейроны.

Во-первых, дихотомии анодный — катодный, возбуждающий — ингибирующий не являются точными (Bikson et al. 2004; 2016). Модуляция мембранного потенциала не приводит непосредственно к увеличению/уменьшению возбудимости, поскольку эти понятия связаны с желаемым эффектом стимуляции. Например, деполяризация мембраны может привести к генерации потенциала действия — эффекту, который можно считать возбуждающим. Однако деполяризация дендритов может быть неблагоприятной для постсинаптических нейронов. Вероятно, увеличение мембранного потенциала снижает синаптический ответ постсинаптических нейронов, поскольку уменьшает движущую силу. Учитывая, что мембрана нейрона испытывает

специфический эффект поляризации, нельзя предполагать, что электрические поля всегда оказывают результирующее возбуждающее или тормозящее действие. Нельзя исключать, что поляризация аксонов и дендритов может быть в разной степени эффективной в модуляции клеточных функций (Rahman et al. 2013).

По мнению некоторых авторов (Bikson et al. 2004; 2016; Monai et al. 2016), исследований на экспериментальных животных *in vivo* недостаточно. Возможно, общее состояние мозга влияет на проводимость отдельных нейронов и, таким образом, на итоговые эффекты применения стимуляции.

В то время как влияние слабых электрических полей на одиночные нейроны хорошо описано как экспериментально, так и теоретически, общая структура для популяций нейронов все еще отсутствует. Вызванные ответы могут быть двусторонне модулированы слабыми электрическими полями как *in vitro*, так и *in vivo*. Эффекты могут зависеть не только от мембранной, но, возможно, и от терминальной поляризации. Стимуляция постоянным током увеличивает или уменьшает мощность гамма-колебаний, предположительно влияя на скорость возбуждения одиночных нейронов. При применении стимуляции к большим популяциям нейронов воздействие на отдельные нейроны может усиливаться динамикой нейрональных сетей.

Ряд авторов утверждает, что эффекты tDCS в отношении поляризации могут быть сильно дифференцированы от изменений порога потенциала действия на мембране отдельных нейронов до изменений активности на уровне нейрональных сетей (Radman et al. 2007), а также в отношении изменений синаптической передачи (Bikson et al. 2004), пластичности (Kris et al. 2019) и морфологических и молекулярных изменений (Pelletier, Cicchetti 2014).

Поляризация мембраны — не единственный механизм эффектов tDCS.

Согласно мнению западных авторов, еще не полностью изучено влияние электрических полей на клетки ненейронального типа (Monai et al. 2016). Например, роль в данном ракурсе глиальных клеток слабо изучена. Эти типы клеток имеют решающее значение для функции нейронов и, по-видимому, опосредуют некоторые длительные эффекты применения tDCS.

Стимуляция постоянным током может способствовать росту клеточных структур, что необходимо для реабилитационного эффекта при органических поражениях мозга. Широко используется tDCS для коррекции нарушений

речи у детей, для детей с гиперактивностью, при детском церебральном параличе и болезни Паркинсона. При воздействии микротоков, сопоставимых с физиологическим, оптимизируется морфофункциональное состояние нервного субстрата (Чайванов, Каркищенко 2011). Таким образом, корректируются нарушенные функции.

В отечественных исследованиях последних лет (Брагина и др. 2018) показано, что анодная tDCS вызывает пролонгированную дилатацию церебральных артериол и увеличение объёмного кровотока через артериолы, что усиливает капиллярный кровоток и улучшает метаболизм митохондрий вследствие улучшения доставки кислорода к тканям в интактном и травмированном мозге мыши. Механизмом tDCS-индуцированной дилатации церебральных артериол является активация eNOS и увеличение синтеза NO.

Идея о «поляризующем токе» может быть хоть и основным механизмом, рассматриваемым на данный момент, но не единственным. Вместе с тем все остальные возможные механизмы сегодня считаются вторичными по отношению к эффектам поляризации мембраны.

Заключение

В качестве заключения необходимо осветить вопрос о безопасности процедур tDCS. В настоящее время нет доказательств наличия рисков, связанных с применением транскраниальной стимуляции постоянным током.

На сегодняшний день, исходя из более чем 33 000 сеансов применения tDCS (Bikson et al. 2016) и более 1000 участников исследований, прошедших процедуру tDCS, нет никаких доказательств в пользу появления нарушений, вызванных сеансами, проведенными по стандартным протоколам в широком диапазоне

параметров стимуляции (≤ 40 мин, ≤ 4 мА, ≤ 7 сеансов).

Эти сведения также согласуются с другими работами в области безопасности применения метода (Liu et al. 2019; Moffa et al. 2017; Woods et al. 2015).

Отсутствие доказательств риска не отменяет того, что для любого протокола tDCS важна осторожность применения. Мониторинг безопасности по-прежнему является важнейшим компонентом проведения процедур. Как и в случае любого клинического исследования, необходима осторожность и ответственное отношение к применяемым коррекционным и экспериментальным методам.

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. Сиваченко Иван Борисович — идея работы, сбор данных, обработка данных, написание и редактирование рукописи;

б. Любашина Ольга Анатольевна — написание и редактирование рукописи.

Author Contributions

а. Ivan B. Sivachenko — conceptualization, data collection, data processing, manuscript writing and editing;

б. Olga A. Lyubashina — manuscript writing and editing.

Литература

- Брагина, О. А., Семячкина-Глушковская, О. В., Брагин, Д. Е. (2018) Анодная транскраниальная стимуляция постоянным током увеличивает церебральный кровоток, оксигенацию тканей и снижает неврологические нарушения у мышей в норме и в позднем посттравматическом периоде черепно-мозговой травмы. *Известия Саратовского университета. Серия: Химия. Биология. Экология*, т. 18, № 3, с. 354–360. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2018-18-3-354-360>
- Каркищенко, Н. Н., Вартанов, А. А., Чудина, Ю. А., Чайванов, Д. Б. (2017) Алгоритм расчета вариабельности и величины воздействия электрического тока на основе математической модели растекания тока при транскраниальной микрополяризации по данным стереотактических координат. *Биомедицина*, № 1, с. 4–9.
- Каркищенко, Н. Н., Чайванов Д. Б., Чудина Ю. А. (2011) Перспективы применения биологического управления для повышения эффективности электрической стимуляции мозга. *Биомедицина*, № 4, с. 19–30.

- Князева, О. В., Белоусова, М. В., Прусаков, В. Ф., Зайкова, Ф. М. (2019) Применение транскраниальной микрополяризации в комплексной реабилитации детей с расстройством экспрессивной речи. *Вестник современной клинической медицины*, т. 12, № 1, с. 64–69. [https://doi.org/10.20969/VSKM.2019.12\(1\).64-69](https://doi.org/10.20969/VSKM.2019.12(1).64-69)
- Кожухов, А. А., Должич, А. В. (2017) Роль транскраниальной микрополяризации в лечении детей с амблиопией. *Медицинский вестник Юга России*, т. 8, № 2, с. 12–18. <https://doi.org/10.21886/2219-8075-2017-8-2-12-18>
- Липатова, А. С., Каде, А. Х., Трофименко, А. И., Поляков, П. П. (2018) Коррекция стресс-индуцированных нейроиммуноэндокринных нарушений у самцов крыс с низкой устойчивостью к стрессу применением транскраниальной электростимуляции. *Человек и его здоровье*, № 3, с. 58–68. <https://doi.org/10.21626/vestnik/2018-3/09>
- Малыгин, А. В. (2009) Определение оптимальных параметров транскраниальной электростимуляции на основе математической модели нейронных структур. *Биотехносфера*, № 5 (5), с. 25–32.
- Мухина, И. В. (2007) *Физиология и биофизика возбудимых систем*. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского, 105 с.
- Чайванов, Д. Б., Каркищенко, Н. Н. (2011) Математическая модель биофизических процессов при транскраниальной микрополяризации. *Биомедицина*, № 3, с. 6–11.
- Чайванов, Д. Б., Чудина, Ю. А. (2011) Применение нейромодуляции для коррекции психофункциональных состояний в процессе трансактного анализа. *Вестник Российского университета Дружбы Народов. Серия: Психология и педагогика*, № 4, с. 38–43.
- Филимонова, А. Е., Борсуков, А. В. (2009) Использование транскраниальной электростимуляции в клинике (обзор литературы). *Вестник Смоленской медицинской академии*, № 1, с. 130–133.
- Barbati, S., Podda, M., Grassi, C. (2022) Tuning brain networks: The emerging role of transcranial direct current stimulation on structural plasticity. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, vol. 16, article 945777. <https://doi.org/10.3389/fncel.2022.945777>
- Bikson, M., Grossman, P., Thomas, C. et al. (2016) Safety of transcranial direct current stimulation: Evidence based update. *Brain Stimulation*, vol. 9, no. 5, pp. 641–661. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2016.06.004>
- Bikson, M., Inoue, M., Akiyama, H. et al. (2004) Effects of uniform extracellular DC electric fields on excitability in rat hippocampal slices in vitro. *The Journal of Physiology*, vol. 557, no. 1, pp. 175–190. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2003.055772>
- Braun, R., Klein, R., Walter, H. et al. (2016) Transcranial direct current stimulation accelerates recovery of function, induces neurogenesis and recruits oligodendrocyte precursors in a rat model of stroke. *Experimental Neurology*, vol. 279, pp. 127–136. <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2016.02.018>
- Dadgar, H., Majidi, H., Aghaei, S. (2022) Biological and neurobiological mechanisms of transcranial direct current stimulation. *Iranian Journal of Psychiatry*, vol. 17, no. 3, pp. 350–355. <https://doi.org/10.18502/ijps.v17i3.9735>
- Jung, D., Ahn, S., Pak, M. et al. (2020) Therapeutic effects of anodal transcranial direct current stimulation in a rat model of ADHD. *eLife*, vol. 9, article e56359. <https://doi.org/10.7554/eLife.56359>
- Fregni, F., Macedo, I., Spezia-Adachi, L. et al. (2018) Transcranial direct current stimulation (tDCS) prevents chronic stress-induced hyperalgesia in rats. *Brain Stimulation*, vol. 11, no. 2, pp. 299–301. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2017.11.009>
- Fritsch, B., Reis, J., Martinowich, K. et al. (2010) Direct current stimulation promotes BDNF-dependent synaptic plasticity: Potential implications for motor learning. *Neuron*, vol. 66, no. 2, pp. 198–204. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.03.035>
- Gardner-Medwin, A. (1983) Analysis of potassium dynamics in mammalian brain tissue. *The Journal of Physiology*, vol. 335, pp. 393–426. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1983.sp014541>
- Liu, H., He, X., Chen, H. et al. (2019) Neuromodulatory effects of transcranial direct current stimulation on motor excitability in rats. *Neural Plasticity*, vol. 2019, article 4252943. <https://doi.org/10.1155/2019/4252943>
- Jackson, M., Rahman, A., Lafon, B. et al. (2016) Animal models of transcranial direct current stimulation: methods and mechanisms. *Clinical Neurophysiology*, vol. 127, no. 11, pp. 3425–3454. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2016.08.016>
- Jackson, M. P., Truong, D., Brownlow, M. L. et al. (2017) Safety parameter considerations of anodal transcranial direct current stimulation in rats. *Brain, Behavior, and Immunity*, vol. 64, pp. 152–161. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2017.04.008>
- Jooyoung, O., Jinsil, H., Dongrae, C. et al. (2019) The effects of transcranial direct current stimulation on the cognitive and behavioral changes after electrode implantation surgery in rats. *Frontiers in Psychiatry*, vol. 10, article 291. <https://doi.org/10.3389/fpsy.2019.00291>
- Joyce, G., Miklasevich, M., McInturf, S. et al. (2020) Polarity and subfield specific effects of transcranial direct current stimulation on hippocampal plasticity. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 167, article 107126. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2019.107126>
- Kris, M., Pechacek, K., Modrak, C. et al. (2019) Cathodal transcranial direct-current stimulation selectively decreases impulsivity after traumatic brain injury in rats. *Journal of Neurotrauma*, vol. 36, no. 19, pp. 2827–2830. <https://doi.org/10.1089/neu.2019.6470>
- Kronberg, G., Bridi, M., Abel, T. et al. (2017) Direct current stimulation modulates LTP and LTD: Activity dependence and dendritic effects. *Brain Stimulation*, vol. 10, no. 1, pp. 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2016.10.001>

- Majdi, A., Asamoah, B., Mc Laughlin, M. (2023) Reinterpreting published tDCS results in terms of a cranial and cervical nerve co-stimulation mechanism. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 17, article 1101490. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2023.1101490>
- Moffa, A., Brunoni, A., Fregni, F. et al. (2017) Safety and acceptability of transcranial direct current stimulation for the acute treatment of major depressive episodes: Analysis of individual patient data. *Journal of Affective Disorders*, vol. 221, pp. 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.jad.2017.06.021>
- Milighetti, S., Sterzi, S., Fregni, F. et al. (2020) Effects of tDCS on spontaneous spike activity in a healthy ambulatory rat model. *Brain Stimulation*, vol. 13, no. 6, pp. 1566–1576. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2020.08.016>
- Monai, H., Ohkura, M., Tanaka, M. et al. (2016) Calcium imaging reveals glial involvement in transcranial direct current stimulation-induced plasticity in mouse brain. *Nature Communications*, vol. 7, article 11100. <https://doi.org/10.1038/ncomms11100>
- Nitsche, M., Paulus, W. (2000) Excitability changes induced in the human motor cortex by weak transcranial direct current stimulation. *The Journal of Physiology*, vol. 527, no. 3, pp. 633–639. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.2000.t01-1-00633.x>
- Notturmo, F., Pace, M., Zappasodi, F. et al. (2014) Neuroprotective effect of cathodal transcranial direct current stimulation in a rat stroke model. *Journal of the Neurological Sciences*, vol. 342, no. 1, pp. 146–151. <https://doi.org/10.1016/j.jns.2014.05.017>
- Pelletier, S., Cicchetti, F. (2014) Cellular and molecular mechanisms of action of transcranial direct current stimulation: Evidence from in vitro and in vivo models. *International Journal of Neuropsychopharmacology*, vol. 18, no. 2, article pyu047. <https://doi.org/10.1093/ijnp/pyu047>
- Pikhovych, A., Stolberg, P. N., Flitsch, L. J. et al. (2016) Transcranial direct current stimulation modulates neurogenesis and microglia activation in the mouse brain. *Stem Cells International*, vol. 2016, article 2715196. <https://doi.org/10.1155/2016/2715196>
- Radman, T., Datta, A., Peterchev, A. (2007) *In vitro* modulation of endogenous rhythms by AC electric fields: Syncing with clinical brain stimulation. *The Journal of Physiology*, vol. 584, no. 2, pp. 369–370. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2007.140947>
- Rahman, A., Reato, D., Arlotti, M. et al. (2013) Cellular effects of acute direct current stimulation: Somatic and synaptic terminal effects. *The Journal of Physiology*, vol. 591, no. 10, pp. 2563–2578. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2012.247171>
- Rizzo, V., Terranova, C., Crupi, D. et al. (2014) Increased transcranial direct current stimulation after effects during concurrent peripheral electrical nerve stimulation. *Brain Stimulation*, vol. 7, no. 1, pp. 113–121. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2013.10.002>
- Sánchez León, C., Cordones, I., Ammann, C. et al. (2021) Immediate and after effects of transcranial direct current stimulation in the mouse primary somatosensory cortex. *Scientific Reports*, vol. 11, article 3123. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82364-4>
- Sehatpour, P., Dondé, C., Hoptman, M. et al. (2020) Network-level mechanisms underlying effects of transcranial direct current stimulation (tDCS) on visuomotor learning. *Neuroimage*, vol. 223, article 117311. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117311>
- Tanaka, T., Isomura, Y., Kobayashi, K. et al. (2020) Electrophysiological effects of transcranial direct current stimulation on neural activity in the rat motor cortex. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 14, article 495. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.00495>
- Van Boekholdt, L., Kerstens, S., Khatoun, A. et al. (2021) tDCS peripheral nerve stimulation: A neglected mode of action? *Molecular Psychiatry*, vol. 26, no. 2, pp. 456–461. <https://doi.org/10.1038/s41380-020-00962-6>
- Vanneste, S., Mohan, A., Yoo, H. et al. (2020) The peripheral effect of direct current stimulation on brain circuits involving memory. *Science Advances*, vol. 6, no. 45, article eaax9538. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax9538>
- Winkler, C., Reis, J., Hoffmann, N. et al. (2017) Anodal transcranial direct current stimulation enhances survival and integration of dopaminergic cell transplants in a rat Parkinson model. *ENEURO*, vol. 4, no. 5, article ENEURO.0063-17.2017. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0063-17.2017>
- Woods, A., Antal, A., Bikson, M. et al. (2015) A technical guide to tDCS, and related non-invasive brain stimulation tools. *Clinical Neurophysiology*, vol. 127, no. 2, pp. 1031–1048. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2015.11.012>
- Wu, Y., Chien, M., Huang, C. et al. (2020) Transcranial direct current stimulation alleviates seizure severity in kainic acid-induced status epilepticus rats. *Experimental Neurology*, vol. 328, article 113264. <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2020.113264>
- Yamada, Y., Sumiyoshi, T. (2021) Neurobiological mechanisms of transcranial direct current stimulation for psychiatric disorders; neurophysiological, chemical, and anatomical considerations. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 15, article 631838. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2021.631838>
- Zaehle, T., Rach, S., Herrmann, C. (2010) Transcranial alternating current stimulation enhances individual alpha activity in human EEG. *PLoS One*, vol. 5, no. 11, article e13766. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013766>
- Zhao, H., Qiao, L., Fan, D. et al. (2017) Modulation of brain activity with noninvasive transcranial direct current stimulation (tDCS): Clinical applications and safety concerns. *Frontiers in Psychology*, vol. 8, article 685. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00685>

References

- Barbati, S., Podda, M., Grassi, C. (2022) Tuning brain networks: The emerging role of transcranial direct current stimulation on structural plasticity. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, vol. 16, article 945777. <https://doi.org/10.3389/fncel.2022.945777> (In English)
- Bikson, M., Grossman, P., Thomas, C. et al. (2016) Safety of transcranial direct current stimulation: Evidence based update. *Brain Stimulation*, vol. 9, no. 5, pp. 641–661. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2016.06.004> (In English)
- Bikson, M., Inoue, M., Akiyama, H. et al. (2004) Effects of uniform extracellular DC electric fields on excitability in rat hippocampal slices in vitro. *The Journal of Physiology*, vol. 557, no. 1, pp. 175–190. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2003.055772> (In English)
- Bragina, O. A., Semyachkina-Glushkovskaya, O. V., Bragin, D. E. (2018) Anodal transcranial direct current stimulation increases cerebral blood flow, tissue oxygenation and reduces neurological disorders in mice in normal conditions and in the late post-traumatic period of traumatic brain injury. *Izvestiya of Saratov University. New Series. Series: Chemistry. Biology. Ecology*, vol. 18, no. 3, pp. 354–360. (In Russian)
- Braun, R., Klein, R., Walter, H. et al. (2016) Transcranial direct current stimulation accelerates recovery of function, induces neurogenesis and recruits oligodendrocyte precursors in a rat model of stroke. *Experimental Neurology*, vol. 279, pp. 127–136. <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2016.02.018> (In English)
- Chaivanov, D. B., Chudina, Yu. A. (2011) Application of neuromodular techniques for correction of personality characteristics in the course of transactional analysis. *RUDN Journal of Psychology and Pedagogics*, no. 4, pp. 38–43. (In Russian)
- Chaivanov, D. B., Karkishchenko, N. N. (2011) Mathematical model of biophysical processes at transcranial micropolarization. *Biomedicine*, no. 3, pp. 6–11. (In Russian)
- Dadgar, H., Majidi, H., Aghaei, S. (2022) Biological and neurobiological mechanisms of transcranial direct current stimulation. *Iranian Journal of Psychiatry*, vol. 17, no. 3, pp. 350–355. (In English)
- Jung, D., Ahn, S., Pak, M. et al. (2020) Therapeutic effects of anodal transcranial direct current stimulation in a rat model of ADHD. *eLife*, vol. 9, article e56359. <https://doi.org/10.7554/eLife.56359> (In English)
- Filimonova, A. E., Borsukov, A. V. (2009) Use of transcranial electrical stimulation in clinical practice (literature review). *Vestnik of the Smolensk State Medical Academy*, no. 1, pp. 130–133. (In Russian)
- Fregni, F., Macedo, I., Spezia-Adachi, L. et al. (2018) Transcranial direct current stimulation (tDCS) prevents chronic stress-induced hyperalgesia in rats. *Brain Stimulation*, vol. 11, no. 2, pp. 299–301. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2017.11.009> (In English)
- Fritsch, B., Reis, J., Martinowich, K. et al. (2010) Direct current stimulation promotes BDNF-dependent synaptic plasticity: Potential implications for motor learning. *Neuron*, vol. 66, no. 2, pp. 198–204. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.03.035> (In English)
- Gardner-Medwin, A. (1983) Analysis of potassium dynamics in mammalian brain tissue. *The Journal of Physiology*, vol. 335, pp. 393–426. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1983.sp014541> (In English)
- Liu, H., He, X., Chen, H. et al. (2019) Neuromodulatory effects of transcranial direct current stimulation on motor excitability in rats. *Neural Plasticity*, vol. 2019, article 4252943. <https://doi.org/10.1155/2019/4252943> (In English)
- Jackson, M., Rahman, A., Lafon, B. et al. (2016) Animal models of transcranial direct current stimulation: methods and mechanisms. *Clinical Neurophysiology*, vol. 127, no. 11, pp. 3425–3454. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2016.08.016> (In English)
- Jackson, M. P., Truong, D., Brownlow, M. L. et al. (2017) Safety parameter considerations of anodal transcranial direct current stimulation in rats. *Brain, Behavior and Immunity*, vol. 64, pp. 152–161. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2017.04.008> (In English)
- Jooyoung, O., Jinsil, H., Dongrae, C. et al. (2019) The effects of transcranial direct current stimulation on the cognitive and behavioral changes after electrode implantation surgery in rats. *Frontiers in Psychiatry*, vol. 10, article 291. <https://doi.org/10.3389/fpsy.2019.00291> (In English)
- Joyce, G., Miklasevich, M., McInturf, S. et al. (2020) Polarity and subfield specific effects of transcranial direct current stimulation on hippocampal plasticity. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 167, article 107126. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2019.107126> (In English)
- Karkishchenko, N. N., Chaivanov, D. B., Chudina, Yu. A. (2011) Prospects of biological application for increase of brain electric stimulation efficiency. *Biomedicine*, no. 4, pp. 19–30. (In Russian)
- Karkishchenko, N. N., Vartanov, A. A., Chudina, Yu. A., Chaivanov, D. B. (2017) Calculation algorithm of variability and size of current flow on the basis mathematical model of spreading current in case of transcranial micropolarization according to stereotaxis coordinates. *Biomedicine*, no. 1, pp. 4–9. (In Russian)
- Knyazeva, O. V., Belousova, M. V., Prusakov, V. F., Zaykova, F. M. (2019) Transcranial micropolarization application in complex rehabilitation in children with expressive speech disorder. *The Bulletin of Contemporary Clinical Medicine*, no. 1, pp. 64–69. [https://doi.org/10.20969/VSKM.2019.12\(1\).64-69](https://doi.org/10.20969/VSKM.2019.12(1).64-69) (In Russian)
- Kozhukhov, A. A., Dolzhich, A. V. (2017) Role of transcranial direct current stimulation in treatment of children with amblyopia. *Medical Herald of the South of Russia*, vol. 8, no. 2, pp. 12–18. <https://doi.org/10.21886/2219-8075-2017-8-2-12-18> (In Russian)

- Kris, M., Pechacek, K., Modrak, C. et al. (2019) Cathodal transcranial direct-current stimulation selectively decreases impulsivity after traumatic brain injury in rats. *Journal of Neurotrauma*, vol. 36, no. 19, pp. 2827–2830. <https://doi.org/10.1089/neu.2019.6470> (In English)
- Kronberg, G., Bridi, M., Abel, T. et al. (2017) Direct current stimulation modulates LTP and LTD: Activity dependence and dendritic effects. *Brain Stimulation*, vol. 10, no. 1, pp. 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2016.10.001> (In English)
- Lipatova, A. S., Kade, A. Kh., Trofimenko, A. I., Polyakov, P. P. (2018) Correction of stress-induced neuroimmunoendocrine disturbances in male rats with low stress sustainability by transcranial direct current stimulation. *Kursk Scientific and Practical Bulletin "Man and His Health"*, no. 3, pp. 58–68. <https://doi.org/10.21626/vestnik/2018-3/09> (In Russian)
- Majdi, A., Asamoah, B., Mc Laughlin, M. (2023) Reinterpreting published tDCS results in terms of a cranial and cervical nerve co-stimulation mechanism. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 17, article 1101490. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2023.1101490> (In English)
- Malygin, A. V. (2009) Evaluation of optimal parameters of the transcranial electrostimulation based on mathematic model of excitation of the neural structures. *Biotechnosfera*, no. 5 (5), pp. 25–32. (In Russian)
- Moffa, A., Brunoni, A., Fregni, F. et al. (2017) Safety and acceptability of transcranial direct current stimulation for the acute treatment of major depressive episodes: Analysis of individual patient data. *Journal of Affective Disorders*, vol. 221, pp. 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.jad.2017.06.021> (In English)
- Milighetti, S., Sterzi, S., Fregni, F. et al. (2020) Effects of tDCS on spontaneous spike activity in a healthy ambulatory rat model. *Brain Stimulation*, vol. 13, no. 6, pp. 1566–1576. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2020.08.016> (In English)
- Monai, H., Ohkura, M., Tanaka, M. et al. (2016) Calcium imaging reveals glial involvement in transcranial direct current stimulation-induced plasticity in mouse brain. *Nature Communications*, vol. 7, article 11100. <https://doi.org/10.1038/ncomms11100> (In English)
- Mukhina, I. V. (2007) *Physiology and biophysics of excitable systems*. Nizhny Novgorod: Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod Publ., 105 p. (In Russian)
- Nitsche, M., Paulus, W. (2000) Excitability changes induced in the human motor cortex by weak transcranial direct current stimulation. *The Journal of Physiology*, vol. 527, no. 3, pp. 633–639. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.2000.t01-1-00633.x> (In English)
- Notturmo, F., Pace, M., Zappasodi, F. et al. (2014) Neuroprotective effect of cathodal transcranial direct current stimulation in a rat stroke model. *Journal of the Neurological Sciences*, vol. 342, no. 1, pp. 146–151. <https://doi.org/10.1016/j.jns.2014.05.017> (In English)
- Pelletier, S., Cicchetti, F. (2014) Cellular and molecular mechanisms of action of transcranial direct current stimulation: Evidence from in vitro and in vivo models. *International Journal of Neuropsychopharmacology*, vol. 18, no. 2, article pyu047. <https://doi.org/10.1093/ijnp/pyu047> (In English)
- Pikhovych, A., Stolberg, P. N., Flitsch, L. J. et al. (2016) Transcranial direct current stimulation modulates neurogenesis and microglia activation in the mouse brain. *Stem Cells International*, vol. 2016, article 2715196. <https://doi.org/10.1155/2016/2715196> (In English)
- Radman, T., Datta, A., Peterchev, A. (2007) *In vitro* modulation of endogenous rhythms by AC electric fields: Syncing with clinical brain stimulation. *The Journal of Physiology*, vol. 584, no. 2, pp. 369–370. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2007.140947> (In English)
- Rahman, A., Reato, D., Arlotti, M. et al. (2013) Cellular effects of acute direct current stimulation: Somatic and synaptic terminal effects. *The Journal of Physiology*, vol. 591, no. 10, pp. 2563–2578. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2012.247171> (In English)
- Rizzo, V., Terranova, C., Crupi, D. et al. (2014) Increased transcranial direct current stimulation after effects during concurrent peripheral electrical nerve stimulation. *Brain Stimulation*, vol. 7, no. 1, pp. 113–121. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2013.10.002> (In English)
- Sánchez León, C., Cordones, I., Ammann, C. et al. (2021) Immediate and after effects of transcranial direct current stimulation in the mouse primary somatosensory cortex. *Scientific Reports*, vol. 11, no. 1, article 3123. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82364-4> (In English)
- Sehatpour, P., Dondé, C., Hoptman, M. et al. (2020) Network-level mechanisms underlying effects of transcranial direct current stimulation (tDCS) on visuomotor learning. *Neuroimage*, vol. 223, article 117311. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117311> (In English)
- Tanaka, T., Isomura, Y., Kobayashi, K. et al. (2020) Electrophysiological effects of transcranial direct current stimulation on neural activity in the rat motor cortex. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 14, article 495. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.00495> (In English)
- Van Boekholdt, L., Kerstens, S., Khatoun, A. et al. (2021) tDCS peripheral nerve stimulation: A neglected mode of action? *Molecular Psychiatry*, vol. 26, no. 2, pp. 456–461. <https://doi.org/10.1038/s41380-020-00962-6> (In English)
- Vanneste, S., Mohan, A., Yoo, H. et al. (2020) The peripheral effect of direct current stimulation on brain circuits involving memory. *Science Advances*, vol. 6, no. 45, article eaax9538. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax9538> (In English)

- Winkler, C., Reis, J., Hoffmann, N. et al. (2017) Anodal transcranial direct current stimulation enhances survival and integration of dopaminergic cell transplants in a rat Parkinson model. *ENEURO*, vol. 4, no. 5, article ENEURO.0063-17.2017. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0063-17.2017> (In English)
- Woods, A., Antal, A., Bikson, M. et al. (2015) A technical guide to tDCS, and related non-invasive brain stimulation tools. *Clinical Neurophysiology*, vol. 127, no. 2, pp. 1031–1048. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2015.11.012> (In English)
- Wu, Y., Chien, M., Huang, C. et al. (2020) Transcranial direct current stimulation alleviates seizure severity in kainic acid-induced status epilepticus rats. *Experimental Neurology*, vol. 328, article 113264. <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2020.113264> (In English)
- Yamada, Y., Sumiyoshi, T. (2021) Neurobiological mechanisms of transcranial direct current stimulation for psychiatric disorders; neurophysiological, chemical, and anatomical considerations. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 15, article 631838. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2021.631838> (In English)
- Zaehle, T., Rach, S., Herrmann, C. (2010) Transcranial alternating current stimulation enhances individual alpha activity in human EEG. *PLoS One*, vol. 5, no. 11, article e13766. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013766> (In English)
- Zhao, H., Qiao, L., Fan, D. et al. (2017) Modulation of brain activity with noninvasive transcranial direct current stimulation (tDCS): Clinical applications and safety concerns. *Frontiers in Psychology*, vol. 8, article 685. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00685> (In English)



Check for updates

Обзоры

УДК 612.821 + 159.91

EDN NIJJJN

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-89-109>

Биология альтруистического поведения человека

Д. Р. Аллазов ¹

¹ Амурская государственная медицинская академия, 675001, Россия, Благовещенск, ул. Горького, д. 95

Сведения об авторе

Дмитрий Русланович Аллазов, ORCID: 0009-0008-6072-8243, e-mail: alldruss@mail.ru

Для цитирования: Аллазов, Д. Р. (2026) Биология альтруистического поведения человека. *Интегративная физиология*, т. 7, № 1, с. 89–109. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-89-109> EDN NIJJJN

Получена 18 сентября 2025; прошла рецензирование 25 декабря 2025; принята 12 января 2026.

Финансирование: Исследование не имело финансовой поддержки.

Права: © Д. Р. Аллазов (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY 4.0](#).

Аннотация. Альтруистическое поведение играет важную роль в жизни разных биологических видов, в т. ч. человека. За длительный период научных исследований альтруизма накоплен большой объем экспериментальных данных и разработано несколько теоретических подходов к объяснению этого феномена. Однако до сих пор нет точных научных ответов на ряд важных вопросов. В настоящей статье проблема альтруистического поведения рассматривается последовательно на трех уровнях: эволюционном, поведенческом и нейрофизиологическом. Предварительно обсуждаются используемая терминология и некоторые философские подходы к объяснению альтруизма, связанные с современными концепциями. Излагаются возможные эволюционные механизмы формирования просоциального и альтруистического поведения: родственный отбор, взаимный альтруизм, половой отбор, групповой отбор и коэволюция генов и культур. Далее рассматриваются объяснения альтруизма с позиций анализа поведения. Основная часть статьи посвящена нейрофизиологии альтруизма. Обсуждаются нейронные механизмы альтруистического поведения и связанные с ним процессы. Приведены результаты исследований с применением метода функциональной магнитно-резонансной томографии. Описаны некоторые нейрохимические аспекты альтруистического поведения и морфологические особенности головного мозга альтруистов. Рассматривается феномен альтруистического наказания. Подчеркивается необходимость дальнейшего изучения альтруизма и важность применения интегративного междисциплинарного подхода в будущих исследованиях.

Ключевые слова: альтруизм, просоциальное поведение, нейрофизиология, нейробиология, нейровизуализация, эволюционная биология, анализ поведения

Biology of human altruistic behavior

D. R. Allazov ¹

¹ Amur State Medical Academy, 95 Gorkogo Str., Blagoveshchensk 675001, Russia

Author

Dmitriy R. Allazov, ORCID: [0009-0008-6072-8243](https://orcid.org/0009-0008-6072-8243), e-mail: alldruss@mail.ru

For citation: Allazov, D. R. (2026) Biology of human altruistic behavior. *Integrative Physiology*, vol. 7, no. 1, pp. 89–109. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-89-109> EDN [NIJJJN](https://www.edn.ru/10.33910/2687-1270-2026-7-1-89-109)

Received 18 September 2025; reviewed 25 December 2025; accepted 12 January 2026.

Funding: The study did not receive any external funding.

Copyright: © D. R. Allazov (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. Altruistic behavior plays an important role in the survival and well-being of humans and other species. Extensive scientific inquiry into altruism has yielded a large amount of experimental evidence and numerous theoretical approaches to explaining this phenomenon. However, a definitive scientific consensus on a number of critical questions remains elusive. This article presents a systematic examination of the problem of altruistic behavior across three distinct levels of analysis: evolutionary, behavioral, and neurophysiological. We commence with a discussion of relevant terminology and selected philosophical approaches to explaining altruism that relate to contemporary concepts. The article subsequently expounds upon potential evolutionary mechanisms underpinning the origin of prosocial and altruistic behaviors: kin selection, reciprocal altruism, sexual selection, group selection, and gene-culture coevolution. Thereafter, explanations of altruism from the perspective of behavior analysis are considered. The principal focus of this work is on the neurophysiology of altruism. The article discusses the neural mechanisms that subserve altruistic behavior and its associated processes, reviewing findings obtained through functional magnetic resonance imaging studies. Furthermore, certain neurochemical aspects of altruism and morphological features of the brains of altruists are delineated. The article also considers the phenomenon of altruistic punishment. The article underscores the necessity for further investigation into altruism, emphasizing the paramount importance of an integrative, interdisciplinary approach in future research.

Keywords: altruism, prosocial behavior, neurophysiology, neurobiology, neuroimaging, evolutionary biology, behavior analysis

Введение

Альтруистическое поведение играет важную роль в жизни разных биологических видов, в т. ч. человека. До сих пор ведутся активные споры относительно природы и механизмов этого поведения. Альтруизм является предметом изучения различных наук, и к современному моменту накоплен большой объем данных, зачастую разнородных и выглядящих противоречивыми. В этой статье обсуждается проблема альтруистического поведения с позиций междисциплинарного подхода. Предлагается рассматривать альтруизм на трех уровнях: эволюционном, поведенческом и нейрофизиологическом.

Вначале мы рассмотрим некоторые терминологические аспекты, связанные с междисциплинарным подходом. Затем кратко обсудим философские (донаучные) предпосылки изучения альтруизма, поскольку, как мы полагаем, это может быть полезно для понимания совре-

менной дискуссии. Остальная часть статьи посвящена изложению достижений науки по исследованию альтруизма с позиций эволюционной биологии, анализа поведения и нейрофизиологии, причем особенно подробно будут освещены именно данные нейрофизиологии (рис. 1).

Терминология

Поскольку исследования альтруизма ведутся в рамках многих дисциплин, существует несколько различающихся способов употребления терминологии. Их обсуждению посвящена специальная литература (Clavien, Chapuisat 2012; 2013; Kerr et al. 2004; Pfattheicher et al. 2022; Vlerick 2021). Предложены разные классификации альтруизма (Clavien, Chapuisat 2013; Feigin et al. 2014; Kartali, Kelemen-Erdos 2020; Marsh 2016; Valsala, Menon 2023). Например, выделяют репродуктивный, психологический, поведенческий альтруизм и альтруизм предпочтений

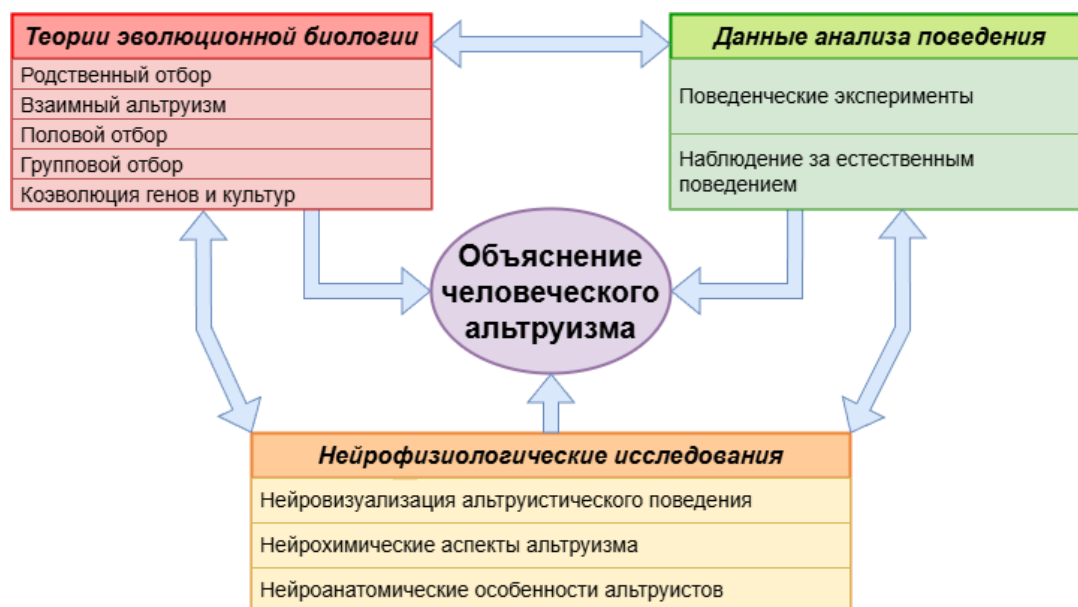


Рис. 1. Уровни изучения человеческого альтруизма

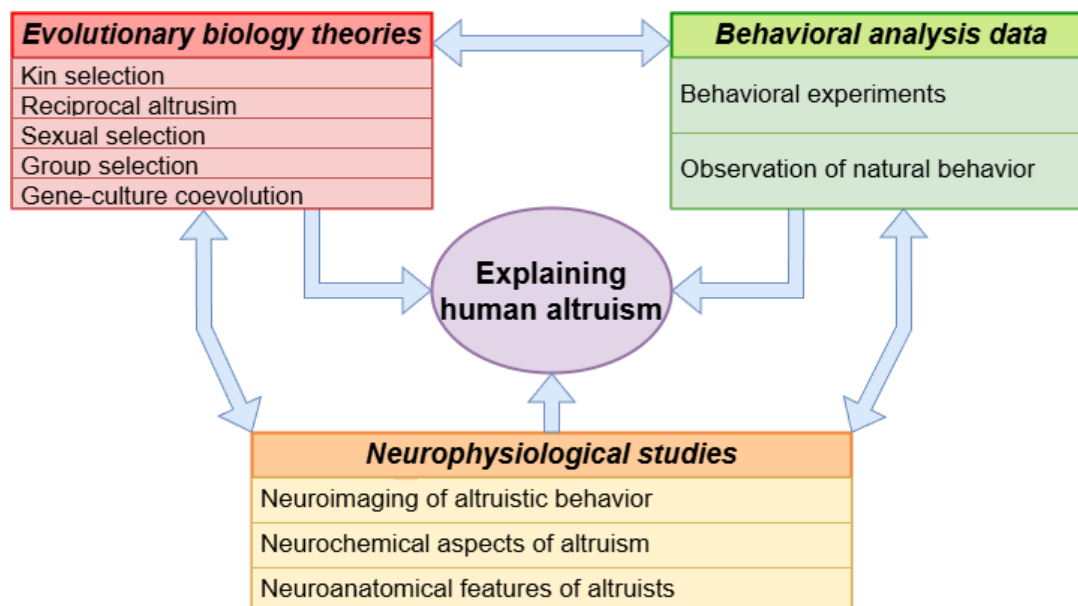


Fig. 1. Levels of analysis in human altruism

(Clavien, Chapuisat 2013). Учитывая это, для предотвращения двусмысленности полезно указать, какой подход к определению имеется в виду (Pfattheicher et al. 2022).

Здесь мы главным образом будем придерживаться следующего определения: альтруистическое поведение — это поведение, приводящее к понижению благосостояния альтруиста и повышению благосостояния другого человека (или других людей), на которого направлен альтруистический акт. Однако при обсуждении эволюционных механизмов более уместно говорить не о благосостоянии, а о приспособленности

(в конечном счете, репродуктивной эффективности) организмов. Поэтому с позиции эволюционного подхода под альтруистическим поведением будем понимать такое поведение, которое снижает приспособленность организма-альтруиста и повышает приспособленность других организмов.

Зачастую исследователи пользуются близким по смыслу, но более широким понятием «просоциальное поведение» (Pfattheicher et al. 2022). Предполагается, что поведение может быть просоциальным, но не альтруистическим (например, лести начальству с целью получения

повышения) (Pfafftheicher et al. 2022). Иногда мы также будем применять и этот термин.

Понятие «эгоизм» находится в тесной связи с обозначенными выше. В свете последующего обсуждения уместно различать два варианта употребления понятия. Эгоистическим в узком смысле можно назвать поведение, связанное с извлечением очевидной личной выгоды, зачастую в ущерб интересам других людей. Эгоистическое в широком смысле поведение отличается тем, что, во-первых, категория выгоды (или пользы) трактуется более широко. Ее достижение может быть неочевидным (например, получение удовольствия), отсроченным во времени и пр.; во-вторых, осуществление эгоистического в широком смысле поведения может и не нарушать интересы других людей, а, напротив, соответствовать им. Таким образом, эгоистическое поведение в широком смысле не всегда возможно отграничить от просоциального и альтруистического поведения. Вопрос соотношения этих понятий подробнее обсуждается в следующем и других разделах.

Альтруизм в философии

Обсуждение проблемы альтруизма началось очень давно, задолго до середины XIX в., когда философ-позитивист Огюст Конт предложил этот термин. Конт подразумевал, что быть альтруистом — значит ставить интересы других выше собственных, и противопоставлял альтруизм эгоизму (Clavien, Chapuisat 2013). Подобной позиции придерживались также философы Жан-Жак Руссо, Давид Юм, Иммануил Кант и Адам Смит. Такая точка зрения широко распространена и приблизительно соответствует обывательским представлениям об альтруизме. Напротив, Томас Гоббс, Иеремия Бентам, Джон Стюарт Милль полагали, что любое поведение в конечном счете направлено на обеспечение собственных интересов субъекта, т. е. эгоистично. Таким образом, поведение, которое внешне выглядит как альтруистическое, тоже должно быть обусловлено какой-либо эгоистической мотивацией.

Подобных взглядов придерживался выдающийся отечественный философ и писатель Николай Гаврилович Чернышевский (Chernyshevskij 1974a; 1974b), который жил приблизительно в тот же исторический период, что и Огюст Конт. В связи с тем, что концепция «эгоистического» объяснения альтруистического поведения, возможно, требует некоторых предварительных разъяснений, а также в связи с тем, что весьма примечательные и самобытные взгляды Черны-

шевского, к сожалению, практически не упоминаются в соответствующей литературе, мы находим полезным кратко обсудить его концепцию. Значение этого состоит в том, что концептуальные разногласия, возникшие в рамках философского обсуждения вопроса альтруизма, существуют до сих пор и прослеживаются в подходах и интерпретациях современных исследователей, на чем мы подробнее остановимся ниже.

Концепция разумного эгоизма Н. Г. Чернышевского

Кроме всех изложенных оснований, взгляды Чернышевского интересны еще по одной причине: как философ Н. Г. Чернышевский с большим вниманием следил за развитием естественных наук своего времени, был лично знаком с основоположником русской физиологии И. М. Сеченовым (Koshtoyants 1945, 16), и по многим вопросам они являлись единомышленниками (Mironov 2007). Может быть, эта приверженность естественно-научным объяснениям (хотя и такого уровня, который характерен для XIX в.) со стороны Чернышевского поможет представить, почему его взгляды важны для понимания некоторых современных подходов к альтруизму.

Как полагал Чернышевский, природа человека имеет единый, а не двойственный характер, и потому любое поведение из демонстрируемых человеком должно быть основано на какой-то единой фундаментальной закономерности (Chernyshevskij 1974b). По мнению Чернышевского, эта закономерность заключается в эгоистичности — стремлении получать удовольствие и избегать неудовольствия (Chernyshevskij 1974b).

В этой связи не составляет труда объяснить «эгоистические» в узком смысле поступки людей (корыстные поступки, при которых человек наносит ущерб интересам других ради собственной выгоды), но необходимо составить объяснение и для поступков, определяемых как «самоотверженные», «героические» или «альтруистические». Чернышевский утверждает, что и эти поступки на самом деле эгоистичны (Chernyshevskij 1974b).

Помощь другому человеку может в будущем быть вознаграждена ответной услугой (получить внешнее подкрепление), но так случается далеко не всегда. Эта помощь может быть никак не подкреплена или даже наказана (например, попытка спасти другого человека из опасной ситуации может привести к травмам или гибели спасателя). Основное внимание Чернышевский уделяет не внешнему, а внутреннему подкреплению альтруистического поведения, — по его мнению, такие поступки происходят потому,

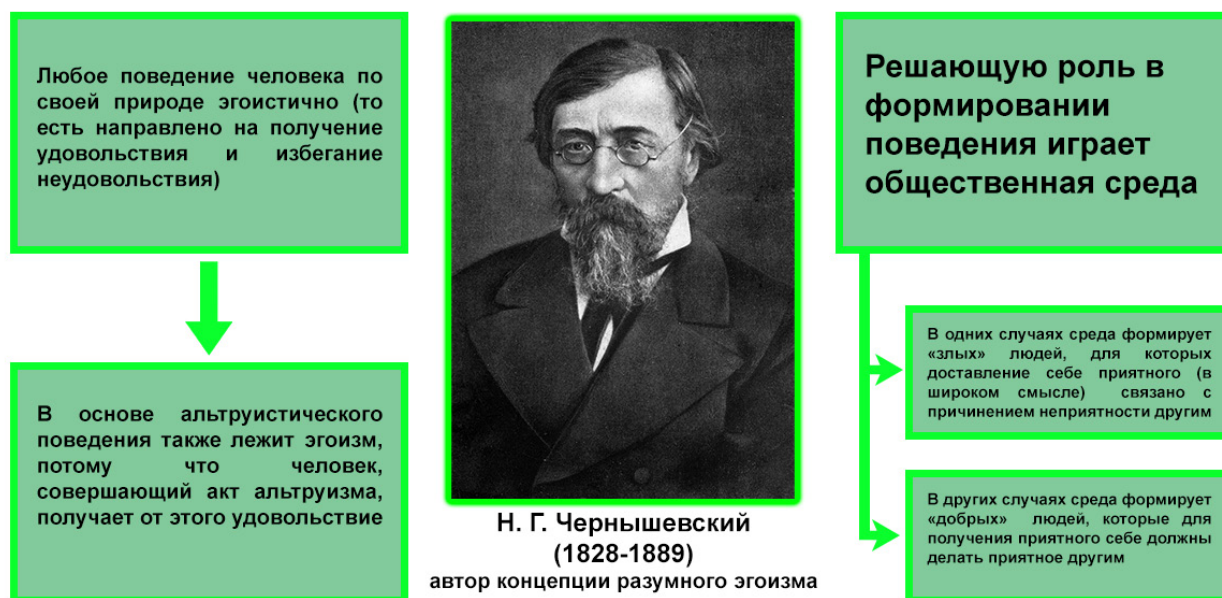


Рис. 2. Концепция разумного эгоизма Н. Г. Чернышевского (Источник: <http://www.museum.ru/C2779>)

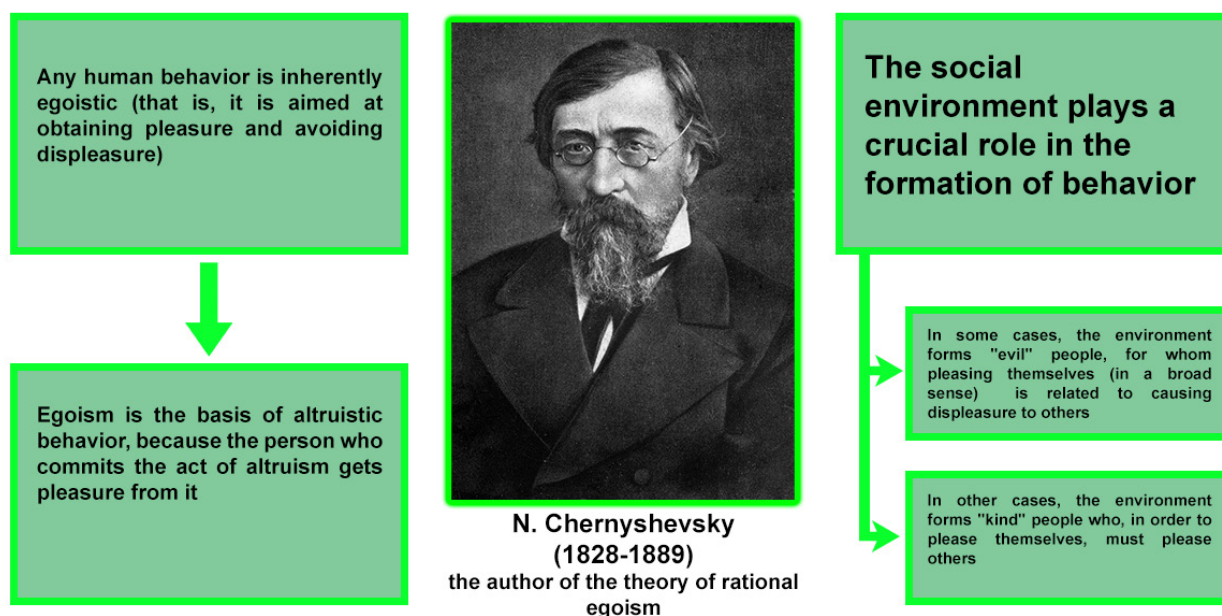


Fig. 2. N. Chernyshevsky's theory of rational egoism (URL: <http://www.museum.ru/C2779>)

что приносят «альтруисту» удовольствие (Chernyshevskij 1974b). В этом и состоит их эгоистическое основание (рис. 2).

Таким образом, концепция разумного эгоизма Н. Г. Чернышевского может послужить примером объяснения, согласно которому альтруистическое поведение является особенной разновидностью эгоистического, но не чем-то принципиально другим. Ниже мы подробнее обсудим взгляды современных исследователей на вопрос о том, что может быть подкреплением

альтруистического поведения и может ли альтруистическое поведение происходить без подкрепления, т. е. быть «альтруистическим» в изначальном смысле, как это понимал Кант.

Обширный перечень работ как отечественных мыслителей (среди которых в первую очередь следует упомянуть П. А. Кропоткина, А. И. Герцена, Л. Н. Толстого, Н. Ф. Федорова, М. М. Ковалевского, П. А. Сорокина, Е. В. Де Роберти), так и зарубежных посвящен обсуждению вопросов альтруизма и эгоизма. Философами

выдвинуто множество оригинальных, различных вплоть до противоположных подходов к проблеме, знакомство с которыми весьма полезно для общего понимания предмета современной дискуссии и ее предыстории. Здесь мы не имеем возможности излагать особенности этих учений, однако читатель при желании сможет ознакомиться с ними, обратившись к специальной литературе и первоисточникам.

Эволюционные объяснения альтруизма

Эволюционная биология не рассматривает конкретные поведенческие или неврологические механизмы, обеспечивающие альтруистические акты. Вместо этого она исследует, каким образом филогенетически могло появиться и закрепиться альтруистическое поведение.

Этот вопрос представляется непростым, учитывая, что альтруистическое поведение кажется явно дезадаптивным (Clavien, Chapuisat 2012). Если, по определению, альтруистические организмы жертвуют своей приспособленностью ради приспособленности других («приспособленность» понимается как собственное выживание и репродуктивная эффективность, т. е. количество потомков), то как альтруистические признаки могут закрепиться в популяции? Альтруистическое поведение повышает вероятность гибели альтруиста и понижает вероятное количество его потомков, в то же время способствует выживанию и размножению «эгоистов». Почему же тогда альтруисты не вымирают?

Одно из объяснений, называемое теорией родственного отбора, разрабатывалось Уильямом Гамильтоном (Hamilton 1964a; 1964b). Теория родственного отбора утверждает, что если объектом альтруистического поведения являются родственники альтруиста (которые имеют общие с ним гены), то, повышая их приспособленность, альтруист тем самым способствует распространению в популяции своих собственных генов, в том числе и генов, контролирующих альтруистическое поведение. Действительно, как у человека, так и у других животных часто альтруистическое поведение направлено именно на родственников (Bernardes de Moraes, dos Santos Millani 2014). Однако требуют объяснения и прочие случаи.

Другое объяснение было предложено Робертом Триверсом (Trivers 1971). Его теория «взаимного альтруизма» предполагает, что альтруистическое поведение развивается в популяциях длительно взаимодействующих организмов, которые могут подкреплять друг друга за сотрудничество и наказывать за «обман»

в прошлом. Подобное поведение также широко распространено у разных видов (Bernardes de Moraes, dos Santos Millani 2014), и таким образом можно трактовать многие модели отношений между людьми. Более того, оказывая кому-то помощь, человек вносит вклад в свои будущие отношения не только с этим человеком, но и со множеством других людей, поскольку при этом изменяется его социальная репутация. Этот механизм называют непрямой взаимностью (Nowak 2006).

Некоторые исследователи предлагают рассматривать альтруистическое поведение в качестве «индикатора приспособленности» (Bernardes de Moraes, dos Santos Millani 2014; Miller 2007). Под индикатором приспособленности понимается характеристика, свидетельствующая о «хороших» генетических качествах его обладателя и способствующая репродуктивной эффективности. Примерами индикаторов приспособленности являются хвост павлина, пение соловья, рога оленя и др. (Bernardes de Moraes, dos Santos Millani 2014). Предполагается, что альтруистическое поведение (например, благотворительность или заботливое отношение) может выступать в качестве индикатора приспособленности у людей (Bernardes de Moraes, dos Santos Millani 2014; Miller 2007). Если это так, то механизмом, поддерживающим распространность альтруизма в популяции, выступает половой отбор (Arnocky et al. 2017; Mokos et al. 2023; Moore et al. 2013; Phillips et al. 2008).

Еще одно объяснение — теория группового (многоуровневого) отбора, выдвинутая Д. Уилсоном и Э. Собером (Sober, Wilson 1998; Wilson 1975). Согласно этой теории, функциональной единицей эволюционного отбора является группа (Nowak 2006; Nowak et al. 2010). Если организмы выживают и вымирают объединенными группами, то предполагается, что группа, в которой состоит большее количество альтруистов, получает преимущество в конкуренции с группами эгоистов. Действительно, можно предположить, что более «альтруистичные» группы предков современных людей были более успешными, например, в охоте и войнах против других групп, меньше подвергались риску голода, а также получали преимущество от совместного воспитания детей (Vlerick 2021). Таким образом, отбор способствовал выживанию и распространению групп альтруистов и вымиранию групп эгоистов.

Теория группового отбора была подвергнута критике: в частности, не вполне ясно, какие механизмы должны были противодействовать замещению альтруистов эгоистами внутри

группы, а также ограничивать миграцию между группами (Vlerick 2021). Было предложено объяснение отбора альтруистического поведения с позиции теории коэволюции генов и культур (Vlerick 2021). Считается, что селекции альтруистических (просоциальных) культурных норм способствовали как внутри-, так и межгрупповые отношения. В свою очередь, социальная среда с альтруистическими культурными нормами благоприятствовала генетическому отбору «альтруистов» и наказывала чрезмерно эгоистичных и агрессивных людей, противодействуя распространению их генов.

По-видимому, все приведенные выше объяснения не исключают друг друга, и различные механизмы могут так или иначе действовать сочетанно.

Поведенческие объяснения альтруизма

Поведенческие данные входят в структуру результатов любых исследований альтруизма. Однако, по нашему мнению, особенный интерес представляют материалы научной дисциплины, называемой экспериментальным анализом поведения. Это направление, основывающееся на бихевиоризме, занимается объективным изучением поведения живых организмов. Принимая, что поведение формируется под воздействием среды и на базе генома, анализ поведения фокусируется на изучении того, каким образом средовые факторы обуславливают то или иное поведение. В этом отношении анализ поведения можно сопоставить с эволюционной биологией: если эволюционная биология изучает формирование признаков вида той средой, в которой вид существует в течение длительного времени (филогенетически), то анализ поведения изучает формирование поведения организма под влиянием среды в течение индивидуальной жизни организма (онтогенетически) (Baum 2017).

Современные поведенческие аналитики считают, что человек имеет некоторую врожденную предрасположенность к альтруистическому поведению, эволюционно обусловленную естественным отбором (Baum 2017). Это подтверждается исследованиями, демонстрирующими, что становление просоциального поведения у человеческих детей происходит весьма быстро (Pavlenko et al. 2023). В то же время не следует недооценивать и роль социальной среды в этом процессе (Pavlenko et al. 2023; Sonne, Gash 2018).

В анализе поведения утверждается, что альтруистическое поведение, как и всякое другое поведение, основывается на подкреплении (Baum 2017; Rachlin 2002). Конкретный случай альтруи-

стического поведения может и не быть подкреплен, но тем не менее случаи альтруизма должны были многократно подкрепляться в прошлом, что и сформировало альтруистическое поведение (Baum 2017). Любое поведение подчиняется так называемому закону эффекта (закон Торндайка): чем больше активность подкрепляется, тем выше вероятность ее возникновения, и наоборот, чем больше активность наказывается, тем ниже вероятность ее возникновения (Baum 2017; Thorndike 1927). Показано, что в рамках относительно простой экспериментальной модели альтруистическое поведение человека соответствует закономерностям оперантного обусловливания (Weiner 1977).

Таким образом, по мнению поведенческих аналитиков, альтруистическое поведение обусловлено историей подкрепления. В качестве подкрепления могут быть вербальная благодарность («спасибо»), ответные услуги в будущем, избежание наказания, повышение репутации и авторитета, улучшение социального положения (что означает увеличение частоты различных других подкреплений в будущем) и др. Само получение подкрепления (например, денег) другим человеком может подкреплять действия альтруиста, что, вероятно, связано с предшествующим опытом (Weiner 1977).

При рассмотрении актов альтруистического поведения очень важно учитывать контекст (Baum 2017; Rachlin 2002). Оказание услуги другу (например, отвезти друга в аэропорт) выглядит как поведение, которое не подкрепляется. Но в рамках длительных отношений эта услуга может быть подкреплена впоследствии (также сама может рассматриваться как подкрепление какой-то другой услуги в прошлом) (Baum 2017). Подкрепление не обязательно должно быть немедленным, оно может далеко отстоять во времени от подкрепляемого поведения (Baum 2017).

Также альтруистическое поведение описывается как проявление самоконтроля (Baum 2017; Rachlin 2002). Принятая в анализе поведения концепция «самоконтроля» хорошо иллюстрируется следующим примером. Одна выкуренная сигарета доставляет курящему удовольствие, но множество сигарет, выкуренных в течение длительного времени, вероятно, приведут к проблемам со здоровьем. Таким образом, существует конфликт между, во-первых, поведением, которое получает подкрепление сейчас, но наказывается впоследствии (курение подкрепляется удовольствием сейчас и наказывается проблемами со здоровьем впоследствии),

и, во-вторых, поведением, которое наказывает сейчас, получая отсроченное подкрепление (воздержание от курения наказывается неприятным самочувствием сейчас и подкрепляется сохранением здоровья впоследствии) (Baum 2017). Любой конфликт между сиюминутными и отдаленными последствиями может рассматриваться как проблема самоконтроля. Альтруистическое поведение связано с немедленным наказанием (затрата времени, материальных ресурсов и т. п.), при этом человек получает отсроченное подкрепление (примеры приведены выше) (Baum 2017; Rachlin 2002).

Некоторые поведенческие аналитики представляют альтруистическое поведение в качестве протяженного во времени ценного поведенческого паттерна (Rachlin 2002). Такие поведенческие паттерны целиком могут быть предпочтены своим альтернативам (например, люди предпочитают быть альтруистичными, а не эгоистичными, милосердными, а не жестокими, добрыми, а не злыми и т. п.), хотя отдельные активности, входящие в эти паттерны, часто могут не подкрепляться или даже наказываться. По мнению Г. Рахлина, в таком случае поведение поддерживается ценностью самого паттерна, а в каждом конкретном своем проявлении — внутренним, а не внешним подкреплением.

Нейрофизиологические объяснения альтруизма

Возвращаясь к обсуждению важного вопроса, поднятого философами (возможен ли «настоящий» альтруизм, или такое поведение представляет собою лишь частные случаи эгоизма?), заметим, что ни эволюционная биология, ни анализ поведения не дают на него ответа. Скорее, можно сказать, что альтруистическое поведение удачно объясняется без необходимости допущения альтруистической мотивации. Однако с точки зрения интенционального подхода альтруистическая мотивация, т. е. конечная направленность на повышение благосостояния других людей, — это самое главное в поведенческом акте (Batson et al. 2015; Clavien, Charuisat 2013; Windmann, Hein 2018).

Пожалуй, окончательный ответ на поставленный вопрос находится в компетенции нейрофизиологии, которая изучает нервные механизмы, обеспечивающие акты альтруистического поведения. Если «альтруистическая мотивация» существует как некоторое специфическое нервное явление, она может быть выявлена и дифференцирована от «эгоистической мотивации». Перейдем к изложению

данных, накопленных нейрофизиологией по этой проблеме.

Методики исследования альтруизма

Для экспериментального моделирования ситуаций, в которых может проявиться просоциальное и альтруистическое поведение, обычно используются различные игры. Участники таких игр выбирают между «альтруистическим/стратегическим» и «эгоистическим» решениями. Например, в игре «Диктатор» (Dictator game) один из участников (диктатор) произвольно делит между собой и другим игроком некоторую денежную сумму, на что другой игрок никак повлиять не может (Guala, Mittone 2010). Если диктатор выделит какое-то количество денег другому, а не оставит все себе, это может быть интерпретировано как проявление альтруизма. Другая игра — «Ультиматум» (Ultimatum game) — отличается от первой тем, что, если второго игрока не устроит выбранное диктатором распределение денег, он может его отклонить, и тогда ни один из игроков ничего не получит (Nowak et al. 2000). В этом случае поведение диктатора можно назвать стратегическим, поскольку оно находится под давлением решения другого участника игры. Разделив деньги нечестно, диктатор рискует не получить ничего. Поэтому предоставление части средств второму игроку, вероятно, будет направлено на сохранение собственного выигрыша.

Другими подобными моделями являются: «Задача благотворительного пожертвования» (Charity donation task), «Боль против выгоды» (Pain vs gain), «Игра на доверие» (Trust game), «Дилемма заключенного» (Prisoner's dilemma), «Общественное благо» (Public goods game) и пр. (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019).

Значительный интерес представляют поведенческие результаты таких экспериментов. Кроме того, методы функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ), электроэнцефалографии (ЭЭГ) и другие позволяют изучать активность структур головного мозга участников во время игры, что, возможно, поможет лучше понять сущность проявляемого ими поведения.

Нейровизуализация альтруистического поведения

Данные современных нейровизуализационных исследований просоциального/альтруистического поведения указывают на весьма сложный характер мозговых процессов, обеспечивающих такие поведенческие акты. При этом наблюдается изменение активности

множества областей головного мозга, образующих несколько функциональных сетей.

Так, согласно Ц. Ху и др., медиальная префронтальная кора (MPFC), дорсолатеральная префронтальная кора (DLPFC) и правая нижняя теменная доля (rIPL) в рамках альтруистического поведенческого акта действуют как сеть, в которой активность MPFC связана с оценкой риска для самого альтруиста, правая IPL обрабатывает данные, касающиеся потребностей других (бенефициаров альтруистического акта), а правая DLPFC обеспечивает интеграцию и собственно принятие решения (Hu et al. 2017; 2021). Воздействуя на эти регионы с помощью транскраниальной стимуляции постоянным током, авторам удавалось влиять на поведение участников эксперимента (Hu et al. 2017).

При альтруистическом поведении отмечается активация передней поясной коры (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019). Считают, что это может быть связано с процессом выбора между несколькими вариантами, анализом рисков, прогнозированием последствий (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019), ожиданием внешнего вознаграждения (Filkowski et al. 2016), репрезентацией внутреннего состояния других людей и может отражать конфликт между про социальными и узко-эгоистическими мотивациями (Luo 2018); передняя поясная кора может выполнять функцию интеграции стимулов, индуцирующих про социальное поведение (Wu, Hong 2022).

Благодаря фМРТ-исследованиям установлено, что альтруистическое поведение сопровождается активацией дофаминергических структур головного мозга, входящих в систему вознаграждения: полосатого тела, в том числе прилежащего ядра, вентральной области покрышки, участков префронтальной коры, получающих дофаминергические проекции (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019; Díaz-Gutiérrez et al. 2024; Filkowski et al. 2016; Karan et al. 2022; Luo 2018; Marsh 2016; Rilling 2011; Shepelenko, Kosonogov 2023; Walter et al. 2005; Wyss, Knoch 2022). Большой интерес представляет исследование, в котором была показана активация системы вознаграждения во время совершения анонимных благотворительных пожертвований, т. е. в обстоятельствах, когда вероятность последующего внешнего вознаграждения минимизирована (Moll et al. 2006). Таким образом, можно полагать, что альтруистическое поведение действительно ассоциировано с внутренним вознаграждением. При этом оно задействует тот же нервный субстрат, что и предъявление таких стимулов, как деньги или еда (Burgdorf,

Panksepp 2006; Jauhar et al. 2021; Walter et al. 2005).

В мета-анализе Дж. Катлер и Д. Кэмпбелл-Майклджен (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019) обобщают результаты 36 фМРТ-исследований альтруистического и стратегического поведения. В соответствии с принятой авторами терминологией, альтруистические решения не могут быть подкреплены внешним вознаграждением в качестве своего прямого результата (но могут опираться на внутреннее вознаграждение). Стратегические решения отличаются тем, что увеличивают вероятность получения внешнего вознаграждения (однако они также могут предусматривать и внутреннее вознаграждение). Таким образом, альтруистические решения связаны только с внутренним вознаграждением, а стратегические — и с внутренним, и с внешним.

В качестве примеров внутренних вознаграждений авторы называют удовлетворение от доброго поступка или представление о себе как о «хорошем человеке»; примерами внешних вознаграждений — взаимная услуга, избежание наказания, увеличение общественного блага.

Были получены следующие данные. По сравнению с эгоистическим, альтруистический выбор связан со значительной активацией в прилежащем ядре (NAcc), субгенуальной области передней поясной коры (sgACC), вентромедиальной префронтальной коре (vmPFC), орбитофронтальной коре (OFC), левой дорсолатеральной префронтальной коре (dlPFC), пре-дополнительных моторных областях (pre-SMA), задней поясной коре и мозжечке справа. По сравнению с бездействием, при альтруистических решениях наблюдается активация в ACC, переднем островке (AI) справа, dlPFC (билатерально), SMA и затылочной коре. Снижение активности отмечается в vmPFC, заднем островке, левом предклинье, височно-теменном соединении (TPJ) и задней части верхней теменной борозды (STS) билатерально.

При стратегическом выборе, по сравнению с эгоистическим, наблюдалась двусторонняя активация NAcc, sgACC, vmPFC, ACC, правого предклинья, правой миндалины и областей мозжечка. По сравнению с бездействием, при стратегическом выборе наблюдалась активация в ACC, AI (билатерально), dlPFC, SMA и затылочной коре, скорлупе (билатерально) и правом хвостатом ядре. Деактивация отмечалась в vmPFC, левой дорсомедиальной префронтальной коре, заднем островке (билатерально), предклинье (билатерально), левой dlPFC, левой вентролатеральной префронтальной коре, TPJ (билатерально) и задней и передней областях STS.

По сравнению с эгоистическим поведением при альтруистических и стратегических решениях, наблюдалась перекрывающаяся активность в левом NAcc, ACC, vmPFC и правой OFC. Во время альтруистического выбора, по сравнению со стратегическим, были более активны sgACC, левое TPJ, передняя STS слева, левая нижняя лобная извилина, правый височный полюс, правая нижняя височная извилина и таламус (билатерально). Во время стратегического выбора, по сравнению с альтруистическим, наблюдалась большая активность в правом NAcc, левом хвостатом ядре, правой dlPFC, задней STS справа и правом лобном полюсе.

Таким образом, были выявлены как совпадения, так и отличия в фМРТ-проявлениях альтруистического и стратегического поведения. Как отмечают авторы (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019), и стратегические, и альтруистические решения связаны с активацией системы вознаграждения. Тем не менее в контексте стратегического выбора активация прилежащего ядра более выражена, что может отражать суммирование внутренних и внешних вознаграждений (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019). В свою очередь, области «социального познания» (субгенуальная область, височно-теменное соединение, регионы височной доли) более активны при альтруистическом выборе.

Нейрохимия альтруистического поведения

Ряд исследований посвящен выявлению нейрохимических аспектов альтруистического поведения. Как было отмечено выше, система вознаграждения головного мозга, по-видимому, имеет важное значение в регуляции этого поведения. В связи с этим большое внимание уделяется нейромедиатору дофамину. Во время альтруистического поведения происходит активация дофаминергических проекций мезолимбической системы, что рассматривается как осуществление внутреннего вознаграждения (Rilling 2011). Показано, что при фармакологической блокаде дофаминовых рецепторов амисульпридом происходит угнетение альтруистического поведения у женщин (Soutschek et al. 2017). У мужчин, напротив, частота случаев проявления альтруизма несколько увеличивалась. Авторы полагают, что в среднем женщины более просоциальны, а мужчины более эгоистичны. Эта разница, по их мнению, сформирована средовыми влияниями (просоциальное поведение женщин подкрепляется чаще). При повышении уровня дофамина в головном мозге путем введения толкапона (ингибитор фермента катехол-О-метилтрансферазы, обеспечивающего ката-

болизм дофамина) наблюдается усиление просоциальных тенденций в поведении, выражающееся в увеличении неприятия неравенства (Sáez et al. 2015). Значимость дофамина в регуляции просоциального поведения также подтверждается исследованиями генетического полиморфизма его рецепторов: в частности, уровень просоциального поведения положительно коррелирует с определенными аллелями гена дофаминового рецептора D4 (Jia et al. 2024; Jiang et al. 2013; Zhong et al. 2010).

Опиоидергическая система головного мозга, также связанная с механизмами подкрепления, в свою очередь тоже задействована в обеспечении альтруизма. При помощи метода позитронно-эмиссионной томографии было показано сложное модулирующее влияние системы мю-опиоидных рецепторов на альтруистическое поведение (Chen et al. 2024).

Другим веществом, регулирующим просоциальное и альтруистическое поведение, является нейропептид окситоцин (Marsh et al. 2020). Во многих исследованиях показано позитивное влияние интраназального введения окситоцина на эти активности (De Dreu et al. 2010; Kosfeld et al. 2005; Marsh et al. 2015). Однако следует учитывать, что оказываемый окситоцином эффект существенно зависит от индивидуальных особенностей человека и контекстуальных факторов (Marsh et al. 2020). Например, окситоцин может повышать уровень доверия и сотрудничества с членами своей группы, но при этом провоцировать враждебное поведение по отношению к членам иной группы (De Dreu et al. 2010; 2011). Это представляется достаточно закономерным, если принять во внимание, что окситоцин специфичен для млекопитающих и его основной эволюционной ролью, вероятно, было обеспечение заботы о потомстве. Имеются данные о влиянии полиморфизма гена рецептора окситоцина на просоциальное поведение (Delikishkina et al. 2023; Poulin et al. 2012).

Экспериментальные данные свидетельствуют, что уровень нейромедиатора серотонина положительно связан с просоциальным поведением (Marsh 2016). Так, прием селективного ингибитора обратного захвата серотонина циталопрама приводит к повышению дружелюбности и сотрудничества в рамках игрового взаимодействия (Tse, Bond 2002), а также усиливает неприятие причинения вреда другим людям (Crockett et al. 2010). В свою очередь, дефицит триптофана (предшественник серотонина) угнетает просоциальную активность (Wood et al. 2006).

Поскольку просоциальное поведение зачастую должно проявляться в напряженном или опасном контексте, представляет интерес влияние на это поведение таких факторов, как уровень кортизола и норадреналина. Высвобождение стероидного гормона кортизола регулируется гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системой и является важным компонентом реакции организма на стресс (Kamgang et al. 2023). Кортизол оказывает множество физиологических эффектов, действуя в том числе и на головной мозг (Hawiset, Inkeaw 2020; Strelzyk et al. 2012). В частности, кортизол изменяет работу системы вознаграждения (Kinner et al. 2016; Montoya et al. 2014). Данные о влиянии кортизола на альтруизм весьма неоднозначны. В некоторых исследованиях было обнаружено угнетающее влияние кортизола на альтруистическое поведение (Schulreich et al. 2022; Starcke et al. 2011); в других исследованиях, напротив, влияние кортизола оказалось положительным (Buchanan, Preston 2014; Singer et al. 2017; Sparrow et al. 2019). По-видимому, характер воздействия кортизола зависит от многих факторов, к которым, кроме условий эксперимента, относятся пол, возраст, уровни эмпатии и ментализации («ментализацией» называют способность представлять себе ментальные состояния других людей). Так, кортизол способствовал принятию просоциальных решений у мужчин (Singer et al. 2017; Zhang et al. 2019) и молодых людей, по сравнению с пожилыми (Sparrow et al. 2019) и лицами с относительно низкими уровнями эмпатии (Zhang et al. 2019), в то время как у лиц с относительно высокими уровнями ментализации просоциальное поведение подавлялось (Schulreich et al. 2022). По мнению Т. Бьюкенена и С. Престона (Buchanan, Preston 2014), в условиях стресса поведение в целом становится более «автоматическим» и более ориентированным на краткосрочные задачи.

Нейромедиатор норадреналин, связанный, наряду с кортизолом, со стрессовыми реакциями, также способен модулировать просоциальное поведение. Норадренергические проекции из голубого пятна оказывают влияние на множество областей головного мозга. Имеются сведения, что норадреналин устраняет просоциальные тенденции в поведении, вызванные кортизолом (Margittai et al. 2018). Авторы считают, что эффекты кортизола и норадреналина в этом плане являются противоположными. Различными соотношениями их уровней могла бы быть объяснена неоднозначность влияния стресса на альтруизм. Однако, согласно более новым исследованиям, кортизол и норадреналин

действуют в известном смысле содружественно: первый способствует просоциальной активности по отношению к своей группе, в то время как второй стимулирует враждебное поведение по отношению к представителям других групп (Dashti et al. 2025).

Гипотеза эмпатии-альтруизма

Довольно широкое распространение получила так называемая гипотеза эмпатии-альтруизма (Batson 2022; Batson et al. 2015). Эта гипотеза предполагает, что альтруизму должно соответствовать определенное мотивационное состояние, направленное на увеличение благосостояния других людей. Специально указывается, что мотивационное состояние, направленное на увеличение собственного благосостояния (даже если под «благосостоянием» понимать удовольствие или избегание чувства вины), никогда не может считаться альтруистическим, хотя бы проявляемое при этом поведение и выглядело как альтруистическое. В настоящее время гипотеза эмпатии-альтруизма выступает основной альтернативой тем объяснениям, которые утверждают эгоистическую природу альтруистического поведения.

Согласно гипотезе, наблюдение индуцирующей альтруистическое поведение ситуации приводит сначала к формированию ориентированного на другого человека состояния «эмпатической озабоченности», которое затем порождает альтруистическую мотивацию и альтруистическое поведение. Особенное значение при этом придается восприятию другого человека как нуждающегося в помощи и внутренняя оценка его благополучия. Благополучие другого является ценностью само по себе, а не как параметр, от которого зависит благополучие «альтруиста».

Учитывая фокус на мотивации поведения, а не собственно на поведении, большую значимость в проверке гипотезы приобретают нейрофизиологические методы. В ряде проведенных по этому поводу исследований получены данные, интерпретируемые в пользу гипотезы эмпатии-альтруизма.

Показано, что как при наблюдении за страданиями других людей (например, причинение боли с помощью удара электрическим током), так и при непосредственном переживании таких состояний активируются одни и те же мозговые области — передняя островковая доля и участки передней поясной коры (Decety et al. 2008; Singer et al. 2004; 2006). Такая активация при наблюдении за другими людьми трактуется как нейронный коррелят эмпатии (FeldmanHall et al. 2015).

В исследовании Д. Г. Митюревой с соавторами при помощи метода электроэнцефалографии изучалась активность головного мозга при альтруистическом поведении (Mitiureva et al. 2024). В рамках использованного подхода (задание Pain vs gain) испытуемые могли выделить большую или меньшую часть своего денежного вознаграждения для понижения силы электрической стимуляции, которой подвергался другой участник (на самом деле видеозаписи с «другим участником» были подготовлены заранее). При этом был выявлен кластер функциональных связей в правом полушарии, узлами которого были структуры, задействованные в процессах принятия решений, эмоциональной обработки и эмпатии: каудальная часть передней поясной коры, островок, веретенообразная извилина, область околоспорной извилины, края верхней височной борозды, средняя височная извилина. Также обнаружилась положительная корреляция между размером пожертвования и функциональной связностью ростральной передней поясной коры и орбитальной части нижней лобной извилины. Перед экспериментом испытуемые заполняли психологические опросники, и оказалось, что размер выделенной денежной суммы положительно коррелирует с уровнями эмпатической заботы (IRI) и аффективной эмпатии (QCAE) и отрицательно с результатами шкал психопатии и нарциссизма (SD3).

Гипотеза эмпатии-альтруизма, отстаивающая «чистый» альтруизм, встречает ряд возражений. В первую очередь они касаются представлений об альтруизме как о поведении, которое не подкрепляется. Согласно указаниям критиков, альтруистическое поведение может иметь два вида эгоистических последствий: вознаграждение или избежание наказания. В соответствии с этим были предложены некоторые альтернативные объяснения.

С одной стороны, альтруистическое поведение может быть вознаграждено похвалой и другими внешними поощрениями либо внутренними приятными чувствами «теплого сияния» (Andreoni 1990), «эмпатической радости» (Smith et al. 1989) и др. С другой стороны, сама эмпатия может рассматриваться как негативное состояние («аверсивное возбуждение» (Batson et al. 2015; Brunero 2002; Miyazono, Inarimori 2021)), вызванное наблюдениями за другими людьми, для избавления от которого и совершаются «альтруистические» поступки. Кроме того, неказание помощи попавшему в затруднительное положение человеку может привести к наказанию со стороны окружающих (негативное от-

ношение) или к «самонаказанию» (стыд, чувство вины). По мнению Д. Бэтсона с соавторами, все эти версии были исключены по итогам проведения многочисленных поведенческих экспериментов, что означает подтверждение гипотезы эмпатии-альтруизма (Batson et al. 2015).

С этим трудно согласиться, учитывая результаты некоторых ранних (Cialdini et al. 1987; Smith et al. 1989) и более новых (Miyazono, Inarimori 2021; Song et al. 2023) исследований. Сам Д. Бэтсон с соавторами признают, что нейровизуализация, которая могла бы разрешить этот спор, в настоящее время не предоставляет исчерпывающих доказательств для их гипотезы (Batson et al. 2015). Результаты же поведенческих экспериментов вряд ли можно считать однозначными и очень убедительными, когда речь идет об идентификации мотивационных состояний (Wallach, Wallach 1991). Таким образом, очевидна необходимость дальнейших исследований.

Междисциплинарный подход к изучению альтруизма

В этом обзоре мы рассмотрели теоретические концепции и ряд экспериментальных данных по биологии альтруистического поведения. Для удобства они были структурированы по разделам в соответствии с научными дисциплинами. Обозначим теперь некоторые из тех связей и пересечений, которые выявляются во взаимодействии разных уровней изучения.

Как широко признается в настоящее время, альтруистическое поведение человека имеет определенную врожденную основу. Это означает, что контролирующие его неврологические структуры сформировались, поддерживались и изменялись в ходе эволюционной истории вида, поскольку альтруистическое (просоциальное) поведение предоставляло приспособительные преимущества. По мнению С. Престон, нейронные цепи, связанные с альтруизмом, эволюционно восходят к мозговой системе обеспечения заботы о потомстве (Preston 2013). Таким образом, первичной функцией этой системы является уход за потомством, однако ее применение распространяется и на неродственных особей, что можно считать проявлением генерализации.

Согласно С. Престон, основные элементы системы ухода за потомством у крыс можно подразделить на два пути: путь приближения (от миндалевидного тела к медиальной преоптической области гипоталамуса, вентральному ложу конечной полоски с дальнейшей передачей к вентральной области покрышки, прилежащему

ядру и вентральному паллидumu) и путь избегания (от миндалевидного тела к переднему гипоталамусу и околотоводопроводному серому веществу). То, какой из путей будет активирован в конкретной ситуации, зависит от ряда факто-

ров, подробно обсуждаемых в указанной работе. У людей описанная система получает «прибавку»: области префронтальной и передней поясной коры, активно модулирующие функции основных структур (рис. 3). Хотя существуют

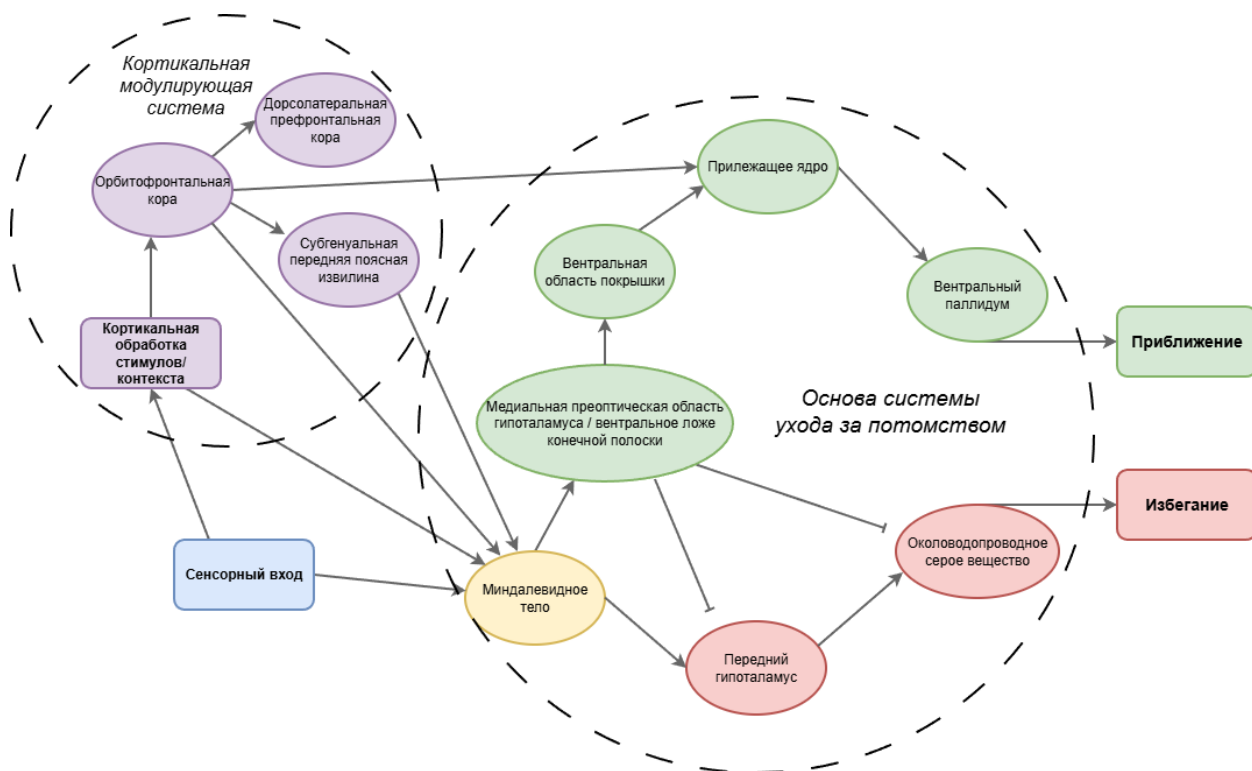


Рис. 3. Схема расширенной системы ухода за потомством (Preston 2013)

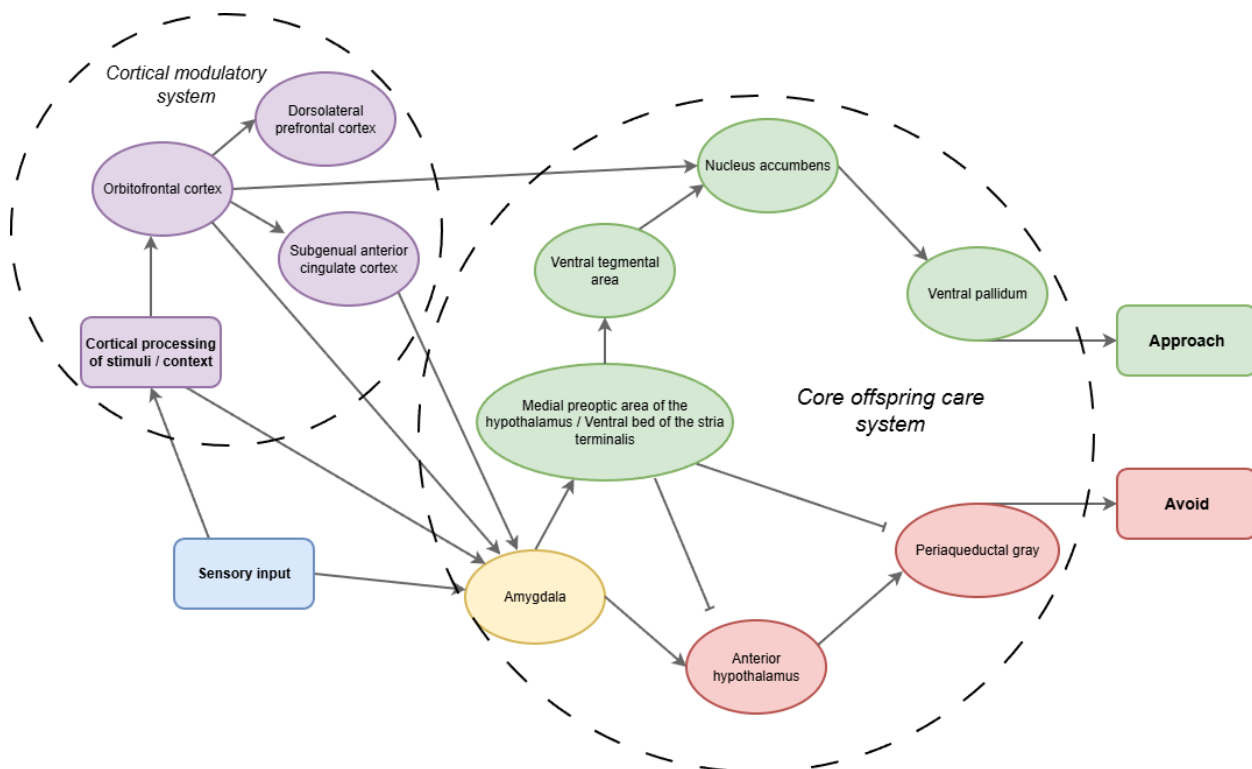


Fig. 3. Schematic representation of the extended caregiving system (Preston 2013)

и другие отличия, изучение механизмов относительно простых видов поведения, гомологичных человеческому альтруизму, может быть продуктивным подходом.

Теория взаимного альтруизма помогает понять связь неврологического обеспечения альтруизма с другими системами мозга. Согласно теории, альтруистическое поведение может развиваться в популяциях, представители которых состоят в длительных взаимодействиях. При данных условиях весьма вероятно, что за оказанием полезной услуги (альтруизм) в будущем последует ответная услуга. В таком случае подобные циклы могут многократно воспроизводиться. Если же ответная услуга не будет оказана, то и «обманщик» в дальнейшем лишится помощи. Примером подобных взаимоотношений может послужить поведение летучих мышей (Wilkinson 1984). Описано, что летучие мыши гематофаги (*Desmodus rotundus*) по возвращении с охоты подкармливают своих голодных соратников отрыгиваемой кровью. Однако летучие мыши помогают только тем, от кого они сами получали аналогичную помощь ранее.

Надо полагать, что существует ряд предикторов, распознавание которых повышает вероятность успешности взаимного альтруизма и снижает шансы быть обманутым. Нервные механизмы такого анализа играют заметную роль в альтруистическом поведении человека. Мозговые системы, обеспечивающие распознавание лиц, межгрупповую идентификацию, эмпатию и просоциальное поведение, находятся в тесном взаимодействии друг с другом (Peng et al. 2024).

Распознавание и запоминание лиц критически необходимо для обеспечения селективности просоциального поведения. С одной стороны, важно идентифицировать людей с благополучной историей альтруистических взаимоотношений, которые в прошлом оказывали ответные услуги. С другой стороны, столь же важно установить «обманщиков» и исключить дальнейшие взаимодействия с ними (Mealey et al. 1996). Вообще альтруистические поступки чаще совершаются по отношению к близким людям (Long, Krause 2017), что свидетельствует о значимости длительных отношений для развития альтруизма. Важное значение в распознавании лиц имеют веретенообразная область лица (fusiform face area), затылочная область лица, миндалевидное тело, префронтальная кора, передняя область височного полюса и верхняя височная борозда (Peng et al. 2024).

Наряду с распознаванием лиц производится их классификация по таким, например, крите-

риям, как этническая принадлежность. Распределение людей на группы и сопоставление своей и чужой групповой принадлежности может предсказать результативность взаимодействий даже с незнакомыми людьми. В процессе межгрупповой идентификации задействованы передняя поясная кора, миндалевидное тело, префронтальная кора, веретенообразная область лица, височно-теменное соединение (Peng et al. 2024).

Распознавание лиц и межгрупповая идентификация могут влиять на уровень альтруистической мотивации (эмпатия/аверсивное возбуждение). Считается, что передний островок и передняя поясная кора являются основными областями головного мозга, связанными с эмпатией (Fallon et al. 2020; Stevens, Taber 2021). Их активация при восприятии боли другого человека оказывается более выраженной, если этот человек относится к той же этнической группе, и менее выраженной, если он принадлежит к другой этнической группе (Cao et al. 2015; Contreras-Huerta et al. 2013; Shen et al. 2018). Однако если уровень социальных взаимодействий с людьми другой этнической принадлежности высок, то активация передней поясной коры при наблюдении боли представителей другой этнической группы значительно возрастает (Cao et al. 2015).

Очень интересен вопрос о соотношении врожденных механизмов альтруистического поведения и приобретенного жизненного опыта. Вряд ли можно сомневаться в том, что, какова бы ни была основа альтруизма, средовые факторы оказывают на его проявления значимое влияние. Если, как считает Д. Бэтсон, альтруистическое поведение необходимо связано с некоей специфической мотивацией, возникающей из состояния «эмпатической заботы», то все же по мере опыта оно неизбежно попадает под контроль своих последствий. Подкрепления и наказания являются теми механизмами, посредством которых окружающая среда изменяет частоту проявляемых поведенческих активностей. Хотя у людей существуют «задатки» (врожденные неврологические механизмы) альтруизма, их требуется еще укрепить, стабилизировать, связать с конкретным опытом, что может осуществиться только во взаимодействии со средой. Не потому ли воспитание детей является делом столь непростым, длительным и отнюдь не всегда приводящим к желаемым последствиям?

Действительно, значимое влияние среды (семейное окружение, сверстники, друзья, принадлежность к определенному общественному

классу и др.) на альтруистическое поведение продемонстрировано во многих исследованиях (Kosse et al. 2020; Liu et al. 2023; Ma 2003; Mandal, Mehera 2020; Piff et al. 2010; Rejosumarto, Bulut 2024). Важную роль при этом играет наличие положительного примера (Nejati, Shafaei 2018; Rosenhan, White 1967).

Вместе с тем альтруистическое поведение, получая внутреннее подкрепление, видимо, может самоподдерживаться по механизму положительной обратной связи (Aknin et al. 2018). Выше обсуждалась активация мозговой системы вознаграждения, выявляемая при альтруистическом поведении. Кроме того, показано, что альтруизм связан с ослаблением негативных состояний, таких как болевые ощущения (Wang et al. 2020) и стресс (Lazar, Eisenberger 2022). Эти эффекты могут приводить к увеличению частоты альтруистического поведения в будущем. В самом деле, показано, что принятие альтруистических решений приводит к увеличению вероятности принятия таких решений в будущем («альтруизм порождает альтруизм») (Heger, Slonim 2022; Park et al. 2017).

В то же время, возможно, что врожденные предпосылки просоциального поведения выражены у разных людей в неодинаковой степени. По данным нейроанатомических исследований, «экстраординарные» альтруисты (анонимные доноры почек) имеют увеличенный объем правого миндалевидного тела (Marsh et al. 2014). Сообщается, что объем серого вещества в правом височно-теменном соединении коррелирует с поведенческим альтруизмом (Morishima et al. 2012). Большая толщина латеральной орбито-фронтальной коры и частей пре- и постцентральной коры связана с большей величиной пожертвований у детей (Wildeboer et al. 2018).

Примечателен феномен, имеющий непосредственное отношение к рассматриваемой теме, — так называемое альтруистическое наказание. Под альтруистическим наказанием понимается такое поведение, которое связано с затратой ресурсов для осуществляющего наказание и при этом не сопровождается получением им какого-либо явного внешнего вознаграждения (Strobel et al. 2011). В фМРТ-исследованиях показана активация переднего островка у людей, совершающих альтруистическое наказание, что может указывать на их аверсивную реакцию (например, негодование при наблюдении нарушения общественных норм) (Strobel et al. 2011; Tang et al. 2023). Также при альтруистическом наказании показана активация системы вознаграждения (Boccardo et al. 2021; Morese, Palermo 2020; Rilling 2011; Strobel et al. 2011), свидетельствующая

о получении наказывающими удовлетворения от акта наказания. Альтруистическое наказание играет большую роль в поддержании сотрудничества между людьми (Fehr, Gächter 2002). Вероятно, практика наказания нарушителей общественных норм (в том числе так называемых безбилетников, эксплуатирующих предоставляемые группой преимущества и не вносящих свой вклад в общее благосостояние) оказала значимое влияние на закрепление альтруистического поведения в человеческих сообществах в рамках коэволюции генов и культур (Fehr, Fischbacher 2003; Vlerick 2021).

Заключительные замечания

Приближаясь к завершению обсуждения, отметим некоторые важные, на наш взгляд, особенности и ограничения, связанные с исследованиями альтруизма.

Спектр человеческого поведения, подходящего под формальное определение альтруизма (принятое нами или любое другое), очень широк. С одной стороны, альтруизмом можно назвать как указание времени по просьбе незнакомца на улице, так и попытку спасения утопающего. Надо полагать, что нервные механизмы разных видов поведения, считающихся «альтруистическими», будут существенно отличаться. С другой стороны, поведенческие акты, выглядящие очень различными, могут иметь общие компоненты их нервного обеспечения. В этой связи большую важность приобретают методика исследования и условия эксперимента.

Как мы видели, существуют разные подходы к объяснению роли мозговых структур, участвующих в альтруистическом поведении. Полифункциональность и различающиеся от исследования к исследованию паттерны активации не способствуют выяснению нейронных основ альтруизма, хотя и вполне соответствуют действительной сложности и гетерогенности альтруистического поведения.

По-видимому, современные данные все еще не позволяют окончательно разрешить вопрос о сущности альтруистического поведения. Хотя гипотеза эмпатии-альтруизма получила довольно широкое распространение в последнее время (Batson et al. 2015), продолжают появляться расходящиеся с ней факты. В то же время активация системы вознаграждения, выявляемая в исследованиях альтруизма, рассматривается многими учеными как внутреннее подкрепление альтруистического поведения.

Вероятно, многие случаи альтруистического поведения в той или иной степени связаны

с эгоистической мотивацией. Как мы видели, понятие «эгоистическая мотивация» можно трактовать весьма широко: например, получение радости от помощи другому человеку или избежание «мук совести». Исключить влияние внутреннего подкрепления столь же затруднительно, как и отследить все внешние события, которые могли бы обладать подкрепляющими свойствами. Но даже если существует «чистый» альтруизм (полностью независимый ни от внешнего, ни от внутреннего подкрепления), потребуются выяснить, насколько широко его распространение и как он соотносится с «эгоистичным» альтруизмом.

Мы считаем, что для дальнейших исследований альтруизма критическую значимость приобретает интегративный междисциплинарный подход. Невозможно понять механизмы альтруистического поведения без изучения его филогенеза. Только эволюционная история может дать ответ на вопрос, почему альтруистическое поведение вообще имеет место и почему оно сформировалось таким, какое оно есть. Изучение эволюционно сложившихся нервных механизмов альтруистического и просоциаль-

ного поведения должно прояснить его мотивационные основы, связи с другими процессами и регуляцию. Исследование же альтруизма на уровне поведения не только выявляет специфические в этом отношении закономерности, но и представляет большую ценность для нейрофизиологических экспериментов, которые могут осуществляться только в рамках определенной поведенческой ситуации. Таким образом, сотрудничество трех дисциплин — эволюционной биологии, анализа поведения и нейрофизиологии — позволит лучше изучить альтруистическое поведение и найти ответ на давний вопрос о его сущности.

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.

References

- Aknin, L. B., Van de Vondervoort, J. W., Hamlin, J. K. (2018) Positive feelings reward and promote prosocial behavior. *Current Opinion in Psychology*, vol. 20, pp. 55–59. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2017.08.017> (In English)
- Andreoni, J. (1990) Impure altruism and donations to public goods: A theory of warm-glow giving. *The Economic Journal*, vol. 100, no. 401, pp. 464–477. <https://doi.org/10.2307/2234133> (In English)
- Arnocky, S., Piché, T., Albert, G. et al. (2017) Altruism predicts mating success in humans. *British Journal of Psychology*, vol. 108, no. 2, pp. 416–435. <https://doi.org/10.1111/bjop.12208> (In English)
- Batson, C. D. (2022) The empathy-altruism hypothesis: What it is and why it is important. In: A. Kostic, D. Chadee (eds.). *Positive psychology: An international perspective*. Hoboken: Wiley-Blackwell Publ., pp. 12–32. <https://doi.org/10.1002/9781119771418.ch2> (In English)
- Batson, C. D., Lishner, D. A., Stocks, E. L. (2015) The empathy–altruism hypothesis. In: D. A. Schroeder, W. G. Graziano (eds.). *The Oxford handbook of prosocial behavior*. New York: Oxford University Press, pp. 259–281. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780195399813.013.023> (In English)
- Baum, W. M. (2017) *Understanding behaviorism: Behavior, culture, and evolution*. 3rd ed. Hoboken: John Wiley & Sons Publ., 320 p. (In English)
- Bernardes de Moraes, T. P., dos Santos Millani, F. (2014) Altruism and evolutionary pathway. A review on the evolution of altruistic behaviour. *Nómadas. Critical Journal of Social and Juridical Sciences*, vol. 42, no. 2, article 48782. http://doi.org/10.5209/rev_NOMA.2014.v42.n2.48782 (In English)
- Boccardo, S., Wagels, L., Puiu, A. A. et al. (2021) A meta-analysis on shared and distinct neural correlates of the decision-making underlying altruistic and retaliatory punishment. *Human Brain Mapping*, vol. 42, no. 17, pp. 5547–5562. <https://doi.org/10.1002/hbm.25635> (In English)
- Brunero, J. S. (2002) Evolution, altruism and “internal reward” explanations. *The Philosophical Forum*, vol. 33, no. 4, pp. 413–424. <https://doi.org/10.1111/1467-9191.00003> (In English)
- Buchanan, T. W., Preston, S. D. (2014) Stress leads to prosocial action in immediate need situations. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, vol. 8, article 5. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2014.00005> (In English)
- Burgdorf, J., Panksepp, J. (2006) The neurobiology of positive emotions. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 30, no. 2, pp. 173–187. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.06.001> (In English)
- Cao, Y., Contreras-Huerta, L. S., McFadyen, J., Cunningham, R. (2015) Racial bias in neural response to others’ pain is reduced with other-race contact. *Cortex*, vol. 70, pp. 68–78. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.02.010> (In English)

- Chen, J., Putkinen, V., Seppälä, K. et al. (2024) Endogenous opioid receptor system mediates costly altruism in the human brain. *Communications Biology*, vol. 7, article 1401. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-07084-7> (In English)
- Chernyshevskij, N. G. (1974a) *Composition of writings in 5 volumes. Vol. 1. What is to be done?* Moscow: Pravda Publ., 464 p. (In Russian)
- Chernyshevskij, N. G. (1974b) *Composition of writings in 5 volumes. Vol. 4. The anthropological principle in philosophy.* Moscow: Pravda Publ., 414 p. (In Russian)
- Cialdini, R. B., Schaller, M., Houlihan, D. et al. (1987) Empathy-based helping: Is it selflessly or selfishly motivated? *Journal of Personality and Social Psychology*, vol. 52, no. 4, pp. 749–758. <https://doi.org/10.1037//0022-3514.52.4.749> (In English)
- Clavien, C., Chapuisat, M. (2012) Altruism — a philosophical analysis. *Encyclopedia of Life Sciences*, pp. 1–10. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0003442.pub2> (In English)
- Clavien, C., Chapuisat, M. (2013) Altruism across disciplines: One word, multiple meanings. *Biology & Philosophy*, vol. 28, pp. 125–140. <https://doi.org/10.1007/s10539-012-9317-3> (In English)
- Contreras-Huerta, L. S., Baker, K. S., Reynolds, K. J. et al. (2013) Racial bias in neural empathic responses to pain. *PLOS ONE*, vol. 8, no. 12, article e84001. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084001> (In English)
- Crockett, M. J., Clark, L., Hauser, M. D., Robbins, T. W. (2010) Serotonin selectively influences moral judgment and behavior through effects on harm aversion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 107, no. 40, pp. 17433–17438. <https://doi.org/10.1073/pnas.1009396107> (In English)
- Cutler J., Campbell-Meiklejohn, D. (2019) A comparative fMRI meta-analysis of altruistic and strategic decisions to give. *NeuroImage*, vol. 184, pp. 227–241. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.09.009> (In English)
- Dashti, D., Lüpken, L. M., Seidisarouei, M. et al. (2025) Dissociable glucocorticoid and noradrenergic effects on parochial cooperation and competition in intergroup conflict. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 122, no. 29, article e2502257122. <https://doi.org/10.1073/pnas.2502257122> (In English)
- De Dreu, W. C. K., Greer, L. L., Handgraaf, M. J. J. et al. (2010) The neuropeptide oxytocin regulates parochial altruism in intergroup conflict among humans. *Science*, vol. 328, no. 5984, pp. 1408–1411. <https://doi.org/10.1126/science.1189047> (In English)
- De Dreu, W. C. K., Greer, L. L., Van Kleef, G. A. et al. (2011) Oxytocin promotes human ethnocentrism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 108, no. 4, pp. 1262–1266. <https://doi.org/10.1073/pnas.1015316108> (In English)
- Decety, J., Michalska, K. J., Akitsuki, Y. (2008) Who caused the pain? An fMRI investigation of empathy and intentionality in children. *Neuropsychologia*, vol. 46, no. 11, pp. 2607–2614. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.05.026> (In English)
- Delikishkina, E., Cohen-Zimmerman, S., Kachian, Z. R. et al. (2023) Understanding altruistic behavior: the joint role of prefrontal damage and OXTR genotype. *Neuropsychologia*, vol. 190, article 108686. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2023.108686> (In English)
- Díaz-Gutiérrez, P., Boone, C., Vyas, H., Declerck, C. H. (2024) Neural asymmetry in aligning with generous versus selfish descriptive norms in a charitable donation task. *Scientific Reports*, vol. 14, article 5793. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-55688-0> (In English)
- Fallon, N., Roberts, C., Stancak, A. (2020) Shared and distinct functional networks for empathy and pain processing: A systematic review and meta-analysis of fMRI studies. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, vol. 15, no. 7, pp. 709–723. <https://doi.org/10.1093/scan/nsaa090> (In English)
- Fehr, E., Fischbacher, U. (2003) The nature of human altruism. *Nature*, vol. 425, pp. 785–791. <https://doi.org/10.1038/nature02043> (In English)
- Fehr, E., Gächter, S. (2002) Altruistic punishment in humans. *Nature*, vol. 415, pp. 137–140. <https://doi.org/10.1038/415137a> (In English)
- Feigin, S., Owens, G., Goodyear-Smith, F. (2014) Theories of human altruism: A systematic review. *Journal of Psychiatry and Brain Functions*, vol. 1, article 5. (In English)
- FeldmanHall, O., Dalgleish, T., Evans, D., Mobbs, D. (2015) Empathic concern drives costly altruism. *NeuroImage*, vol. 105, pp. 347–356. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.10.043> (In English)
- Filkowski, M. M., Cochran, R. N., Haas, B. W. (2016) Altruistic behavior: Mapping responses in the brain. *Neuroscience and Neuroeconomics*, vol. 5, pp. 65–75. <https://doi.org/10.2147/NAN.S87718> (In English)
- Guala, F., Mittone, L. (2010) Paradigmatic experiments: The dictator game. *The Journal of Socio-Economics*, vol. 39, no. 5, pp. 578–584. <https://doi.org/10.1016/j.soc.2009.05.007> (In English)
- Hamilton, W. D. (1964a) The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 7, no. 1, pp. 1–16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4) (In English)
- Hamilton, W. D. (1964b) The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 7, no. 1, pp. 17–52. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6) (In English)
- Hawiset, T., Inkeaw, P. (2020) Effects of stress and cortisol on the brain behavioral functions: Mood and memory. *Srinrinwh san — Srinagarind Medical Journal*, vol. 35, no. 4, pp. 496–511 (In English)
- Heger, S., Slonim, R. (2022) Altruism begets altruism. *CESifo Working Paper*, no. 9522, 36 p. <http://doi.org/10.2139/ssrn.4014920> (In English)

- Hu, J., Hu, Y., Li, Y., Zhou, X. (2021) Computational and neurobiological substrates of cost-benefit integration in altruistic helping decision. *Journal of Neuroscience*, vol. 41, no. 15, pp. 3545–3561. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1939-20.2021> (In English)
- Hu, J., Li, Y., Yin, Y. et al. (2017) How do self-interest and other-need interact in the brain to determine altruistic behavior? *NeuroImage*, vol. 157, pp. 598–611. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.06.040> (In English)
- Jauhar, S., Fortea, L., Solanes, A. et al. (2021) Brain activations associated with anticipation and delivery of monetary reward: A systematic review and meta-analysis of fMRI studies. *PLOS ONE*, vol. 16, no. 8, article e0255292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255292> (In English)
- Jia, H., Chuang, Y., Zheng, L. et al. (2024) The role of altruistic behavior and genetic influence of DRD4 in resource gain and resource loss spirals. *Asia Pacific Journal of Management*, vol. 41, pp. 719–741. <https://doi.org/10.1007/s10490-023-09870-z> (In English)
- Jiang, Y., Chew, S. H., Ebstein, R. P. (2013) The role of D4 receptor gene exon III polymorphisms in shaping human altruism and prosocial behavior. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 7, article 195. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00195> (In English)
- Kamgang, V. W., Murkwe, M., Wankeu-Nya, M. (2023) Biological effects of cortisol. In: D. L. Păun (ed.). *Cortisol — between physiology and pathology*. London: IntechOpen Publ., pp. 1–19. <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.1003161> (In English)
- Karan, M., Lazar, L., Leschak, C. J. et al. (2022) Giving to others and neural processing during adolescence. *Developmental Cognitive Neuroscience*, vol. 56, article 101128. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2022.101128> (In English)
- Kartali, G., Kelemen-Erdos, A. (2020) Motivate or reward altruistic behavior? A literature review of altruism theories. *The Macrotheme Review*, vol. 9, no. 1, pp. 117–127. (In English)
- Kerr, B., Godfrey-Smith, P., Feldman, M. W. (2004) What is altruism? *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 19, no. 3, pp. 135–140. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.004> (In English)
- Kinner, V. L., Wolf, O. T., Merz, C. J. (2016) Cortisol alters reward processing in the human brain. *Hormones and behavior*, vol. 84, pp. 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2016.05.005> (In English)
- Kosfeld, M., Heinrichs, M., Zak, P. J. et al. (2005) Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, vol. 435, pp. 673–676. <https://doi.org/10.1038/nature03701> (In English)
- Koshtoyants, Kh. S. (1945) *Sechenov*. Moscow: Molodaya gvardiya Publ., 96 p. (In Russian)
- Kosse, F., Deckers, T., Pinger, P. et al. (2020) The formation of prosociality: Causal evidence on the role of social environment. *Journal of Political Economy*, vol. 128, no. 2, pp. 434–467. <https://doi.org/10.1086/704386> (In English)
- Lazar, L., Eisenberger, N. I. (2022) The benefits of giving: Effects of prosocial behavior on recovery from stress. *Psychophysiology*, vol. 59, no. 2, article e13954. <https://doi.org/10.1111/psyp.13954> (In English)
- Liu, X., Zhang, Y., Chen, Z. et al. (2023) Effect of socioeconomic status on altruistic behavior in Chinese middle school students: Mediating role of empathy. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, vol. 20, no. 4, article 3326. <https://doi.org/10.3390/ijerph20043326> (In English)
- Long, M. C., Krause, E. (2017) Altruism by age and social proximity. *PLOS ONE*, vol. 12, no. 8, article e0180411. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180411> (In English)
- Luo, J. (2018) The neural basis of and a common neural circuitry in different types of pro-social behavior. *Frontiers in Psychology*, vol. 9, article 859. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00859> (In English)
- Ma, H. K. (2003) The relationship of the family social environment, peer influences, and peer relationships to altruistic orientation in Chinese children. *The Journal of Genetic Psychology*, vol. 164, no. 3, pp. 267–274. <https://doi.org/10.1080/00221320309597983> (In English)
- Mandal, M. B., Mehera, C. (2020) Home environment: One of the key determinants of mental health, personality traits and altruism of the adolescent students. *Alochana Chakra Journal*, vol. 9, no. 8, pp. 2195–2205. (In English)
- Margittai, Z., van Wingerden, M., Schnitzler, A. et al. (2018) Dissociable roles of glucocorticoid and noradrenergic activation on social discounting. *Psychoneuroendocrinology*, vol. 90, pp. 22–28. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2018.01.015> (In English)
- Marsh, A. A. (2016) Neural, cognitive, and evolutionary foundations of human altruism. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, vol. 7, no. 1, pp. 59–71. <https://doi.org/10.1002/wcs.1377> (In English)
- Marsh, A. A., Stoycos, S. A., Brethel-Haurwitz, K. M. et al. (2014) Neural and cognitive characteristics of extraordinary altruists. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 111, no. 42, pp. 15036–15041. <https://doi.org/10.1073/pnas.1408440111> (In English)
- Marsh, N., Marsh, A. A., Lee, M. R., Hurlmann, R. (2020) Oxytocin and the neurobiology of prosocial behavior. *The Neuroscientist*, vol. 27, no. 6, pp. 604–619. <https://doi.org/10.1177/1073858420960111> (In English)
- Marsh, N., Scheele, D., Gerhardt, H. et al. (2015) The neuropeptide oxytocin induces a social altruism bias. *Journal of Neuroscience*, vol. 35, no. 47, pp. 15696–15701. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3199-15.2015> (In English)
- Mealey, L., Daoood, C., Krage, M. (1996) Enhanced memory for faces of cheaters. *Ethology and Sociobiology*, vol. 17, no. 2, pp. 119–128. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(95\)00131-X](https://doi.org/10.1016/0162-3095(95)00131-X) (In English)
- Miller, G. F. (2007). Sexual selection for moral virtues. *The Quarterly Review of Biology*, vol. 82, no. 2, pp. 97–125. <https://doi.org/10.1086/517857> (In English)

- Mironov, D. A. (2007) Ethic and anthropological views of I. Sechenov. *Izvestia: Herzen University Journal of Humanities & Sciences*, no. 20 (49), pp. 132–136. (In Russian)
- Mitiureva, D. G., Terlichenko, E. O., Zubko, V. M. et al. (2024) Neural mechanisms of altruistic decision-making: EEG functional connectivity network analysis. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, vol. 24, pp. 1109–1120. <https://doi.org/10.3758/s13415-024-01214-8> (In English)
- Miyazono, K., Inarimori, K. (2021) Empathy, altruism, and group identification. *Frontiers in Psychology*, vol. 12, article 749315. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.749315> (In English)
- Mokos, J., Csillag, M., Scheuring, I. (2023) Communicating the cost of your altruism makes you cool — competitive altruism and sexual selection in a real-life charity situation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 77, article 17. <https://doi.org/10.1007/s00265-023-03293-y> (In English)
- Moll, J., Krueger, F., Zahn, R. et al. (2006) Human fronto–mesolimbic networks guide decisions about charitable donation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 103, no. 42, pp. 15623–15628. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604475103> (In English)
- Montoya, E. R., Bos, P. A., Terburg, D. et al. (2014) Cortisol administration induces global down-regulation of the brain's reward circuitry. *Psychoneuroendocrinology*, vol. 47, pp. 31–42. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2014.04.022> (In English)
- Moore, D., Wigby, S., English, S. et al. (2013) Selflessness is sexy: Reported helping behaviour increases desirability of men and women as long-term sexual partners. *BMC Evolutionary Biology*, vol. 13, article 182. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-182> (In English)
- Morese, R., Palermo, S. (2020) Altruistic punishment and impulsivity in parkinson's disease: A social neuroscience perspective. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, vol. 14, article 102. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2020.00102> (In English)
- Morishima, Y., Schunk, D., Bruhin, A. et al. (2012) Linking brain structure and activation in temporoparietal junction to explain the neurobiology of human altruism. *Neuron*, vol. 75, no. 1, pp. 73–79. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.05.021> (In English)
- Nejati, M., Shafaei, A. (2018) Leading by example: The influence of ethical supervision on students' prosocial behavior. *Higher Education*, vol. 75, pp. 75–89. <https://doi.org/10.1007/s10734-017-0130-4> (In English)
- Nowak, M. A. (2006) Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, vol. 314, no. 5805, pp. 1560–1563. <https://doi.org/10.1126/science.1133755> (In English)
- Nowak, M. A., Page, K. M., Sigmund, K. (2000) Fairness versus reason in the Ultimatum Game. *Science*, vol. 289, no. 5485, pp. 1773–1775. <https://doi.org/10.1126/science.289.5485.1773> (In English)
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E., Wilson, E. O. (2010) The evolution of eusociality. *Nature*, vol. 466, pp. 1057–1062. <https://doi.org/10.1038/nature09205> (In English)
- Park, S. Q., Kahnt, T., Dogan, A. et al. (2017) A neural link between generosity and happiness. *Nature Communications*, vol. 8, article 15964. <https://doi.org/10.1038/ncomms15964> (In English)
- Pavlenko, V. B., Orekhova, L. S., Portugalskaya, A. A., Mikhailova, A. A. (2023) Formation of prosocial behavior and its neurophysiological mechanisms in early childhood. *I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 73, no. 2, pp. 193–213. <https://doi.org/10.31857/S0044467723020089> (In Russian)
- Peng, K., Tan, L., Zhang, X. (2024) The neural mechanism underlying differentiated in-group versus out-group face recognition and memory, identification, empathy and pro-social behavior: Evidence from fMRI and ERP studies. *Journal of Integrative Neuroscience*, vol. 23, no. 3, article 48. <https://doi.org/10.31083/j.jin2303048> (In English)
- Pfattheicher, S., Nielsen, Y. A., Thielmann, I. (2022) Prosocial behavior and altruism: A review of concepts and definitions. *Current Opinion in Psychology*, vol. 44, pp. 124–129. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2021.08.021> (In English)
- Phillips, T., Barnard, C., Ferguson, E., Reader, T. (2008) Do humans prefer altruistic mates? Testing a link between sexual selection and altruism towards non-relatives. *British Journal of Psychology*, vol. 99, no. 4, pp. 555–572. <https://doi.org/10.1348/000712608X298467> (In English)
- Piff, P. K., Kraus, M. W., Côté, S. et al. (2010) Having less, giving more: The influence of social class on prosocial behavior. *Journal of Personality and Social Psychology*, vol. 99, no. 5, pp. 771–784. <https://doi.org/10.1037/a0020092> (In English)
- Poulin, M. J., Holman, E. A., Buffone, A. (2012) The neurogenetics of nice: Receptor genes for oxytocin and vasopressin interact with threat to predict prosocial behavior. *Psychological Science*, vol. 23, no. 5, pp. 446–452. <https://doi.org/10.1177/0956797611428471> (In English)
- Preston, S. D. (2013) The origins of altruism in offspring care. *Psychological Bulletin*, vol. 139, no. 6, pp. 1305–1341. <https://doi.org/10.1037/a0031755> (In English)
- Rachlin, H. (2002) Altruism and selfishness. *Behavioral and Brain Sciences*, vol. 25, no. 2, pp. 239–250. <https://doi.org/10.1017/S0140525X02000055> (In English)
- Rejosumarto, M. A., Bulut, M. (2024) The effect of religiosity and family tradition on altruistic behavior: Evidence in Indonesia. *Asian Journal of Management, Entrepreneurship and Social Science*, vol. 4, no. 3, pp. 1698–1720. (In English)

- Rilling, J. K. (2011) The neurobiology of cooperation and altruism. In: R. Sussman, C. Cloninger (eds.). *Origins of Altruism and Cooperation. Volume 36*. New York: Springer Publ., pp. 295–306. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9520-9_17 (In English)
- Rosenhan, D., White, G. M. (1967) Observation and rehearsal as determinants of prosocial behavior. *Journal of Personality and Social Psychology*, vol. 5, no. 4, pp. 424–431. <https://doi.org/10.1037/h0024395> (In English)
- Sáez, I., Zhu, L., Set, E. et al. (2015) Dopamine modulates egalitarian behavior in humans. *Current Biology*, vol. 25, no. 7, pp. 912–919. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.01.071> (In English)
- Schulreich, S., Tusche, A., Kanske, P., Schwabe, L. (2022) Altruism under stress: Cortisol negatively predicts charitable giving and neural value representations depending on mentalizing capacity. *Journal of Neuroscience*, vol. 42, no. 16, pp. 3445–3460. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1870-21.2022> (In English)
- Shen, F., Hu, Y., Fan, M. et al. (2018) Racial bias in neural response for pain is modulated by minimal group. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 11, article 661. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00661> (In English)
- Shepelenko, A. Y., Kosonogov, V. V. (2023) Cerebral support for making donation-related decision with altruistic and egoistic motives. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 53, no. 2, pp. 242–246. <https://doi.org/10.1007/s11055-023-01413-9> (In English)
- Singer, N., Sommer, M., Döhnell, K. et al. (2017) Acute psychosocial stress and everyday moral decision-making in young healthy men: The impact of cortisol. *Hormones and Behavior*, vol. 93, pp. 72–81. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2017.05.002> (In English)
- Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J. et al. (2004) Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain. *Science*, vol. 303, no. 5661, pp. 1157–1162. <https://doi.org/10.1126/science.1093535> (In English)
- Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J. et al. (2006) Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others. *Nature*, vol. 439, pp. 466–469. <https://doi.org/10.1038/nature04271> (In English)
- Smith, K. D., Keating, J. P., Stotland, E. (1989) Altruism reconsidered: The effect of denying feedback on a victim's status to empathic witnesses. *Journal of Personality and Social Psychology*, vol. 57, no. 4, pp. 641–650. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.57.4.641> (In English)
- Sober, E., Wilson, D. S. (1998) *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge: Harvard University Press, 394 p. (In English)
- Song, J., Zhao, Z., Jiao, Z. et al. (2023) Subliminal perception of others' physical pain induces personal distress rather than empathic concern. *BMC Psychology*, vol. 11, article 276. <https://doi.org/10.1186/s40359-023-01310-3> (In English)
- Sonne, J. W. H., Gash, D. M. (2018) Psychopathy to altruism: Neurobiology of the selfish–selfless spectrum. *Frontiers in Psychology*, vol. 9, article 575. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00575> (In English)
- Soutschek, A., Burke, C. J., Raja Beharelle, A. et al. (2017) The dopaminergic reward system underpins gender differences in social preferences. *Nature Human Behaviour*, vol. 1, pp. 819–827. <https://doi.org/10.1038/s41562-017-0226-y> (In English)
- Sparrow, E. P., Armstrong, B. A., Fiocco, A. J., Spaniol, J. (2019) Acute stress and altruism in younger and older adults. *Psychoneuroendocrinology*, vol. 100, pp. 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2018.09.025> (In English)
- Starcke, K., Polzer, C., Wolf, O. T., Brand, M. (2011) Does stress alter everyday moral decision-making? *Psychoneuroendocrinology*, vol. 36, no. 2, pp. 210–219. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2010.07.010> (In English)
- Stevens, F., Taber, K. (2021) The neuroscience of empathy and compassion in pro-social behavior. *Neuropsychologia*, vol. 159, article 107925. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2021.107925> (In English)
- Strelzyk, F., Hermes, M., Naumann, E. et al. (2012) Tune it down to live it up? Rapid, nongenomic effects of cortisol on the human brain. *Journal of Neuroscience*, vol. 32, no. 2, pp. 616–625. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2384-11.2012> (In English)
- Strobel, A., Zimmermann, J., Schmitz, A. et al. (2011) Beyond revenge: Neural and genetic bases of altruistic punishment. *NeuroImage*, vol. 54, no. 1, pp. 671–680. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.07.051> (In English)
- Tang, Z., Qu, C., Benistant, J. et al. (2023) Strengths of social ties modulate brain computations for third-party punishment. *Scientific Reports*, vol. 13, article 10510. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-37286-8> (In English)
- Thorndike, E. L. (1927) The law of effect. *The American Journal of Psychology*, vol. 39, no. 1/4, pp. 212–222. <https://doi.org/10.2307/1415413> (In English)
- Trivers, R. L. (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, vol. 46, no. 1, pp. 35–57. <https://doi.org/10.1086/406755> (In English)
- Tse, W. S., Bond, A. J. (2002) Serotonergic intervention affects both social dominance and affiliative behaviour. *Psychopharmacology*, vol. 161, pp. 324–330. <https://doi.org/10.1007/s00213-002-1049-7> (In English)
- Valsala, P., Menon, P. (2023) Psychospiritual basis of altruism: a review. *Journal of Humanistic Psychology*, vol. 63, no. 3, pp. 344–363. <https://doi.org/10.1177/0022167819830517> (In English)
- Vlerick, M. (2021) Explaining human altruism. *Synthese*, vol. 199, pp. 2395–2413. <https://doi.org/10.1007/s11229-020-02890-y> (In English)

- Wallach, L., Wallach, M. A. (1991) Why altruism, even though it exists, cannot be demonstrated by social psychological experiments. *Psychological Inquiry*, vol. 2, no. 2, pp. 153–155. https://doi.org/10.1207/s15327965pli0202_15 (In English)
- Walter, H., Abler, B., Ciaramidaro, A., Erk, S. (2005) Motivating forces of human actions: Neuroimaging reward and social interaction. *Brain Research Bulletin*, vol. 67, no. 5, pp. 368–381. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2005.06.016> (In English)
- Wang, Y., Ge, J., Zhang, H. et al. (2020) Altruistic behaviors relieve physical pain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 117, no. 2, pp. 950–958. <https://doi.org/10.1073/pnas.1911861117> (In English)
- Weiner, H. (1977) An operant analysis of human altruistic responding. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, vol. 27, no. 3, pp. 515–528. <https://doi.org/10.1901/jeab.1977.27-515> (In English)
- Wildeboer, A., Thijssen, S., Muetzel, R. L. et al. (2018) Neuroanatomical correlates of donating behavior in middle childhood. *Social Neuroscience*, vol. 13, no. 5, pp. 541–552. <https://doi.org/10.1080/17470919.2017.1361864> (In English)
- Wilkinson, G. (1984) Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, vol. 308, pp. 181–184. <https://doi.org/10.1038/308181a0> (In English)
- Wilson, D. S. (1975) A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 72, no. 1, pp. 143–146. <https://doi.org/10.1073/pnas.72.1.143> (In English)
- Windmann, S., Hein, G. (2018) Altruism from the perspective of the social neurosciences. *e-Neuroforum*, vol. 24, no. 1, pp. A11–A18. <https://doi.org/10.1515/nf-2017-A047> (In English)
- Wood, R., Rilling, J., Sanfey, A. et al. (2006) Effects of tryptophan depletion on the performance of an iterated prisoner's dilemma game in healthy adults. *Neuropsychopharmacology*, vol. 31, pp. 1075–1084. <https://doi.org/10.1038/sj.npp.1300932> (In English)
- Wu, Y. E., Hong, W. (2022) Neural basis of prosocial behavior. *Trends in Neurosciences*, vol. 45, no. 10, pp. 749–762. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2022.06.008> (In English)
- Wyss, A. M., Knoch, D. (2022) Neuroscientific approaches to study prosociality. *Current Opinion in Psychology*, vol. 44, pp. 38–43. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2021.08.028> (In English)
- Zhang, Q., Ma, J., Nater, U. M. (2019) How cortisol reactivity influences prosocial decision-making: The moderating role of sex and empathic concern. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 13, article 415. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2019.00415> (In English)
- Zhong, S., Israel, S., Shalev, I. et al. (2010) Dopamine D4 receptor gene associated with fairness preference in ultimatum game. *PLOS ONE*, vol. 5, no. 11, article e13765. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013765> (In English)



Check for updates

Экспериментальные статьи

УДК 612.014.464:612.127.2:577.121.7(043.3)

EDN MJJQBL

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-110-120>

Влияние системного введения озона на поведенческую активность и прооксидантный-антиоксидантный баланс крови у крыс

М. А. Меленец¹, В. В. Зинчук^{✉1}

¹Гродненский государственный медицинский университет,
230009, Республика Беларусь, Гродно, ул. Горького, д. 80

Сведения об авторах

Мария Александровна Меленец, SPIN-код: [3771-4095](#), ResearcherID: [OUH-1716-2025](#), ORCID: [0000-0002-2483-4769](#), e-mail: marysya.melenets@mail.ru

Виктор Владимирович Зинчук, SPIN-код: [9416-7316](#), Scopus AuthorID: [7005539855](#), ResearcherID: [AIE-6560-2022](#), ORCID: [0000-0002-3077-0474](#), e-mail: zinchuk@grsmu.by

Для цитирования: Меленец, М. А., Зинчук, В. В. (2026) Влияние системного введения озона на поведенческую активность и прооксидантный-антиоксидантный баланс крови у крыс. *Интегративная физиология*, т. 7, № 1, с. 110–120. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-110-120> EDN MJJQBL

Получена 19 ноября 2025; прошла рецензирование 16 января 2026; принята 23 января 2026.

Финансирование: Финансирование осуществляется в рамках задания государственной программы научных исследований «Эндотелийзависимые механизмы развития первичной открытоугольной глаукомы» № М24-083, дата регистрации 02.05.2024.

Права: © М. А. Меленец, В. В. Зинчук (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY 4.0](#).

Аннотация. Озон — физиологический фактор, активность которого определяется изменениями прооксидантно-антиоксидантного статуса организма, проявляющимися активацией процессов перекисного окисления липидов биологических мембран в ответ на активные формы кислорода — озono-кислородную смесь. Цель данной работы — исследовать влияние системного введения озона в различных концентрациях на прооксидантный-антиоксидантный баланс крови и поведенческую активность крыс. Эксперимент выполнен на белых беспородных крысах-самцах, которых разделили на четыре группы: контрольная, получавшая внутривенно 1,0 мл 0,9%-ного раствора NaCl в течение 10 суток, и три опытных, которым на протяжении 10 суток осуществляли введение 0,9%-ного раствора NaCl с концентрацией озона 1, 10 и 100 мкг/кг массы тела животного соответственно. Определяли уровень эмоционально-поведенческой реактивности и исследовательского поведения животного, содержание продуктов перекисного окисления липидов и показателей антиоксидантной системы организма. Озон в средней дозе (10 мкг/кг) проявил себя как оптимальный горметический стимул: он вызвал умеренную активацию перекисного окисления липидов (рост малонового диальдегида и диеновых конъюгатов), что сопровождалось компенсаторным усилением антиоксидантной системы (повышение уровня глутатиона, каталазы, церулоплазмينا и α -токоферола). На поведенческом уровне это выразилось в значительном увеличении горизонтальной и вертикальной двигательной активности, а также в росте исследовательской деятельности. Высокая доза (100 мкг/кг) привела к выраженному окислительному стрессу на фоне угнетения антиоксидантной защиты и снижению поведенческой активности, что указывает на токсическое действие и переход к пассивно-оборонительному поведению. Низкая доза (1 мкг/кг) не вызвала значимых изменений. Таким образом, озон в концентрации 10 мкг/кг наиболее эффективен для активации адаптационных систем организма: он подавляет избыточное свободно-радикальное окисление и стимулирует функции центральной нервной системы.

Ключевые слова: озон, кровь, прооксидантно-антиоксидантный баланс крови, продукты перекисного окисления липидов, антиоксидантная система защиты, поведенческая активность крыс

The effect of systemic ozone administration on behavioral activity and blood prooxidant-antioxidant balance in rats

М. А. Меленец¹, В. В. Зинчук✉¹

¹ Grodno State Medical University, 80 Gorky Str., Grodno 230009, Republic of Belarus

Authors

Maria A. Melenets, SPIN: 3771-4095, ResearcherID: OUH-1716-2025, ORCID: 0000-0002-2483-4769, e-mail: marysya.melenets@mail.ru

Viktor V. Zinchuk, SPIN: 9416-7316, Scopus AuthorID: 7005539855, ResearcherID: AIE-6560-2022, ORCID: 0000-0002-3077-0474, e-mail: zinchuk@grsmu.by

For citation: Melenets, M. A., Zinchuk, V. V. (2026) The effect of systemic ozone administration on behavioral activity and blood prooxidant-antioxidant balance in rats. *Integrative Physiology*, vol. 7, no. 1, pp. 110–120. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-110-120> EDN MJJQBL

Received 19 November 2025; reviewed 16 January 2026; accepted 23 January 2026.

Funding: This study is part of state-commissioned assignment 'Endothelium-dependent mechanisms of development of primary open-angle glaucoma' No. M24-083, registration date 2 May 2024.

Copyright: © М. А. Меленец, В. В. Зинчук (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. Ozone is a physiological factor whose biological activity depends on shifts in the prooxidant-antioxidant balance within the body. It initiates lipid peroxidation in biological membranes by acting as a source of reactive oxygen species via the ozone-oxygen mixture. The aim of this study was to investigate the effects of systemic administration of ozone at different concentrations on blood prooxidant-antioxidant balance and behavioral activity in rats. Male outbred white rats were divided into four groups: a control group that received daily intraperitoneal injections of 1 ml of 0.9% NaCl for 10 days, and three experimental groups that received NaCl with ozone at doses of 1, 10, and 100 µg/kg over the same period. Emotional and exploratory behaviors, levels of lipid peroxidation products, and markers of the antioxidant system were assessed. The intermediate ozone dose (10 µg/kg) acted as an optimal hormetic stimulus, inducing moderate activation of lipid peroxidation (as evidenced by increased levels of malondialdehyde and diene conjugates) accompanied by a compensatory increase in antioxidants, including glutathione, catalase, ceruloplasmin, and α-tocopherol. Behaviourally, this dose significantly increased horizontal and vertical motor activity as well as exploratory behaviour. In contrast, the high dose (100 µg/kg) induced oxidative stress, suppressed antioxidant defences, and reduced behavioural activity, indicating toxicity and a shift toward passive behaviour. The low dose (1 µg/kg) produced no significant effects. Overall, ozone at a dose of 10 µg/kg effectively activates adaptive mechanisms, suppresses excessive free-radical activity, and stimulates central nervous system functions.

Keywords: ozone, blood, prooxidant-antioxidant balance, lipid peroxidation products, antioxidant defense system, behavioral activity in rats

Введение

Озон обладает широким спектром физиологических эффектов на организм (антигипоксический, противовоспалительный, противовирусный, обезболивающий и другие) (Аширметов и др. 2021). Несмотря на то что озон является сильным окислителем и активирует процессы свободнорадикального окисления в организме, в умеренных концентрациях он активизирует антиоксидантную систему клетки (Valdenassi et al. 2016), которая защищает от свободных радикалов. Озон в умеренных дозах действует как горметический фактор (Chirumbolo et al. 2025), т. е. как вещество, которое в низких дозах оказывает благоприятное, стимулирующее действие, а в высоких — повреждающее.

Дисбаланс между интенсивностью образования активных форм кислорода и антиоксидантным потенциалом организма создает риск токсического действия свободных радикалов на функциональную активность мозга (Евдокимова и др. 2010). Озонотерапия используется для лечения нарушений церебрального кровообращения, мигреней, заболеваний периферической нервной системы (Бобрик и др. 2024; Clavo et al. 2011; Kelekis et al. 2021). При ишемическом инсульте озон способствует уменьшению области поражения, ослабляет вторичный отек мозга и улучшает неврологические функции. Например, после внутрибрюшинной инъекции 2 мг/кг озона крысам с окклюзией средней мозговой артерии наблюдается снижение объема инфаркта мозга, отека мозга и показателей

неврологических нарушений, также наблюдается снижение содержания малонового диальдегида (МДА), увеличение активности каталазы, супероксиддисмутазы и глутатиона (Zhu et al. 2022).

Исходя из вышеизложенного, целью работы стало исследование влияния системного введения озона в различных концентрациях на прооксидантный-антиоксидантный баланс крови и поведенческую активность крыс.

Материалы и методы исследования

Эксперименты были выполнены на белых беспородных крысах-самцах массой тела 250–300 г. Животных ($n = 56$) содержали в условиях университетского вивария при свободном доступе к воде и пище, искусственном освещении, стандартизации температурного режима (20–22 °C) и искусственной вентиляции помещения. В условиях адекватного наркоза (50 мг/кг тиопентала натрия) проводили забор смешанной венозной крови из правого предсердия в предварительно подготовленный шприц с гепарином натрия, из расчета 50 ЕД на 1 мл крови.

Исследования были проведены на четырех группах животных: контрольная ($n = 14$), которой внутривенно в течение 10 суток (пятикратно) вводили по 1,0 мл 0,9%-ного раствора NaCl, и трех опытных ($n = 42$, по 14 животных в каждой группе), которым на протяжении 10 суток (пятикратно) осуществляли введение озонированного 0,9%-ного раствора NaCl с концентрацией озона 1, 10 и 100 мкг/кг массы животного соответственно. Раствор с заданной концентрацией озона получали путем его барбатирования при скорости потока 1 л/мин с помощью озонотерапевтической установки УОТА-60-01 (ООО «Медозон», Россия), в которой осуществляется измерение концентрации данного фактора оптическим методом в ультрафиолетовом диапазоне.

Уровень эмоционально-поведенческой реактивности и исследовательского поведения животного оценивали путем тестирования в установке «Открытое поле» (Родина и др. 1993), где регистрировали следующие показатели поведенческой активности крыс: 1) длинный и короткий груминг; 2) вертикальную двигательную активность (ВДА) (шт.) — количество стоек с упором и без упора (лазанье и вертикальная стойка); 3) горизонтальную двигательную активность (ГДА) (общую, на периферии, 2/3 поля, в центре) (шт.) — количество пересеченных секторов-квадратов; 4) исследовательскую активность (шт.) — количество заглядываний

в «норки»; 5) количество болюсов (шт.). Показатели поведенческой активности животных подсчитывали визуально.

Активность свободнорадикальных процессов оценивали по содержанию первичных (диеновые конъюгаты (ДК)) и вторичных (МДА) продуктов. Уровень ДК в эритроцитарной массе и плазме определяли по интенсивности поглощения липидным экстрактом монохроматического светового потока в области спектра 232–234 нм, характерного для конъюгированных диеновых структур гидроперекисей липидов (Гаврилов, Мишкорудная 1983). Оптическую плотность измеряли на спектрофлуориметре СМ 2203 (ЗАО «СОЛАР», Беларусь) при длине волны 233 нм по отношению к контролю. Концентрацию ДК выражали в виде ЕД/мл. Содержание МДА (ТБК-реагирующих продуктов) оценивали по взаимодействию с тиобарбитуровой кислотой (ТБК), которая при высокой температуре в кислой среде приводит к образованию триметинового комплекса розового цвета (Камышников 2002). Интенсивность окраски измеряли спектрофотометрически на спектрофотометре РV1251С (ЗАО «СОЛАР», Беларусь) при длине волны 540 нм по отношению к контролю. Концентрацию МДА выражали в мкмоль/л.

Активность каталазы в гемолизатах определяли колориметрическим методом М. А. Королюка (Камышников 2002), основанным на регистрации количества окрашенного продукта реакции при взаимодействии перекиси водорода с солями молибденовокислого аммония, имеющими максимальное светопоглощение при длине волны 410 нм на спектрофотометре РV1251С (ЗАО «СОЛАР», Беларусь). Содержание глутатиона в гемолизатах эритроцитов определяли по образованию комплекса восстановленного глутатиона с реактивом Элмана (Sedlak, Lindsay 1968), регистрируемого при длине волны 412 нм на спектрофотометре РV1251С (ЗАО «СОЛАР», Беларусь). Для определения содержания церулоплазмина в плазме крови использовали модифицированный метод Равина, принцип которого основан на окислении р-фенилендамина при участии церулоплазмина, регистрируемого на спектрофотометре РV1251С (ЗАО «СОЛАР», Беларусь) (Камышников 2002). Концентрацию α -токоферола и ретинола определяли по методу С. Л. Тейлор (Taylor et al. 1976), основанному на определении интенсивности флуоресценции гексанового экстракта при длине волны возбуждения 286 нм и испускания 350 нм (для α -токоферола) и при длине волны возбуждения 325 нм и испускания 470 нм (для

ретинола) на спектрофлуориметре CM 2203 (ЗАО «СОЛАР», Беларусь).

Все показатели проверяли на соответствие закону нормального распределения с использованием критерия Шапиро — Уилка. В связи с отрицательными результатами теста использовали методы непараметрической статистики с применением программы Statistica 10.0 (S/N AXAR207F394425FA-Q, StatSoft, США). Сравнение трех и более независимых групп проводили с помощью рангового дисперсионного анализа Краскела — Уоллиса. Достоверность полученных данных оценивали с использованием U-критерия Манна — Уитни. Результаты представлены как

медиана (Me), 25-й и 75-й процентиля. Критический уровень значимости принимали $p < 0,05$.

Результаты исследования

Данные о влиянии озона разной концентрации на поведенческую активность экспериментальных животных представлены в таблице 1.

Проведенный анализ показывает, что показатель ГДА увеличился до 55,5 [48; 60] в группе, получавшей 0,9%-ный раствор NaCl с концентрацией озона в нем 10 мкг/кг, по сравнению с контролем (44 [34; 53]). При введении животным озона минимальной концентрации (1 мкг/кг)

Табл. 1. Влияние озона с разной концентрацией на поведенческую активность экспериментальных животных

Параметры		Контроль	Озон		
			1 мкг/кг	10 мкг/кг	100 мкг/кг
n		14	14	14	14
Груминг	Длинный	1 [1; 3]	1 [1; 1]	1 [0; 2]	1,5 [1; 2]
	Короткий	3 [2; 4]	2 [1; 3]	3 [1; 4]	2 [1; 2] ψ
Вертикальная двигательная активность	С упором	8,5 [4; 12]	10 [9; 11]	13,5 [11; 15]*#	6,5 [6; 8] *#ψ
	Без упора	1 [0; 3]	2 [1; 3]	3 [1; 5]	1 [0; 4]
Горизонтальная двигательная активность	Периферия	43 [34; 49]	44 [39; 50]	53 [46; 56] *	32,5 [30; 34] *#ψ
	2/3 поля	1 [0; 3]	2,5 [2; 4]	3,5 [2; 4]	3 [1; 4]
	Центр	0 [0; 0]	1 [0; 1] *	1 [1; 2] *	1 [0; 1] *ψ
	Общая	44 [34; 53]	45 [42; 56]	55,5 [48; 60] *	36,5 [33; 39] *#ψ
Исследовательская активность		12 [10; 14]	13 [11; 14]	15 [11; 17] *	9 [6; 12] *#ψ
Количество болюсов		1 [0; 3]	1,5 [0; 4]	0 [0; 2]	0 [0; 2]

Примечание: Данные представлены как медиана [25-й квартиль — 75-й квартиль]. Достоверные изменения в сравнении с контролем — * и группами с различной концентрацией озона 1 мкг/кг — # и 10 мкг/кг — ψ.

Table 1. Effects of different ozone concentrations on behavioral activity in experimental animals

Parameter		Control	Ozone		
			1 µg/kg	10 µg/kg	100 µg/kg
n		14	14	14	14
Grooming	Long	1 [1; 3]	1 [1; 1]	1 [0; 2]	1.5 [1; 2]
	Short	3 [2; 4]	2 [1; 3]	3 [1; 4]	1 [1; 2] *ψ
Vertical motor activity	Climbing	8.5 [4; 12]	10 [9; 11]	13.5 [11; 15] *#	6.5 [6; 8] *#ψ
	Rearing	1 [0; 3]	2 [1; 3]	3 [1; 5]	1 [0; 4]
Horizontal motor activity	Periphery	43 [34; 49]	44 [39; 50]	53 [46; 56] *	32.5 [30; 34] #ψ
	2/3 of the field	1 [0; 3]	2.5 [2; 4]	3.5 [2; 4]	3 [1; 4]
	Centre	0 [0; 0]	1 [0; 1] *	1 [1; 2] *	1 [0; 1] *ψ
	General	44 [34; 53]	45 [42; 56]	55.5 [48; 60] *	36.5 [33; 39] *#ψ
Research activity		12 [10; 14]	13 [11; 14]	15 [11; 17] *	9 [6; 12] *#ψ
Number of boluses		1 [0; 3]	1.5 [0; 4]	0 [0; 2]	0 [0; 2]

Note: Data are presented as median [25th quartile — 75th quartile]. * — significant difference from control; # — significant difference from the 1 µg/kg ozone group; ψ — significant difference from the 10 µg/kg ozone group.

изменений данного показателя не установлено, а после введения озона в максимальной дозе (100 мкг/кг) наблюдается снижение ГДА до 36,5 [33; 39] по сравнению с контролем, что отражает пассивно-оборонительную тактику поведения крыс в ответ на стресс.

При воздействии озона с концентрацией 10 мкг/кг наблюдается рост ВДА до 13,5 [11; 15] (с упором) и до 3 [1; 5] (без упора) в сравнении с контролем (8,5 [4; 12] и 1 [0; 3] соответственно). Введение озона в высокой дозе снижает показателя ВДА с упором до 6,5 [6; 8] в сравнении с контролем, а на показатель rearing озон данной концентрации не влияет. Минимальная концентрация озона (1 мкг/кг) не вызывает изменений ни по одному из исследуемых показателей.

Введение озона разной концентрации не оказывает эффекта на груминг (короткий и длинный) у животных по сравнению с контролем. При длительном использовании озона низкой (1 мкг/кг) концентрации не наблюдается изменений относительно исследовательской активности. Озон с концентрацией 10 мкг/кг увеличивает этот показатель до 15 [11; 17] в сравнении с контролем 12 [10; 14], а высокая концентрация (100 мкг/кг) снижает исследова-

тельную активность животных до 9 [6; 12]. Количество боюсов не изменяется в опытных группах в сравнении с контролем.

Влияние озона на содержание продуктов перекисного окисления липидов в эритроцитарной массе и плазме представлено на рисунках 1 и 2.

При введении озона минимальной (1 мкг/кг) концентрации не происходит изменения содержания МДА и ДК в плазме и эритроцитарной массе, тогда как озон более высоких концентраций (10 мкг/кг и 100 мкг/кг) приводит к росту этих показателей, причем выраженность изменений усиливается с увеличением концентрации. В плазме и эритроцитарной массе крыс, получавших озон с концентрацией 10 мкг/кг, наблюдается увеличение содержания ДК на 30,08% и 14,30% ($p < 0,05$) соответственно по отношению к контрольной группе. Озон в концентрации 100 мкг/кг вызывает увеличение содержания продукта перекисного окисления липидов в плазме и эритроцитах на 30,08% и 45,94% ($p < 0,05$) соответственно. Введение озона в концентрациях 10 мкг/кг и 100 мкг/кг приводит к увеличению концентрации МДА в эритроцитах до 13,58 [11,99; 14,89] мкмоль/л

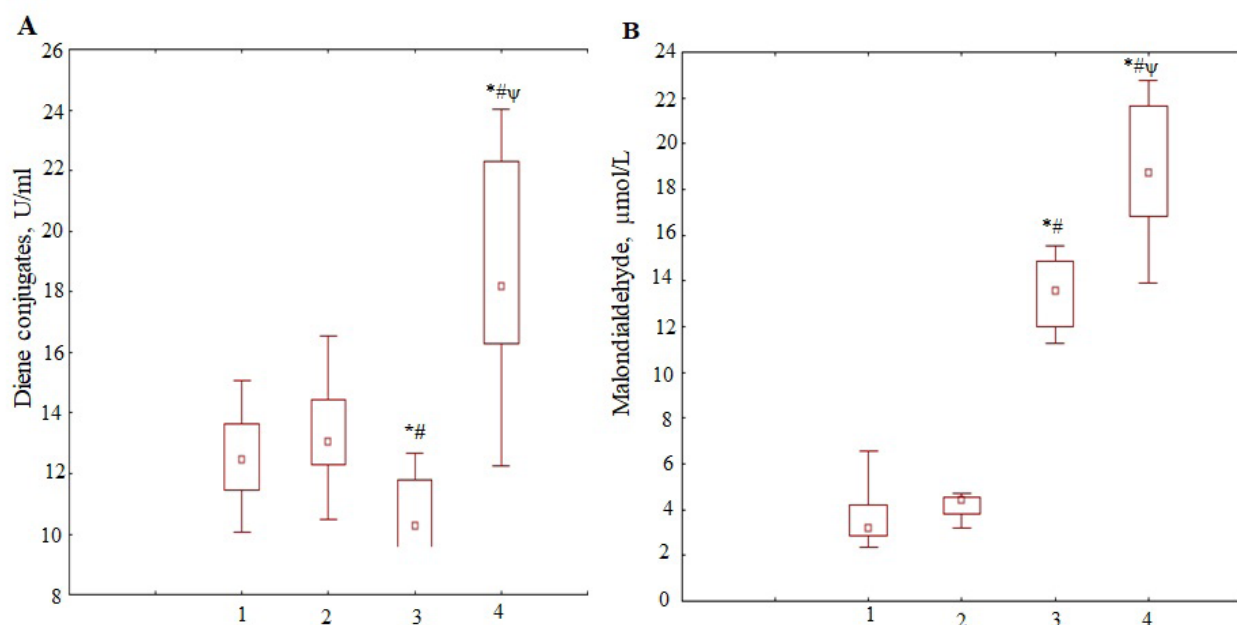


Рис. 1. Влияние озона с разной концентрацией на содержание диеновых конъюгатов (А) и малонового диальдегида (В) в эритроцитарной массе: 1 — контроль, 2 — 1 мкг/кг O_3 , 3 — 10 мкг/кг O_3 , 4 — 100 мкг/кг O_3 . Достоверные изменения в сравнении с контролем — * и группами с концентрацией озона 1 мкг/кг — # и 10 мкг/кг — ψ

Fig. 1. Effect of different ozone concentrations on diene conjugates (A) and malondialdehyde (B) levels in erythrocyte mass: 1 — control; 2 — 1 μg/kg O_3 ; 3 — 10 μg/kg O_3 ; 4 — 100 μg/kg O_3 . * — significant difference from control; # — significant difference from the 1 μg/kg O_3 group; ψ — significant difference from the 10 μg/kg O_3 group

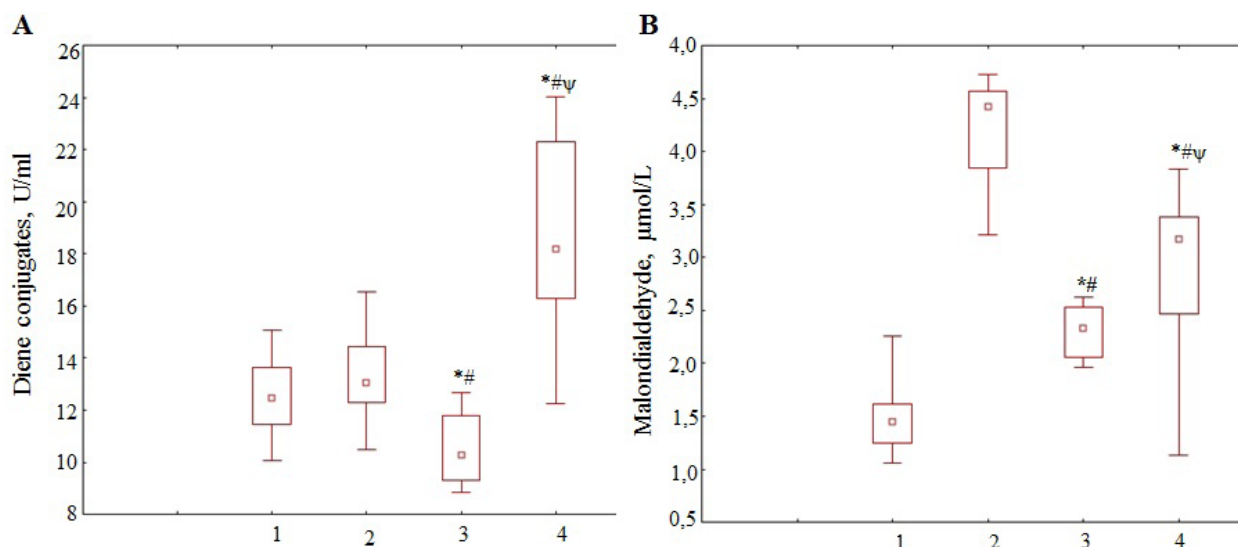


Рис. 2. Влияние озона с разной концентрацией на содержание диеновых конъюгатов (А) и малонового диальдегида (В) в плазме: 1 — контроль, 2 — 1 мкг/кг O_3 , 3 — 10 мкг/кг O_3 , 4 — 100 мкг/кг O_3 . Достоверные изменения в сравнении с контролем — * и группами с концентрацией озона 1 мкг/кг — # и 10 мкг/кг — ψ

Fig. 2. Effect of different ozone concentrations on diene conjugates (A) and malondialdehyde (B) levels in plasma: 1 — control; 2 — 1 μg/kg O_3 ; 3 — 10 μg/kg O_3 ; 4 — 100 μg/kg O_3 . * — significant difference from control; # — significant difference from the 1 μg/kg O_3 group; ψ — significant difference from the 10 μg/kg O_3 group

($p < 0,05$) и 18,75 [16,83; 21,67] мкмоль/л ($p < 0,05$) соответственно по отношению к контрольной группе 3,18 [2,89; 4,21] мкмоль/л. В плазме животных, получавших такие же дозы озона (10 мкг/кг и 100 мкг/кг), наблюдается аналогичное увеличение содержания МДА в сравнении с контролем.

Показатели, отражающие состояние антиоксидантной системы организма под воздействием озона, приведены в таблице 2.

При введении озона минимальной (1 мкг/кг) концентрации существенных изменений показателей антиоксидантной защиты не происходит. Введение изотонического раствора NaCl с концентрацией озона 10 мкг/кг стимулирует рост показателей, характеризующих антиоксидантную систему организма, что отражается в увеличении содержания восстановленного глутатиона на 36,58% ($p < 0,05$), каталазы — на 52,14% ($p < 0,05$), церулоплазмина —

Табл. 2. Влияние озона с разной концентрацией на активность антиоксидантной защиты

Показатель	Контроль	Озон		
		1 мкг/кг	10 мкг/кг	100 мкг/кг
n	14	14	14	14
GSH, ммоль/л	43,87 [41,81; 46,68]	45,68 [41,35; 48,00]	59,92 [53,51; 63,68] *#	48,14 [42,95; 49,09] ψ
Каталаза, ммоль/л H_2O_2 /мин/г Нб	12,37 [11,74; 12,85]	13,56 [12,49; 15,12]	18,82 [18,27; 19,30] *#	8,95 [7,62; 11,27] *#ψ
Церулоплазмин, мкмоль/л	280,00 [272,00; 284,00]	288,00 [276,00; 295,00]	308,00 [302,00; 337,50] *#	220,50 [206,00; 232,00] *#ψ
α-токоферол, мкмоль/л	13,02 [10,13; 13,82]	14,48 [13,03; 14,98]	15,40 [14,25; 15,91] *	9,12 [8,66; 10,75] *#ψ
Ретинол, мкмоль/л	0,90 [0,84; 1,42]	1,17 [0,97; 1,27]	1,06 [0,95; 1,18]	1,05 [0,95; 1,33]

Примечание: Данные представлены как медиана [25-й квартиль — 75-й квартиль]. Достоверные изменения в сравнении с контролем — * и группами с различной концентрацией озона 1 мкг/кг — # и 10 мкг/кг — ψ.

Table 2. Effects of different ozone concentrations on parameters of the body's antioxidant system

Parameter	Control	Ozone		
		1 µg/kg	10 µg/kg	100 µg/kg
n	14	14	14	14
GSH, mmol/l	43.87 [41.81; 46.68]	45.68 [41.35; 48.00]	59.92 [53.51; 63.68] *#	48.14 [42.95; 49.09] ψ
Catalase, mmol/l H ₂ O ₂ /min/g Hb	12.37 [11.74; 12.85]	13.56 [12.49; 15.12]	18.82 [18.27; 19.30] *#	8.95 [7.62; 11.27] *#ψ
Ceruloplasmin, µmol/l	280.00 [272.00; 284.00]	288.00 [276.00; 295.00]	308.00 [302.00; 337.50] *#	220.50 [206.00; 232.00] *#ψ
α-tocopherol, µmol/l	13.02 [10.13; 13.82]	14.48 [13.03; 14.98]	15.40 [14.25; 15.91] *	9.12 [8.66; 10.75] *#ψ
Retinol, µmol/l	0.90 [0.84; 1.42]	1.17 [0.97; 1.27]	1.06 [0.95; 1.18]	1.05 [0.95; 1.33]

Note: Data are presented as median [25th quartile — 75th quartile]. * — significant difference from control; # — significant difference from the 1 µg/kg ozone group; ψ — significant difference from the 10 µg/kg ozone group.

на 10% ($p < 0,05$), α-токоферола — на 18,28% в сравнении с контролем. На концентрацию ретинола озон не оказывает влияния.

Обсуждение результатов

Физиологическая активность озона в определенной степени обусловлена изменениями прооксидантно-антиоксидантного статуса организма, что проявляется активацией процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ) биологических мембран в ответ на образование активных форм кислорода, которым является озono-кислородная смесь (Масленников и др. 2008). В нашем исследовании введение озона в концентрации 10 мкг/кг вызвало умеренную активацию содержания продуктов ПОЛ (МДА и ДК) с увеличением активности каталазы, содержания восстановленного глутатиона, церулоплазмина и α-токоферола. Минимальная концентрация озона не вызвала сдвиг прооксидантно-антиоксидантного баланса, а максимальная концентрация способствовала активации окислительных процессов, сопровождающихся снижением активности антиоксидантного звена. Согласно исследованиям С. П. Перетягина и соавторов (Перетягин и др. 2022), введение пациентам с термической травмой (площадь ожогов более 30% площади тела) озонированного физиологического раствора с концентрацией озона 3000 мкг/л сопровождается умеренной активацией процессов ПОЛ с выраженным ответом антиоксидантной системы защиты, в то время как концентрация 5000 мкг/л вызывает выраженное усиление перекисных процессов при меньшей ответной реакции общей антиоксидантной активности плазмы крови. Предполагается, что озон в концентрации ниже

10 мкг/мл оказывает слабое воздействие на функциональное состояние организма, поскольку он полностью нейтрализуется антиоксидантами плазмы, а вот его системное введение в концентрации 60 мкг/мл и выше проявляет токсическое действие (Восси 2006).

Различные эффекты озона на организм в зависимости от дозы отражают феномен гормезиса: этот фактор обладает высокой эффективностью при более низких концентрациях, при высоких дозах может быть неэффективен или даже токсичен (Старикова и др. 2024). Низкие концентрации озона не проявляют токсического действия, т. к. свободные радикалы нейтрализуются антиоксидантной системой защиты организма, тогда как высокие концентрации оказывают токсическое воздействие, приводя к развитию окислительного стресса (Галеева и др. 2016; Viebahn-Haensler, Fernández 2021). Так, в опытах *in vitro* малые концентрации (менее 20 мкг/л) не вызывают существенного сдвига липопероксидации в крови, тогда как более высокие (50 мкг/л и выше) существенно повышают активность этих процессов (Перетягин и др. 2012).

Увеличение активности ферментов антиоксидантной системы, таких как супероксиддисмутаза, каталаза и глутатионпероксидаза, выявлено в почках крыс после пятидневного введения им озона с концентрацией 10 мкг/мл, 30 мкг/мл и 50 мкг/мл в виде ректальных инсуффляций, причем выраженность изменений усиливалась с ростом концентрации этого фактора (Gonzales et al. 2004). Введенный в организм озон быстро реагирует с водой и жирными кислотами в жидкостях и тканях человека, что приводит к образованию перекиси водорода (H₂O₂) и продуктов ПОЛ (Mayank et al. 2025).

Вероятно, активация данных ферментов после введения озона в организм может быть связана с увеличением экспрессии фактора 2, связанного с ядерным эритроидным фактором 2, и блокированием экспрессии ядерного фактора каппа В (Basu et al. 2022), которая усиливается перекисью водорода (Mayank et al. 2025). При системном введении озона в средней (10 мкг/кг) концентрации наблюдается увеличение содержания витамина Е (α -токоферола), который, взаимодействуя с гидроксильным радикалом ($\bullet$ ОН), инактивирует супероксидный радикал и ингибирует липидные радикалы, защищает от токсического действия озона и повышает уровень липидных антиоксидантов (Guo et al. 2023). Вероятно, отсутствие роста показателей антиоксидантной системы защиты при использовании озона в малых концентрациях (1 мкг/кг), их увеличение при средней (10 мкг/кг) и снижение при высоких (100 мкг/кг) концентрациях отражает горметическую стимуляцию, которая вызывает адаптивный ответ организма на действие данного фактора при его умеренном уровне, а его более высокие значения способствуют истощению антиоксидантного звена организма. Следовательно, рост содержания показателей антиоксидантной системы защиты организма после воздействия озона средней концентрации указывает на взаимосвязь между введением озона и синтезом антиоксидантных ферментов.

Как известно, озон является сильным окислителем и его применение может вызывать нарушение равновесия между интенсивностью окислительных процессов и активностью антиоксидантной системы защиты (Сиркин, Фролов 2025). Существует риск негативного воздействия активных форм кислорода на нейрофизиологическую деятельность головного мозга (Романенко, Соловьева 2021). Показано, что введение крысам внутривентриально в течение 12 суток физиологического раствора с концентрацией озона 2,5 мкг/мл оказывает угнетающее действие на центральную нервную систему, проявляющееся в снижении ГДА, ВДА, уменьшении количества реакций приноживания животных и коэффициента сохранения долговременной памяти, а также увеличении времени замирания. В то же время применение низких (0,7 мкг/мл) и средних (1,7 мкг/мл) доз озона не оказывает негативного влияния на двигательную активность и исследовательское поведение (Евдокимова и др. 2010). Вероятно, использование озона высокой концентрации активирует эндогенную опиоидную систему с преобладанием процессов торможения в ЦНС.

Результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что эффект озона на поведенческую активность и прооксидантный-антиоксидантный баланс крови крыс зависит от его концентрации: низкие дозы оказывают стимулирующее действие, а высокие — угнетающее и повреждающее. С одной стороны, средняя концентрация озона (10 мкг/кг) вызывает умеренный окислительный стресс (рост МДА и ДК) и одновременно активирует систему антиоксидантной защиты (повышение глутатиона, каталазы и др.), что представляет собой адаптивную реакцию организма на действие источника стресса, в качестве которого выступает озон. Изменения свободно-радикального статуса организма сопровождаются повышением исследовательской и общей двигательной активности животных, что указывает на активирующее влияние этой дозы озона на центральную нервную систему. С другой стороны, высокая концентрация озона (100 мкг/кг) приводит к истощению защитных систем. Значительный рост продуктов ПОЛ на фоне угнетения антиоксидантной системы организма указывает на развитие выраженного окислительного стресса, который сопровождается снижением поведенческой активности (снижение ГДА, исследовательской активности) и отражает переход животного в состояние пассивно-оборонительного поведения в ответ на интенсивный стресс-фактор. Минимальная же концентрация озона (1 мкг/кг) находится ниже порога чувствительности для запуска каких-либо значимых свободно-радикальных и поведенческих реакций в данной экспериментальной модели.

Выводы

1. Введение крысам 0,9%-ного раствора NaCl с концентрацией озона в нем 10 мкг/кг в течение 10 суток улучшает показатели поведенческой активности крыс, высокая концентрация уменьшает эти параметры, а минимальная концентрация эффектов не оказывает.
2. При длительном применении озона с концентрацией 10 мкг/кг и 100 мкг/кг наблюдается рост содержания продуктов ПОЛ (ДК и МДА) в плазме и эритроцитарной массе, выраженность которых усиливается с увеличением концентрации данного фактора.
3. Озон в средней (10 мкг/кг) концентрации ведет к усилению антиоксидантного статуса организма, который подавляет избыточное свободно-радикальное окисление. Низкие (1 мкг/кг) дозы данного фактора не вызывают

изменений показателей, а более высокие (100 мкг/кг) приводят к их уменьшению.

Конфликт интересов

Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Conflict of Interest

The authors declare that there are no obvious and complex issues related to the publication of these articles.

Соответствие принципам этики

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, принципам Базельской декларации и рекомендациям биоэтического комитета учреждения образования «Гродненский государственный медицинский университет» (протокол № 1 от 31 января 2023 г.).

Ethics Approval

All applicable international, national, and institutional guidelines for the care and use of animals were followed. All procedures performed in these studies complied with ethical standards, the principles of the Basel Declaration, and the recommendations of the Bioethics Committee of Grodno State Medical University (Protocol No. 1, 31 January 2023).

Вклад авторов

- a. Меленец Мария Александровна — сбор данных, обработка данных, обсуждение, написание и редактирование рукописи;
- б. Зинчук Виктор Владимирович — идея и планирование экспериментов, обсуждение, написание и редактирование рукописи.

Author Contributions

- a. Maria A. Melenets — data collection, data processing, discussion, manuscript writing and editing;
- b. Viktor V. Zinchuk — conceptualization, experimental design, discussion, manuscript writing and editing.

Литература

- Аширметов, А. Х., Мавлянов, И. Р., Мавлянов, З. И. (2021) О возможности применения озона в лечении COVID-19. *Juvenis scientia*, т. 7, № 3, с. 5–10. https://doi.org/10.32415/jscentia_2021_7_3_5-10
- Бобрик, Ю. В., Кармирян, А. А., Мороз, Г. А. (2024) Перспективы использования озонотерапии для повышения эффективности реабилитации больных хронической мигренью. *Вестник физиотерапии и курортологии*, т. 30, № 2, с. 95.
- Гаврилов, В. Б., Мишкорудная, М. И. (1983) Спектрофотометрическое определение содержания гидроперекисей липидов в плазме крови. *Лабораторное дело*, № 3, с. 33–36.
- Галеева, Н. В., Фазылов, В. Х., Чижова, М. А. (2016) Физико-химические свойства озона и его применение в медицине (клинико-экспериментальное обоснование). *Вестник технологического университета*, т. 19, № 17, с. 172–175.
- Евдокимова, О. С., Миронов, А. А., Жемарина, Н. В. (2010) Влияние озонированного физиологического раствора на морфофункциональное состояние головного мозга и сохранение долговременной памяти у крыс. *Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского*, т. 2, № 2, с. 631–635.
- Камышников, В. С. (2002) *Справочник по клинико-биохимической лабораторной диагностике*. Минск: Беларусь, 495 с.
- Масленников, О. В., Конторщикова, К. Н., Грибкова, И. А. (2008) *Руководство по озонотерапии*. Нижний Новгород: Вектор-ТиС, 326 с.
- Перетягин, С. П., Конторщикова, К. Н., Мартусевич, А. А. (2012) Оценка эффекта различных доз озона на процессы липопероксидации и кислородообеспечение крови in vitro. *Медицинский альманах*, № 2, с. 101–104.
- Перетягин, С. П., Стручков, А. А., Костина, О. В. и др. (2022) Озонотерапия как дополнительный метод в комплексном лечении ожоговой болезни. *Биорадикалы и антиоксиданты*, т. 9, № 1-2, с. 18–34.
- Родина, В. И., Крупина, Н. А., Крыжановский, Г. Н., Окнина, Н. Б. (1993) Многопараметровый метод комплексной оценки тревожно-фобических состояний у крыс. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 43, № 5, с. 1006–1017.
- Романенко, А. В., Соловьева, Э. Ю. (2021) Механизмы гипоксически-ишемического повреждения мозга при инсульте, пути коррекции. *Нервные болезни*, № 1, с. 18–26. <https://doi.org/10.24412/2226-0757-2021-12303>

- Сиркин, В. П., Фролов, Д. И. (2025) Использование озона в качестве альтернативы традиционным дезинфицирующим средствам. *Инновационная техника и технология*, т. 12, № 2, с. 64–70.
- Старикова, И. В., Чаплиева, Е. М., Питерская, Н. В. и др. (2024) Современный взгляд на применение озона в терапевтической стоматологии. *Вестник Волгоградского государственного медицинского университета*, т. 21, № 4, с. 3–8. <https://doi.org/10.19163/1994-9480-2024-21-4-3-8>
- Basu, P., Averitt, D. L., Maier, C., Basu, A. (2022) The effects of nuclear factor erythroid 2 (NFE2)-Related factor 2 (Nrf2) activation in preclinical models of peripheral neuropathic pain. *Antioxidants*, vol. 11, no. 2, article 430. <https://doi.org/10.3390/antiox11020430>
- Bocci, V. (2006) Is it true that ozone is always toxic? The end of a dogma. *Toxicology and Applied Pharmacology*, vol. 216, no. 3, pp. 493–504. <https://doi.org/10.1016/j.taap.2006.06.009>
- Chirumbolo, S., Franzini, M., Valdenassi, L. (2025) About the ozone ability in using adaptive chaos to restore a healthy state in the oxygen-ozone adjunct therapy. *International Immunopharmacology*, vol. 147, article 113967. <https://doi.org/10.1016/j.intimp.2024.113967>
- Clavo, B., Suarez, G., Aguilar, Y. et al. (2011) Brain ischemia and hypometabolism treated by ozone therapy. *Research in Complementary Medicine*, vol. 18, no. 5, pp. 283–287. <https://doi.org/10.1159/000333795>
- Gonzalez, R., Borrego, A., Zamora, Z. et al. (2004) Reversion by ozone treatment of acute nephrotoxicity induced by cisplatin in rats. *Mediators of Inflammation*, vol. 13, no. 5/6, pp. 307–312. <https://doi.org/10.1080/09629350400008836>
- Guo, K., Zhang, R., Luo, L. et al. (2023) Effects of thermal stress on the antioxidant capacity, blood biochemistry, intestinal microbiota and metabolomic responses of *Luciobarbus capito*. *Antioxidants*, vol. 12, no. 1, article 198. <https://doi.org/10.3390/antiox12010198>
- Kelekis, A., Bonaldi, G., Cianfoni, A. et al. (2021) Intradiscal oxygen-ozone chemonucleolysis versus microdiscectomy for lumbar disc herniation radiculopathy: A non-inferiority randomized control trial. *The Spine Journal*, vol. 22, no. 6, pp. 895–909. <https://doi.org/10.1016/j.spinee.2021.11.017>
- Mayank, C., Saluja, S. K., Verma, A. et al. (2025) Ozone in pain medicine — modern-day asclepius. *Indian Journal of Pain*, vol. 39, no. 1, pp. 4–10. https://doi.org/10.4103/ijpn.ijpn_41_24
- Sedlak, J., Lindsay, R. H. (1968) Estimation of total, protein-bound, and nonprotein sulfhydryl groups in tissue with Ellman's reagent. *Analytical Biochemistry*, vol. 25, pp. 192–205. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(68\)90092-4](https://doi.org/10.1016/0003-2697(68)90092-4)
- Taylor, S. L., Lamden, M. P., Tappel, A. L. (1976) Sensitive fluorometric method for tissue tocopherol analysis. *Lipids*, vol. 11, no. 7, pp. 530–538. <https://doi.org/10.1007/BF02532898>
- Valdenassi, L., Franzini, M., Simonetti, V., Ricevuti, G. (2016) Oxygen-ozone therapy: Paradoxical stimulation of ozone. *Ozone Therapy*, vol. 1, no. 1, pp. 2–4. <https://doi.org/10.4081/ozone.2016.5837>
- Viebahn-Haensler, R., Fernández, O. S. L. (2021) Ozone in medicine. The low-dose ozone concept and its basic biochemical mechanisms of action in chronic inflammatory diseases. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 22, no. 15, article 7890. <https://doi.org/10.3390/ijms22157890>
- Zhu, L., Ding, S., Xu, L., Wu, Z. (2022) Ozone treatment alleviates brain injury in cerebral ischemic rats by inhibiting the NF-κB signaling pathway and autophagy. *Cell cycle*, vol. 21, no. 4, pp. 406–415. <https://doi.org/10.1080/15384101.2021.2020961>

References

- Ashirmetov, A. Kh., Mavlyanov, I. R., Mavlyanov, Z. I. (2021) On the possibility of using ozone in the treatment of COVID-19. *Juvenis scientia*, vol. 7, no. 3, pp. 5–10. https://doi.org/10.32415/jscientia_2021_7_3_5-10 (In Russian)
- Basu, P., Averitt, D. L., Maier, C., Basu, A. (2022) The effects of nuclear factor erythroid 2 (NFE2)-Related factor 2 (Nrf2) activation in preclinical models of peripheral neuropathic pain. *Antioxidants*, vol. 11, no. 2, article 430. <https://doi.org/10.3390/antiox11020430> (In English)
- Bobrik, Yu. V., Karmiryan, A. A., Moroz, G. A. (2024) Prospects for using ozone therapy to improve rehabilitation of chronic migraine patients. *Vestnik fizioterapii i kurortologii herald of physiotherapy and health resort therapy*, vol. 30, no. 2, p. 95. (In Russian)
- Bocci, V. (2006) Is it true that ozone is always toxic? The end of a dogma. *Toxicology and Applied Pharmacology*, vol. 216, no. 3, pp. 493–504. <https://doi.org/10.1016/j.taap.2006.06.009> (In English)
- Chirumbolo, S., Franzini, M., Valdenassi, L. (2025) About the ozone ability in using adaptive chaos to restore a healthy state in the oxygen-ozone adjunct therapy. *International Immunopharmacology*, vol. 147, article 113967. <https://doi.org/10.1016/j.intimp.2024.113967> (In English)
- Clavo, B., Suarez, G., Aguilar, Y. et al. (2011) Brain ischemia and hypometabolism treated by ozone therapy. *Research in Complementary Medicine*, vol. 18, no. 5, pp. 283–287. <https://doi.org/10.1159/000333795> (In English)
- Evdokimova, O. S., Mironov, A. A., Zhemarina, N. V. (2010) The influence of the ozonated physiological solution on the morphofunctional state of the brain and preservation of the long-term memory in rats. *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*, vol. 2, no. 2, pp. 631–635. (In Russian)

- Galeeva, N. V., Fazylov, V. Kh., Chizhova, M. A. (2016) Physicochemical properties of ozone and its use in medicine (clinical and experimental justification). *Herald of Technological University*, vol. 19, no. 17, pp. 172–175. (In Russian)
- Gavrilov, V. B., Mishkorudnaya, M. I. (1983) Spectrophotometric plasma lipid hydroperoxides. *Laboratornoe delo*, no. 3, pp. 33–36. (In Russian)
- Gonzalez, R., Borrego, A., Zamora, Z. et al. (2004) Reversion by ozone treatment of acute nephrotoxicity induced by cisplatin in rats. *Mediators of Inflammation*, vol. 13, no. 5/6, pp. 307–312. <https://doi.org/10.1080/09629350400008836> (In English)
- Guo, K., Zhang, R., Luo, L. et al. (2023) Effects of thermal stress on the antioxidant capacity, blood biochemistry, intestinal microbiota and metabolomic responses of *luciobarbus capito*. *Antioxidants*, vol. 12, no. 1, article 198. <https://doi.org/10.3390/antiox12010198> (In English)
- Kamyshnikov, V. S. (2002) *Handbook of clinical and biochemical laboratory diagnostics*. Minsk: Belarus' Publ., 495 p. (In Russian)
- Kelekis, A., Bonaldi, G., Cianfoni, A. et al. (2021) Intradiscal oxygen-ozone chemonucleolysis versus microdiscectomy for lumbar disc herniation radiculopathy: A non-inferiority randomized control trial. *The Spine Journal*, vol. 22, no. 6, pp. 895–909. <https://doi.org/10.1016/j.spinee.2021.11.017> (In English)
- Maslennikov, O. V., Kontorshchikova, K. N., Gribkova, I. A. (2008) *Ozone therapy guidelines*. Nizhniy Novgorod: Vektor-Tis Publ., 326 p. (In Russian)
- Mayank, C., Saluja, S. K., Verma, A. et al. (2025) Ozone in pain medicine — modern-day asclepius. *Indian Journal of Pain*, vol. 39, no. 1, pp. 4–10. https://doi.org/10.4103/ijpn.ijpn_41_24 (In English)
- Peretyagin, S. P., Kontorshchikova, K. N., Martusevich, A. A. (2012) The assessment of the effect of different ozone doses on the processes of lipid peroxidation and oxygen supply of blood in vitro. *Medical almanac*, vol. 21, no. 2, pp. 101–104. (In Russian)
- Peretyagin, S. P., Struchkov, A. A., Kostina, O. V. et al. (2022) Ozone therapy as an additional method in the complex treatment of burn disease. *Bioradicals and antioxidants*, vol. 9, no. 1-2, pp. 18–34. (In Russian)
- Rodina, V. I., Krupina, N. A., Kryzhanovskij, G. N., Oknina, N. B. (1993) A multiparameter method for the complex evaluation of anxiety-phobic states in rats. *I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 43, no. 5, pp. 1006–1017. (In Russian)
- Romanenko, A. V., Solov'yeva, E. Yu. (2021) Mechanisms of Hypoxic-ischemic Brain Injury in Stroke and Their Ways of Correction. *Nervnye bolezni*, no. 1, pp. 18–26. <https://doi.org/10.24412/2226-0757-2021-12303> (In Russian)
- Sedlak, J., Lindsay, R. H. (1968) Estimation of total, protein-bound, and nonprotein sulfhydryl groups in tissue with Ellman's reagent. *Analytical Biochemistry*, vol. 25, pp. 192–205. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(68\)90092-4](https://doi.org/10.1016/0003-2697(68)90092-4) (In English)
- Sirkin, V. P., Frolov, D. I. (2025) Using ozone as an alternative to traditional disinfectants. *Innovative Machinery and Technology*, vol. 12, no. 2, pp. 64–70. (In Russian)
- Starikova, I. V., Chaplyeva, E. M., Piterskaya, N. V. et al. (2024) The use of ozone in therapeutic dentistry. *Journal of Volgograd State Medical University*, vol. 21, no. 4, pp. 3–8. <https://doi.org/10.19163/1994-9480-2024-21-4-3-8> (In Russian)
- Taylor, S. L., Lamden, M. P., Tappel, A. L. (1976) Sensitive fluorometric method for tissue tocopherol analysis. *Lipids*, vol. 11, no. 7, pp. 530–538. <https://doi.org/10.1007/BF02532898> (In English)
- Valdenassi, L., Franzini, M., Simonetti, V., Ricevuti, G. (2016) Oxygen-ozone therapy: Paradoxical stimulation of ozone. *Ozone Therapy*, vol. 1, no. 1, pp. 2–4. <https://doi.org/10.4081/ozone.2016.5837> (In English)
- Viebahn-Haensler, R., Fernández, O. S. L. (2021) Ozone in medicine. The low-dose ozone concept and its basic biochemical mechanisms of action in chronic inflammatory diseases. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 22, no. 15, article 7890. <https://doi.org/10.3390/ijms22157890> (In English)
- Zhu, L., Ding, S., Xu, L., Wu, Z. (2022) Ozone treatment alleviates brain injury in cerebral ischemic rats by inhibiting the NF- κ B signaling pathway and autophagy. *Cell cycle*, vol. 21, no. 4, pp. 406–415. <https://doi.org/10.1080/15384101.2020961> (In English)



Check for updates

Экспериментальные статьи

УДК 577

EDN QQZWJK

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-121-133>

Влияние экзогенного лактоферрина на уровни плазматических белков-реактантов острой фазы в эксперименте с иммерсией

О. Н. Ларина ^{✉1}, А. М. Беккер ¹, Г. Ю. Васильева ¹, И. В. Ковачевич ¹,
А. М. Носовский ¹, Е. Р. Садчикова ²

¹ Институт медико-биологических проблем РАН, 123007, Россия, Москва, Хорошёвское шоссе, д. 76А

² Институт биологии гена РАН, 119334, Россия, Москва, ул. Вавилова, д. 34/5

Сведения об авторах

Ольга Николаевна Ларина, ORCID: 0000-0002-2827-3428, e-mail: olarina@imbp.ru

Анна Марковна Беккер, e-mail: am_bekker@mail.ru

Галина Юрьевна Васильева, SPIN-код: 7518-1150, ORCID: 0000-0003-0879-889X, e-mail: galvassilieva@mail.ru

Ирина Васильевна Ковачевич, SPIN-код: 2772-1527, e-mail: kiv@imbp.ru

Андрей Максимович Носовский, e-mail: nam@imbp.ru

Елена Рубеновна Садчикова, SPIN-код: 1684-8934, Scopus AuthorID: 15751827100, ORCID: 0000-0003-2039-7108, e-mail: e.r.sadchikova@gmail.com

Для цитирования: Ларина, О. Н., Беккер, А. М., Васильева, Г. Ю., Ковачевич, И. В., Носовский, А. М., Садчикова, Е. Р. (2026) Влияние экзогенного лактоферрина на уровни плазматических белков-реактантов острой фазы в эксперименте с иммерсией. *Интегративная физиология*, т. 7, № 1, с. 121–133. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-121-133> EDN QQZWJK

Получена 4 декабря 2025; прошла рецензирование 29 января 2026; принята 28 февраля 2026.

Финансирование: Работа проводилась в соответствии с Государственным заданием FMFR-2024-0039 в части получения биоматериала и исследования биохимических показателей; при поддержке Государственного задания FFEW-2024-0004 в части приготовления препарата лактоферрина и разработки схемы его применения.

Права: © О. Н. Ларина, А. М. Беккер, Г. Ю. Васильева, И. В. Ковачевич, А. М. Носовский, Е. Р. Садчикова (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. Лактоферрин (LF) — полифункциональный белок, обладающий антимикробными, противовоспалительными и антиокислительными свойствами. Он используется в виде пищевой добавки и как ингредиент продуктов питания для увеличения сроков хранения. Синтез LF локализован в эпителиальных тканях и клетках врожденного иммунитета. В нейтрофилах лактоферрин находится во вторичных гранулах, которые высвобождают содержимое во внеклеточное пространство при переходе клеток в активированное состояние. Экстремальные условия могут индуцировать адаптивные изменения, затрагивающие систему врожденного иммунитета, которая реагирует активацией воспалительных механизмов. Одним из таких адаптивных процессов является ответ острой фазы (ОФ). В эксперименте с «сухой» иммерсией исследовали влияние пищевых добавок LF на развитие острофазного ответа. В иммерсионном эксперименте, продолжавшемся в течение пяти суток, участвовал 21 испытуемый женского пола. Испытуемые были разделены на три группы: участницы группы Плацебо находились в иммерсии без применения LF, обследуемые групп LF1 и LF2 ежедневно с первого дня эксперимента принимали пищевые добавки LF в количестве 200 мг и 400 мг соответственно. В плазме крови измеряли концентрации индикаторных белков острой фазы гаптоглобина (Hr), $\alpha 1$ -кислого гликопротеина ($\alpha 1$ -AGP) и $\alpha 1$ -антитрипсина (α -AT). Влияние лактоферрина на содержание исследуемых белков в крови было наиболее заметным в начальный период иммерсии. LF в дозе 200 мг/сутки оказывал стимулирующее действие на синтез белков крови в первые сутки эксперимента. При использовании 400 мг/сутки лактоферрина у большинства испытуемых наблюдалось снижение концентрации α -AT, что может быть следствием дегрануляции нейтрофилов и попадания в кровь избыточных количеств протеолитического фермента эластазы. Результаты показали, что лактоферрин, принимаемый в форме пищевых добавок во время нахождения испытуемых в иммерсии, оказывал

влияние на баланс белков острой фазы в крови, при этом эффект LF зависел от дозы используемого препарата.

Ключевые слова: «сухая» иммерсия, невесомость, человек, лактоферрин, реактанты острой фазы

The influence of exogenous lactoferrin on plasma levels of acute phase proteins in a dry immersion experiment

O. N. Larina¹, A. M. Bekker¹, G. Yu. Vasilieva¹, I. V. Kovachevich¹,
A. M. Nosovsky¹, E. R. Sadchikova²

¹ Institute of Biomedical Problems, Russian Academy of Sciences,
76A Khoroshevskoe Highway, Moscow 123007, Russia

² Institute of Gene Biology, Russian Academy of Sciences, 34/5 Vavilova Str., Moscow 119334, Russia

Authors

Olga N. Larina, ORCID: 0000-0002-2827-3428, e-mail: olarina@imbp.ru

Anna M. Bekker, e-mail: am_bekker@mail.ru

Galina Yu. Vasilieva, SPIN: 7518-1150, ORCID: 0000-0003-0879-889X, e-mail: galvassilieva@mail.ru

Irina V. Kovachevich, SPIN: 2772-1527, e-mail: kiv@imbp.ru

Andrey M. Nosovsky, e-mail: nam@imbp.ru

Elena R. Sadchikova, SPIN: 1684-8934, Scopus AuthorID: 15751827100, ORCID: 0000-0003-2039-7108, e-mail: e.r.sadchikova@gmail.com

For citation: Larina, O. N., Bekker, A. M., Vasilieva, G. Yu., Kovachevich, I. V., Nosovsky, A. M., Sadchikova, E. R. (2026) The influence of exogenous lactoferrin on plasma levels of acute phase proteins in a dry immersion experiment. *Integrative Physiology*, vol. 7, no. 1, pp. 121–133. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-121-133> EDN QQZWJK

Received 4 December 2025; **reviewed** 29 January 2026; **accepted** 28 February 2026.

Funding: This work is part of state-commissioned assignment FMFR-2024-0039 (biomaterial acquisition and biochemical parameter assessment) and state-commissioned assignment FFEW-2024-0004 (lactoferrin preparation and development of administration protocol).

Copyright: © O. N. Larina, A. M. Bekker, G. Yu. Vasilieva, I. V. Kovachevich, A. M. Nosovsky, E. R. Sadchikova (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under [CC BY License 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Abstract. Lactoferrin (LF) is a multifunctional protein with antimicrobial, anti-inflammatory, and antioxidant properties. It is used as a food additive and as a food ingredient to extend shelf life. LF synthesis is localized in epithelial tissues and innate immune cells. In neutrophils, lactoferrin is concentrated in secondary granules, which release their contents upon neutrophil activation. Extreme conditions can induce adaptive changes affecting the innate immune system, which responds by activating inflammatory mechanisms. One such adaptive process is the acute phase response (APR). In a dry immersion experiment simulating the effects of weightlessness on the body, the influence of LF supplementation on APR development was studied. A five-day immersion study was conducted on 21 female subjects divided into three groups. Subjects in the LF1 and LF2 groups received LF daily at doses of 200 mg and 400 mg, respectively, while the placebo group received no LF. Concentrations of the acute phase proteins haptoglobin (Hp), α 1-acid glycoprotein (α 1-AGP), and α 1-antitrypsin (α -AT) were measured in blood plasma. The effect of lactoferrin was most pronounced at the beginning of immersion period. LF at a dose of 200 mg/day stimulated plasma protein synthesis on the first day of the experiment. At a dose of 400 mg/day, most subjects showed a decrease in α -AT concentrations, which may be attributable to neutrophil degranulation and the release of excess amounts of elastase into the bloodstream. The results indicate that lactoferrin administered as a dietary supplement during immersion influences the balance of plasma proteins in a dose-dependent manner.

Keywords: dry immersion, weightlessness, human, lactoferrin, acute phase reactants

Введение

Железосодержащий белок лактоферрин (LF) применяется в качестве натуральной пищевой добавки, обладающей антимикробными, противовоспалительными, антиоксидантными свой-

ствами (Duran, Kahve 2017). Некоторые молекулы принимаемого перорально лактоферрина достигают эпителиальных клеток кишечника и переносятся в кровеносную систему в интактном виде. Лактоферрин не имеет специфического рецептора, однако способен взаимодействовать

с такими мембранными белками, как рецептор липопротеинов низкой плотности (LDLR), белок, связанный с липопротеиновым рецептором (LRP), интелектин-1 (ITLN1), нуклеолин (NCL), толл-подобные рецепторы (TLR2, TLR4), рецептор хемокинов CXCR4 (CD184), мембранный гликозилфосфатидилинозитол-связанный белок CD14, маннозный рецептор (SD206), гепаран-сульфат протеогликан (HSPG), асиалогликопротеиновый рецептор (ASGPR). Эта способность обеспечивает его интернализацию различными типами клеток (Suzuki et al. 2005). В клеточном ядре лактоферрин модифицирует активность нуклеарного транскрипционного фактора NF-κB (Yami et al. 2023), а также способствует транслокации из цитоплазмы в ядро белка Nrf2, который связывается с ДНК и активирует гены, отвечающие за антиоксидантную защиту и детоксикацию (Ogasawara et al. 2014). В организме лактоферрин синтезируется эпителиальными клетками, а также клетками системы врожденного иммунитета. В активированном состоянии полиморфноядерные нейтрофилы секретируют LF во внеклеточное пространство, и в случае инфекции лактоферрин выступает в качестве алармина, способствуя активации как врожденного, так и адаптивного иммунного ответа (de la Rosa et al. 2008). Во время воспаления LF способен регулировать баланс между цитокинами. Как правило, эффект лактоферрина проявляется в подавлении синтеза воспалительных цитокинов интерферона (IFN)-γ, интерлейкинов (IL) IL-1β, IL-2, IL-6, IL-8, фактора некроза опухоли α (TNF-α) и стимулировании продукции противовоспалительных цитокинов IL-4 и IL-10 (Machnicki et al. 1993; Nakamura et al. 2022). Однако известны примеры активизации синтеза TNF-α под влиянием лактоферрина (Hwang et al. 2007; Sorimachi et al. 1997), а в эксперименте с модельными животными характер изменений синтеза цитокинов зависел от схемы применения LF (Kruzel et al. 2002).

Воспалительные явления могут быть вызваны изменениями внешней среды, которые, помимо функциональных и биохимических перестроек, направленных на компенсацию гомеостатических нарушений, связанных с воздействием конкретного действующего фактора, индуцируют адаптивные процессы неспецифической природы, такие как стрессорная реакция и ответ острой фазы (ООФ) (Larina et al. 2024). Необходимым условием развития ООФ является активация клеток системы врожденного иммунитета, сопровождающаяся повышением секреции воспалительных цитокинов, главным образом IL-1β, IL-6 и TNF-α. Медиаторы остро-

фазного ответа взаимодействуют с клетками печени, изменяя интенсивность синтеза белков крови, так называемых белков острой фазы. Присутствие веществ с иммуномодулирующими свойствами в период развития острофазного ответа потенциально может оказывать опосредованное влияние на экспрессию белков острой фазы. Действие лактоферрина на синтез белков острой фазы было исследовано в эксперименте с пребыванием испытуемых в условиях иммерсии, имитирующих воздействие невесомости на организм человека.

Методы

Условия эксперимента, параметры обследуемой группы, схема применения лактоферрина и отбор образцов биоматериала описаны рядом авторов (Larina et al. 2025). Основные характеристики их исследования: эксперимент проводился на стендовой базе «Сухая иммерсия» Института медико-биологических проблем. В исследовании приняли участие женщины (возраст $28,3 \pm 0,9$ лет, рост $1,68 \pm 0,01$ м, масса тела $63,0 \pm 2,0$ кг), находившиеся в условиях иммерсии в течение пяти суток (120 ч). Препарат лактоферрина — биотехнологический аналог LF человека с чистотой 96%, насыщенностью железом 14% — использовали в двух дозировках: 200 мг/сутки (группа LF1, 9 обследуемых) и 400 мг/сутки (группа LF2, 6 обследуемых). Испытуемые группы плацебо (6 человек) не получали лактоферрин. Взятие венозной крови для анализа осуществляли один раз до иммерсии, после 24 ч и 120 ч пребывания в иммерсии и через семь суток после прекращения иммерсионного воздействия. Концентрации гаптоглобина (Hp), α1-кислого гликопротеина (α1-AGP) и α1-антитрипсина (α-AT) измеряли иммунотурбидиметрическими методами.

Статистический анализ

Графическая информация представлена в виде средних значений концентрации $\pm$ стандартная ошибка среднего. Для анализа различий между экспериментальными группами по динамике концентрационных изменений белков на этапах эксперимента вычисляли разность между двумя значениями концентрации, измеренными у испытуемых в начале и в конце рассматриваемого интервала времени (например, из значения концентрации, полученного в точке 24 ч иммерсии, вычитали значение, полученное в фоновом периоде) и сравнивали выборки индивидуальных значений разности с помощью t-теста для независимых переменных. В статистической

обработке данных использована программа *Statistica 13*. Статистическая значимость устанавливалась при $p \leq 0,05$.

Результаты

Во время иммерсии во всех группах происходили изменения содержания Нр в крови, среди которых можно выделить три основных типа динамики концентрации гаптоглобина. В каждой из обследуемых групп (как в группе плацебо без использования пищевых добавок, так и в группах LF1 и LF2) во время иммерсии наблюдались один-два случая повышения Нр на 50–80%, тогда как у основной части испытуемых (четыре, пять и три индивидуума в группах плацебо, LF1 и LF2 соответственно) содержание

Нр увеличивалось в пределах 23%. У одного-двух испытуемых, входящих в группы плацебо, LF1 и LF2, происходило снижение уровня Нр. Таким образом, группы были идентичны по спектру реакций показателя концентрации гаптоглобина. В среднем в период иммерсии уровень Нр в крови во всех группах был на 12–13% выше, чем в фоновом периоде (рис. 1).

Увеличение средней концентрации Нр в группе LF1 происходило уже через 24 ч пребывания в иммерсии, а в группах плацебо и LF2 — в более поздние сроки эксперимента, однако концентрационные сдвиги Нр, наблюдаемые у испытуемых, получавших различные дозировки лактоферрина и находившихся в условиях «чистой» иммерсии, достоверно не различались между экспериментальными группами (табл. 1).

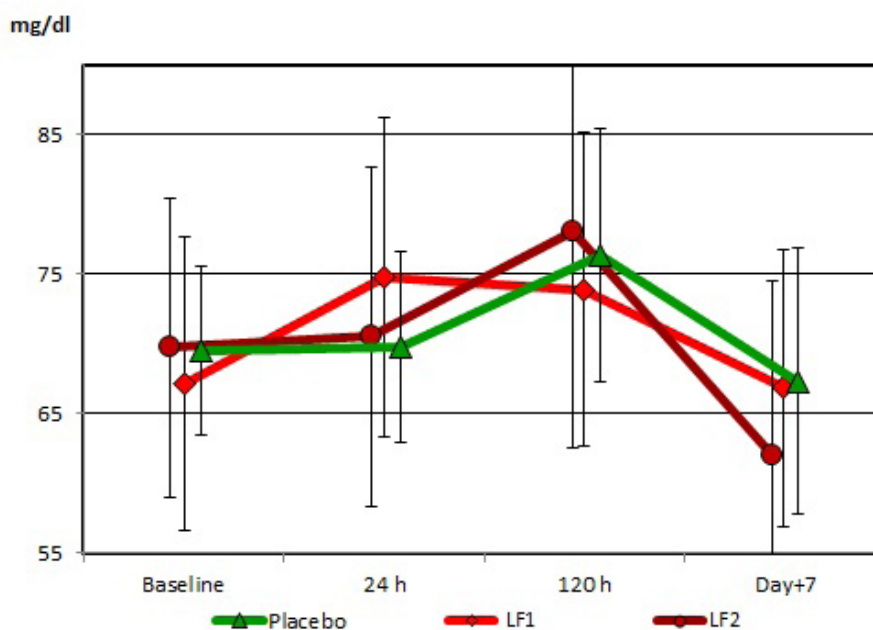


Рис. 1. Плазматическая концентрация гаптоглобина в эксперименте с иммерсией ($M \pm m$)

Fig. 1. Plasma haptoglobin concentration ($M \pm m$)

Табл. 1. Индивидуальные изменения концентрации гаптоглобина (мг/дл) на различных этапах иммерсии

Разность 24 ч — Фон	Разность 120 ч — 24 ч	Разность 120 ч — Фон
Группа плацебо		
7,71	–4,75	2,97
3,17	41,29	44,46
5,56	6,98	12,53
–25,39	–7,25	–32,64
0	2,59	2,59
10,41	1,03	11,44
Среднее значение		
0,24	6,65	6,89

Табл. 1. Продолжение

Разность 24 ч — Фон	Разность 120 ч — 24 ч	Разность 120 ч — Фон
Группа LF1		
–1,07	6,47	5,40
17,20	10,94	28,14
13,24	1,02	14,27
–6,38	–18,45	–24,82
11,76	–10,07	1,69
20,41	2,49	22,90
10,54	6,13	16,68
0,21	–1,89	–1,68
3,49	–5,11	–1,63
Среднее значение		
7,71	–0,94	6,77
Группа LF2		
12,96	46,67	59,63
–5,56	12,90	7,34
1,14	1,37	2,51
12,58	–4,45	8,13
–8,21	–2,03	–10,24
–8,21	–9,45	–17,67
Среднее значение		
0,78	7,50	8,28

Table 1. Individual shifts in plasma haptoglobin concentrations (mg/dl) at different stages of immersion

Difference (24 h–baseline)	Difference (120 h–24 h)	Difference (120 h–baseline)
Placebo group		
7.71	–4.75	2.97
3.17	41.29	44.46
5.56	6.98	12.53
–25.39	–7.25	–32.64
0	2.59	2.59
10.41	1.03	11.44
Mean		
0.24	6.65	6.89
LF1 group		
–1.07	6.47	5.40
17.20	10.94	28.14
13.24	1.02	14.27
–6.38	–18.45	–24.82
11.76	–10.07	1.69
20.41	2.49	22.90
10.54	6.13	16.68
0.21	–1.89	–1.68
3.49	–5.11	–1.63
Mean		
7.71	–0.94	6.77

Table 1. Completion

Difference (24 h–baseline)	Difference (120 h–24 h)	Difference (120 h–baseline)
LF2 group		
12.96	46.67	59.63
–5.56	12.90	7.34
1.14	1.37	2.51
12.58	–4.45	8.13
–8.21	–2.03	–10.24
–8.21	–9.45	–17.67
Mean		
0.78	7.50	8.28

Во время иммерсии в группах плацебо и LF2 содержание $\alpha 1$ -кислого гликопротеина преимущественно снижалось (рис. 2). Исключения были представлены в первые сутки иммерсии одним случаем увеличения концентрации белка на 7% в группе плацебо и одним — в группе LF2 (на 2%). На пятые сутки более высокие, чем до иммерсии, концентрации $\alpha 1$ -AGP наблюдались у двух участников группы плацебо (превышение исходных значений на 30% и 2%), и у одной обследуемой группы LF2 (увеличение концентрации на 56%). Показатели концентрации $\alpha 1$ -AGP в обеих группах были в среднем ниже, чем до иммерсии. В группе LF1 изменения $\alpha 1$ -AGP в первые сутки имели разнона-

правленный характер (четыре примера снижения, четыре случая повышения при стабильном уровне $\alpha 1$ -AGP у одной из обследуемых) при среднем значении концентрации, несколько превышающем базальную величину. К моменту окончания иммерсии у большинства испытуемых этой группы концентрация $\alpha 1$ -AGP снизилась, так же как и средняя величина показателя.

Особенности динамики концентрации $\alpha 1$ -AGP в группе LF1 подтверждаются статистическим сравнением исследуемых групп по количественным данным, характеризующим изменения концентрации $\alpha 1$ -AGP у индивидумов на различных этапах иммерсии (табл. 2).

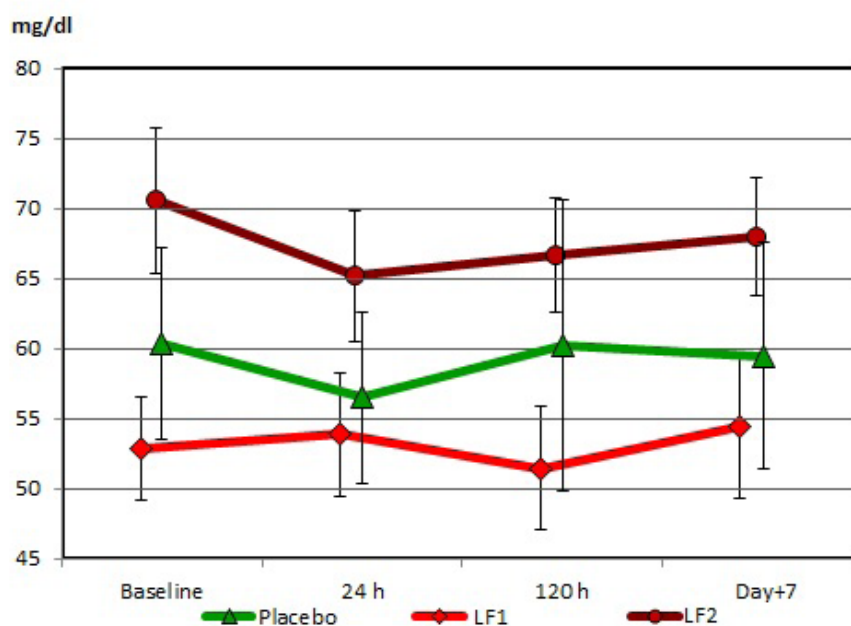
Рис. 2. Концентрация $\alpha 1$ -кислого гликопротеина в плазме крови ($M \pm m$)Fig. 2. Plasma $\alpha 1$ -acid glycoprotein concentration ($M \pm m$)

Табл. 2. Индивидуальные изменения концентрации α 1-кислого гликопротеина (мг/дл) на различных этапах иммерсии

Разность 24 ч — Фон	Разность 120 ч — 24 ч	Разность 120 ч — Фон
Группа плацебо		
–3,94	–0,20	–4,14
–5,95	29,00	23,05
–4,54	5,90	1,36
–5,27	–7,05	–12,31
–5,51	–2,09	–7,60
2,32	–3,09	–0,77
Среднее значение		
–3,81	3,75	–0,07
Группа LF1		
–0,41	–11,41	–11,81
10,04	1,17	11,21
1,58	13,03	14,61
–4,73	–5,12	–9,85
1,65	–4,46	–2,81
8,87	–4,82	4,05
–0,93	–3,11	–4,05
–3,90	–1,83	–5,73
–3,36	–5,21	–8,56
Среднее значение		
2,20 P = 0,03 (группа Плацебо) P = 0,07 (группа LF2)	–2,42	–1,44
Группа LF2		
0,79	27,61	28,39
–9,29	1,85	–7,45
–4,79	–2,72	–7,51
–2,32	–7,73	–10,05
–9,95	–1,00	–10,95
–6,62	–9,16	–15,78
Среднее значение		
–5,36	1,47	–3,89

Table 2. Individual shifts in plasma α 1-acid glycoprotein concentrations (mg/dl) at different stages of immersion

Difference (24 h–baseline)	Difference (120 h–24 h)	Difference (120 h–baseline)
Placebo group		
–3.94	–0.20	–4.14
–5.95	29.00	23.05
–4.54	5.90	1.36
–5.27	–7.05	–12.31
–5.51	–2.09	–7.60
2.32	–3.09	–0.77
Mean		
–3.81	3.75	–0.07

Table 2. Completion

Difference (24 h–baseline)	Difference (120 h–24 h)	Difference (120 h–baseline)
LF1 group		
–0.41	–11.41	–11.81
10.04	1.17	11.21
1.58	13.03	14.61
–4.73	–5.12	–9.85
1.65	–4.46	–2.81
8.87	–4.82	4.05
–0.93	–3.11	–4.05
–3.90	–1.83	–5.73
–3.36	–5.21	–8.56
Mean		
2.20 P = 0.03 (Placebo group) P = 0.07 (LF2 group)	–2.42	–1.44
LF2 group		
0.79	27.61	28.39
–9.29	1.85	–7.45
–4.79	–2.72	–7.51
–2.32	–7.73	–10.05
–9.95	–1.00	–10.95
–6.62	–9.16	–15.78
Mean		
–5.36	1.47	–3.89

Наблюдаемые случаи значительного (на 20–56% относительно значений, полученных в фоновом периоде) повышения концентрации $\alpha 1$ -AGP в крови обследуемых и единичные примеры снижения показателя до 20–30%, как правило, совпадали с выраженными концентрационными сдвигами Нр такой же направленности.

Наибольшие различия между группами проявились в первые сутки эксперимента. Изменения концентрации Нр в группе LF1 указывали на тенденцию к повышению его плазматического уровня, а в группах плацебо и LF2 средние концентрации не отличались от базальных значений. Средняя концентрация $\alpha 1$ -AGP в группе LF1 незначительно повысилась по отношению к фоновому периоду, в то время как в двух других группах наблюдалось снижение. В целом по прошествии 24 ч иммерсии содержание этих двух белков в группе LF1 было выше, чем в группах плацебо и LF2, что предполагает возможность стимулирующего влияния препарата в дозировке 200 мг/сутки на синтез белков острой фазы на начальных этапах адаптации к условиям иммерсии, совпа-

дающих по времени с активизацией синтеза воспалительных цитокинов при развитии острофазного ответа.

Изменения концентрации $\alpha 1$ -антитрипсина в ходе эксперимента (рис. 3), свидетельствуют о различиях в реакциях на иммерсионное воздействие между исследуемыми группами. В группе LF1 на первые сутки иммерсии у семи испытуемых наблюдалось повышение уровня $\alpha 1$ -АТ. В группе плацебо увеличение содержания $\alpha 1$ -АТ отмечено у половины участников группы, а в группе LF2 у большей части обследуемых концентрация $\alpha 1$ -АТ снижалась.

Различия между группами по абсолютным значениям концентрации $\alpha 1$ -АТ не были статистически достоверными, но если судить о динамике показателя по разности индивидуальных значений концентрации в фоновом периоде и в различные сроки эксперимента (табл. 3), то изменения, происходившие в группе LF2 в первые сутки иммерсии, заметно (на грани статистической значимости) отличались от концентрационных сдвигов $\alpha 1$ -АТ в двух других группах.

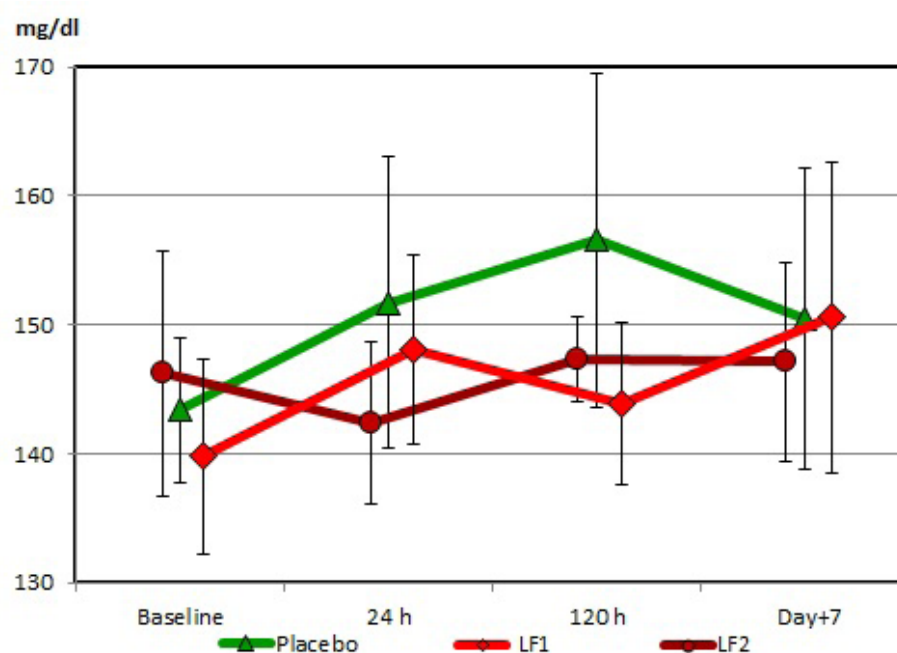


Рис. 3. Плазматическая концентрация α1-антитрипсина (M ± m)

Fig. 3. Plasma α1-Antitrypsin concentration (M ± m)

Табл. 3. Индивидуальные изменения концентрации α1-антитрипсина (мг/дл) у испытуемых на различных этапах иммерсии

Разность 24 ч — Фон	Разность 120 ч — 24 ч	Разность 120 ч — Фон
Группа плацебо		
0,00	-0,64	-0,64
-11,30	19,64	8,34
-4,03	-2,66	-6,69
44,89	10,41	55,30
-1,80	9,06	7,25
22,33	-6,70	15,63
Среднее значение		
8,35	4,85	13,2
Группа LF1		
-8,82	-1,54	-1,54
4,01	7,30	7,30
1,27	-3,87	-3,87
17,01	-6,82	-6,82
18,24	-14,36	-14,36
26,75	-12,82	-12,82
24,52	-4,49	-4,49
-3,73	25,33	25,33
4,45	-31,25	-31,25
Среднее значение		
9,30	-4,72	4,58

Табл. 3. Продолжение

Разность 24 ч — Фон	Разность 120 ч — 24 ч	Разность 120 ч — Фон
Группа LF2		
10,22	24,94	35,15
-19,73	2,05	-17,68
-3,55	-1,01	-4,56
-7,89	-2,61	-10,50
-6,67	1,02	-5,65
4,08	5,64	9,72
Среднее значение		
-3,92 P = 0,047 (группа LF1)	5,01	1,08

Table 3. Individual shifts in plasma α 1-antitrypsin concentrations (mg/dl) at different stages of immersion

Difference (24 h–baseline)	Difference (120 h–24 h)	Difference (120 h–baseline)
Placebo group		
0.00	-0.64	-0.64
-11.30	19.64	8.34
-4.03	-2.66	-6.69
44.89	10.41	55.30
-1.80	9.06	7.25
22.33	-6.70	15.63
Mean		
8.35	4.85	13.2
LF1 group		
-8.82	-1.54	-1.54
4.01	7.30	7.30
1.27	-3.87	-3.87
17.01	-6.82	-6.82
18.24	-14.36	-14.36
26.75	-12.82	-12.82
24.52	-4.49	-4.49
-3.73	25.33	25.33
4.45	-31.25	-31.25
Mean		
9.30	-4.72	4.58
LF2 group		
10.22	24.94	35.15
-19.73	2.05	-17.68
-3.55	-1.01	-4.56
-7.89	-2.61	-10.50
-6.67	1.02	-5.65
4.08	5.64	9.72
Mean		
-3.92 P = 0.047 (LF1 group)	5.01	1.08

α 1-АТ является представителем позитивных белков острой фазы, увеличение содержания которых в крови используется в качестве индикатора острофазного ответа. Однако на начальных стадиях развития ООФ его концентрация может снижаться. Этот эффект объясняют появлением в крови больших количеств эластазы (NE), высвобождаемой активированными нейтрофилами (Moradzadeh et al. 2020; Shimi et al. 2021). Нейтрофильная эластаза может образовывать с α 1-АТ прочные комплексы, которые выводятся из внутрисосудистого пространства (Ceciliani et al. 2002; Fritz 1980), а ее протеолитическая активность обуславливает фрагментацию молекулы α 1-антитрипсина (Law et al. 2006). Поскольку наиболее заметное снижение концентрации α 1-АТ в первые 24 ч иммерсии наблюдалось в группе LF2, можно предположить, что использование лактоферрина в дозе 400 мг увеличивало секрецию эластазы во время иммерсионного эксперимента. При этом, помимо лактоферрина, поступающего в виде пищевых добавок, на функциональное состояние нейтрофилов мог оказывать воздействие и эндогенный лактоферрин. Он продуцируется самими нейтрофилами и в неактивном состоянии накапливается в составе вторичных (называемых также специфическими) секреторных гранул. Местом локализации эластазы в нейтрофилах служат первичные, или азурофильные, секреторные гранулы. В случае развития воспаления происходит дегрануляция нейтрофилов (Kruzel et al. 2017), что увеличивает концентрацию LF во внеклеточном пространстве. Полученные результаты согласуются с выводами других исследователей (Aleshina 2019) о том, что направленность биологических эффектов лактоферрина зависит от его локальной концентрации, присутствия в тканях в форме свободного белка или в виде надмолекулярных комплексов, а также от иммунного статуса клеток.

Выводы

Исследование показало, что экспериментальные группы были эквивалентны по спектру индивидуальных реакций испытуемых на пребывание в условиях иммерсии. Влияние лактоферрина на содержание исследуемых белков в крови было наиболее заметным в начальный период адаптации к условиям иммерсии. Лактоферрин, применяемый перорально в дозе 200 мг/сутки, оказывал стимулирующее действие на синтез белков крови в первые сутки иммерсии. При использовании 400 мг/сутки лактоферрина преобладала тенденция к снижению

концентрации α 1-антитрипсина в крови испытуемых, причиной чего может быть дегрануляция нейтрофилов и поступление в кровь избыточных количеств протеолитического фермента эластазы.

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.

Соответствие принципам этики

Программа исследований одобрена Комиссией по биомедицинской этике Института медико-биологических проблем РАН (протокол № 615 от 06.06.2022). Исследования проводили в соответствии с местным законодательством и требованиями организации. Получено письменное информированное согласие испытуемых на публикацию любых идентифицируемых изображений или данных, включенных в эту статью.

Ethics Approval

The research protocol was approved by the Biomedical Ethics Commission of the Institute of Biomedical Problems of the Russian Academy of Sciences (Minutes of Meeting No. 615, 6 June 2022). The studies were conducted in accordance with local legislation and institutional requirements. Written informed consent was obtained from all subjects for the publication of any identifiable images or data included in this article.

Вклад авторов

а. Ларина Ольга Николаевна — разработка исследования и подготовка первоначальной версии статьи;

б. Беккер Анна Марковна — участие в подготовке исследования, сбор исследуемого материала, осуществление биохимического и статистического анализа, вклад в пересмотр рукописи;

в. Васильева Галина Юрьевна — участие в разработке проекта исследования, руководство экспериментом с «сухой» иммерсией;

г. Ковачевич Ирина Васильевна — участие в проведении экспериментальных процедур и анализе результатов исследования;

д. Носовский Андрей Максимович — анализ количественных данных;

е. Садчикова Елена Рубеновна — разработка программы эксперимента, редактирование рукописи.

Все авторы внесли свой вклад в статью и одобрили представленную версию.

Author Contributions

a. Olga N. Larina — study design and manuscript drafting;

b. Anna M. Bekker — study preparation, data collection, biochemical and statistical analysis, and manuscript revision;

c. Galina Yu. Vasilieva — study design and leadership of the dry immersion experiment;

d. Irina V. Kovachevich — experimental procedures and data analysis;

e. Andrey M. Nosovskiy — quantitative data analysis;

f. Elena R. Sadchikova — experimental program design and manuscript editing.

All the authors contributed to the article and approved the submitted version.

References

- Aleshina, G. M. (2019) Lactoferrin — an endogenous regulator of the protective functions of the organism. *Medical Academic Journal*, vol. 19, no. 1, pp. 35–44. <https://doi.org/10.17816/MAJ19135-44> (In Russian)
- Ceciliani, F., Giordano, A., Spagnolo, V. (2002) The systemic reaction during inflammation: The acute-phase proteins. *Protein & Peptide Letters*, vol. 9, no. 3, pp. 211–223. <https://doi.org/10.2174/0929866023408779> (In English)
- de la Rosa, G., Yang, D., Tewary, P. et al. (2008) Lactoferrin acts as an alarmin to promote the recruitment and activation of APCs and antigen-specific immune responses. *The Journal of Immunology*, vol. 180, no. 10, pp. 6868–6876. <https://doi.org/10.4049/jimmunol.180.10.6868> (In English)
- Duran, A., Kahve, H. I. (2017) The use of lactoferrin in food industry. *Academic Journal of Science*, vol. 7, no. 2, pp. 89–94. (In English)
- Fritz, H. (1980) Proteinase inhibitors in severe inflammatory processes (septic shock and experimental endotoxaemia): Biochemical, pathophysiological and therapeutic aspects. In: D. Evered, J. Whelan (eds.). *Ciba Foundation Symposium 75 — Protein Degradation in Health and Disease*. [S. l.]: Excerpta Medica Publ., pp. 351–379. <https://doi.org/10.1002/9780470720585.ch20> (In English)
- Hwang, S.-A., Wilk, K. M., Bangale, Y. A. et al. (2007) Lactoferrin modulation of IL-12 and IL-10 response from activated murine leukocytes. *Medical Microbiology and Immunology*, vol. 196, pp. 171–180. <https://doi.org/10.1007/s00430-007-0041-6> (In English)
- Kruzel, M. L., Harari, Y., Mailman, D. et al. (2002) Differential effects of prophylactic, concurrent and therapeutic lactoferrin treatment on LPS-induced inflammatory responses in mice. *Clinical and Experimental Immunology*, vol. 130, no. 1, pp. 25–31. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2249.2002.01956.x> (In English)
- Kruzel, M. L., Zimecki, M., Actor, J. K. (2017) Lactoferrin in a context of inflammation-induced pathology. *Frontiers in Immunology*, vol. 8, article 1438. <https://doi.org/10.3389/fimu.2017.01438> (In English)
- Larina, O. N., Bekker, A. M., Tyurin-Kuzmin, A. Yu. (2024) Exposure to extreme factors causes activation of the mechanisms of acute phase response. In: *Proceedings of All-Russian Scientific and Practical Conference with International Participation “The Teachings of Academician I. P. Pavlov in the Modern System of Neurosciences,” dedicated to the 175th anniversary of the birth of Academician I. P. Pavlov and the 120th anniversary of his Nobel Prize*. Saint Petersburg: Institute of Experimental Medicine Publ., pp. 488–489. (In Russian)
- Larina, O. N., Bekker, A. M., Vasilieva, G. Yu. et al. (2025) Lactoferrin reduces ceruloplasmin plasma levels under conditions simulating weightlessness in humans. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 2, pp. 171–180. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-2-171-180> (In Russian)
- Law, R. H., Zhang, Q., McGowan, S. et al. (2006) An overview of the serpin superfamily. *Genome Biology*, vol. 7, article 216. <https://doi.org/10.1186/gb-2006-7-5-216> (In English)
- Machnicki, M., Zimecki, M., Zagulski, T. (1993) Lactoferrin regulates the release of tumour necrosis factor alpha and interleukin 6 in vivo. *International Journal of Experimental Pathology*, vol. 74, no. 5, pp. 433–439. (In English)
- Moradzadeh, M., Sargazi, N., Pourasgari, M. et al. (2020) Increasing neutrophil elastase and decreasing its inhibitor, alpha 1-antitrypsin, in patients with non-alcoholic fatty liver disease. *Hepatitis monthly*, vol. 20, no. 1, article e99735. <https://doi.org/10.5812/hepatmon.99735> (In English)
- Nakamura, A., Kimura, F., Tsuji, S. et al. (2022) Bovine lactoferrin suppresses inflammatory cytokine expression in endometrial stromal cells in chronic endometritis. *Journal of Reproductive Immunology*, vol. 154, article 103761. <https://doi.org/10.1016/j.jri.2022.103761> (In English)
- Ogasawara, Y., Imase, M., Oda, H. et al. (2014) Lactoferrin directly scavenges hydroxyl radicals and undergoes oxidative self-degradation: A possible role in protection against oxidative DNA damage. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 15, no. 1, pp. 1003–1013. (In English)

- Shimi, G., Sohrab, G., Pourvali, K. et al. (2021) Correlation of low levels of α -1 antitrypsin and elevation of neutrophil to lymphocyte ratio with higher mortality in severe COVID-19 patients. *Mediators of Inflammation*, vol. 2021, article 5555619. <https://doi.org/10.1155/2021/5555619> (In English)
- Sorimachi, K., Akimoto, K., Hattori, Y. et al. (1997) Activation of macrophages by lactoferrin: Secretion of TNF- α , IL-8 and NO. *IUBMB Life*, vol. 43, no. 1, pp. 79–87. <https://doi.org/10.1080/15216549700203841> (In English)
- Suzuki, Y. A., Lopez, V., Lönnnerdal, B. (2005) Mammalian lactoferrin receptors: Structure and function. *Cellular and Molecular Life Sciences*, vol. 62, pp. 2560–2575. <https://doi.org/10.1007/s00018-005-5371-1> (In English)
- Yami, H. A., Tahmoorespur, M., Javadmanesh, A. et al. (2023) The immunomodulatory effects of lactoferrin and its derived peptides on NF- κ B signaling pathway: A systematic review and meta-analysis. *Immunity, Inflammation and Disease*, vol. 11, no. 8, article e972. <https://doi.org/10.1002/iid3.972> (In English)



УДК 612.821:[159.94 + 331.44]

EDN UOYCWZ

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-134-145>

Персональные прогностические критерии интегрального результата совместной сенсомоторной деятельности испытуемых в диадах

Е. П. Муртазина ¹

¹ Федеральный исследовательский центр оригинальных и перспективных биомедицинских и фармацевтических технологий, 125315, Россия, Москва, ул. Балтийская, д. 8

Сведения об авторах

Елена Павловна Муртазина, SPIN-код: 4445-4178, Scopus AuthorID: 6602551798, ResearcherID: R-7893-2016, ORCID: 0000-0002-4243-8727, e-mail: murtazina_ep@academpharm.ru

Для цитирования: Муртазина, Е. П. (2026) Персональные прогностические критерии интегрального результата совместной сенсомоторной деятельности испытуемых в диадах. *Интегративная физиология*, т. 7, № 1, с. 134–145. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-134-145> EDN UOYCWZ

Получена 12 ноября 2025; прошла рецензирование 15 января 2026; принята 16 января 2026.

Финансирование: Исследование выполнено в рамках Государственного задания (№122040500027-7).

Права: © Е. П. Муртазина (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY 4.0](#).

Аннотация. В социальной психофизиологии актуально выявление прогностических критериев командной эффективности в различных сферах деятельности людей. Цель исследования — выявить закономерности влияния персональной результативности партнеров на интегральный результат кооперации при сенсомоторной деятельности в диадах. Обследованы 256 испытуемых в парах одного пола (средний возраст 19 лет 7 мес. ± 3 мес., 49% женщин). Сенсомоторную деятельность моделировали с помощью тренинга «Столбики» программно-аппаратного комплекса «БОС-Кинезис» (ООО «Нейротех», Таганрог, Россия). Протокол обследований включал индивидуальные, соревновательный и кооперативные тренинги. Проведен анализ персональной результативности участников и интегральных результатов пар в условиях сотрудничества. Интегральные результаты рассматривали в качестве зависимой переменной линейной регрессии, а независимыми переменными были показатели персональной результативности участников, квалифицированных как лучшие и худшие в диадах. Исследование показало, что интегральные результаты и персональная результативность лучших и худших участниц диад при сотрудничестве были выше, чем у мужчин, особенно в условиях кооперации без обратной связи о действиях партнеров. Интегральные результаты диад положительно коррелировали с персональной результативностью участников и отрицательно — с их внутридиадическими различиями во всех контекстах тренингов. Регрессионный анализ показал, что интегральные результаты пар более значимо детерминированы результативностью худших участников диад и разницей персональных результатов испытуемых в парах при соревновании. Обнаружены половые особенности выявленных закономерностей. Полученные результаты свидетельствуют о ведущей роли факторов индивидуальной компетентности и соотношения производительности участников пар в разных условиях межличностных взаимодействий в достижении командных результатов сенсомоторной деятельности в диадах.

Ключевые слова: сенсомоторный тренинг, соревнование, сотрудничество, персональная результативность, внутридиадическая разница, интегральный результат

Personal predictive criteria for the integral result of cooperative sensorimotor activity in dyads

E. P. Murtazina ✉¹

¹ Federal Research Center for Original and Prospective Biomedical and Pharmaceutical Technologies,
8 Baltiyskaya Str., Moscow 125315, Russia

Authors

Elena P. Murtazina, SPIN: 4445-4178, Scopus AuthorID: 6602551798, ResearcherID: R-7893-2016, ORCID: 0000-0002-4243-8727, e-mail: murtazina_ep@academpharm.ru

For citation: Murtazina, E. P. (2026) Personal predictive criteria for the integral result of cooperative sensorimotor activity in dyads. *Integrative Physiology*, vol. 7, no. 1, pp. 134–145. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-134-145> EDN UOYCWZ

Received 12 November 2025; reviewed 15 January 2026; accepted 16 January 2026.

Funding: The study was carried out as part of state-commissioned assignment (No. 122040500027-7).

Copyright: © E. P. Murtazina (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. A topical issue in social psychophysiology is establishing prognostic criteria of team effectiveness in various spheres of human activity. This study aims to identify patterns in the influence of partners' personal performance on the integral result of sensorimotor cooperation in monogender dyads. A total of 256 subjects were examined in same-sex pairs (average age of 19 years, 7 months $\pm$ 3 months, 49% women). Sensorimotor activity was modelled based on the Columns training (Neurotech LLC, Taganrog, Russia). The study design covered individual, competitive and cooperative training contexts. The pairs' integral cooperation result was considered as a dependent linear regression variable, while independent variables related to personal performances of the best and the worst dyad participants. The integral result and personal productivity of the best and the worst female participants in cooperation were significantly higher than those of men. The dyads' integral results correlated positively with the participants' personal performance and negatively with their intradyadic differences in all training contexts. Regression analysis showed that the integral result was more determined by the individual performance of the worst subject and the intradyadic difference in the competition. The identified patterns also revealed gender differences. The findings indicate the leading role of individual competence factors and differences in the participant performance when achieving team results as part of sensorimotor activity within dyads.

Keywords: sensorimotor training, competition, cooperation, personal performance, intradyadic difference, integral result of partnership

Введение

Исследование механизмов достижения результатов коллективной деятельности людей в образовании, спорте и различных профессиональных сферах актуально для социальной психологии, психофизиологии и нейросоциобиологии (Chernyshev 2016; Kozlowski 2024; Zhuravlev 2002). Комплексное изучение психологических качеств, характеристик межличностных отношений, поведенческих аспектов и физиологических процессов, обеспечивающих результативность совместной деятельности, способствует разработке подходов к повышению индивидуальной успешности человека в социуме и эффективности командных действий (Flores-Szwagrzak, Treibich 2020; Frederiksen et al. 2024; Wood et al. 2023).

В понятие эффективности команды включают три компонента: производительность, удов-

летворенность членов коллектива и его жизнеспособность (Kozlowski 2024). При низкой взаимозависимости партнеров, например в командах по продажам, производительность равна сумме индивидуальных результатов. Продуктивность коллективов с высокой степенью взаимозависимости членов не является простой суммой достижений отдельных участников, поскольку они должны разделять усилия и стратегию совместных действий, что обеспечивается большей интерактивностью и координацией в процессе деятельности (DeShon et al. 2004; Paskevich et al. 1999). Производительность таких групп не только зависит от индивидуальных способностей, специализированных навыков и особенностей эмоционального интеллекта, но и определяется характером межличностных отношений, типом иерархической организации группы (включая стили руководства и лидерства) и внешними факторами (Kozlowski 2024).

Показано, что качество групповой операторской деятельности определяется внутригрупповыми взаимовлияниями, которые зависят от индивидуальных стилевых особенностей инструментального поведения членов группы (Eskov 2022). Таким образом, командную производительность обеспечивает совокупность личных качеств и особенностей группы в целом — так называемая групповая подготовленность. Она, кроме перечисленных качеств, включает объем знаний, комплекс умений и опыт группы, которые должны соответствовать особенностям совместной деятельности и профессиональной специфике (Chernyshev 2016).

Перспективным считается включение в прогноз командной эффективности оценку индивидуальной компетентности участников команд, наряду с характеристиками их эмоционального интеллекта и коммуникативных способностей (Flores-Szwagrzak, Treibich 2020; Frederiksen et al. 2024; Kozlowski 2024; Wood et al. 2023). Однако признано, что компетентность сотрудников не обязательно эквивалентна их производительности в коллективе, хотя эти качества человека могут быть взаимосвязаны (Kurz, Bartram 2002). На производительность человека влияют внешние факторы, которые могут не зависеть от индивидуальных усилий человека, такие как поддержка со стороны руководства и коллег, структура организации, персональная значимость поставленных задач, режим взаимодействия, личностные характеристики и квалификация партнеров (Küçüktabak et al. 2021). Например, показано, что взаимодействие с более квалифицированным партнером приводит к лучшему выполнению задачи, по сравнению с взаимодействием с более слабым участником или с выполнением той же задачи в одиночку.

Еще один фактор командной производительности — степень сходства психологических характеристик и индивидуальной результативности участников. Методы парных сравнений характеристик взаимодействующих субъектов для оценки «дистанций» между персональными показателями, включая нейрофизиологические, внесли значимый вклад в прогнозирование командной производительности (Dziura et al. 2023; Wahn et al. 2019).

Показатели персональной результативности во многих видах совместной деятельности довольно сложно параметризуемы, и объективная оценка вклада партнеров в интегральный результат команды бывает затруднена. Вследствие этого, а также многомерности факторов, влияющих на интегральные результаты командных взаимодействий, эмпирических исследований

закономерностей эффективности совместной деятельности недостаточно, а их результаты зачастую противоречивы. В связи с вышеизложенным, цель работы — анализ закономерностей влияния персональной результативности партнеров на интегральные результаты кооперации моногендерных диад в процессе сенсомоторной деятельности.

Методы исследования

Объект исследования — 65 пар мужчин и 63 пары женщин (средний возраст 19 лет 7 мес. ± 3 мес.). Критерии исключения: нескорректированные нарушения зрения, неврологические, сердечно-сосудистые заболевания и нарушения опорно-двигательного аппарата в анамнезе.

Испытуемые выполняли сенсомоторные тренировки (СМТ) «Столбики» программно-аппаратного комплекса «БОС-Кинезис» (ООО «Нейротех», Таганрог, Россия). Модель СМТ основана на преобразовании электромиографического (ЭМГ) сигнала от мышц сгибателей кисти ведущей руки испытуемого в нормированную величину в диапазоне [0; 100%], которая определяет изменяющуюся высоту столбика, отображающегося на мониторе компьютера. Задача испытуемых — удерживать высоту столбика в пределах целевого диапазона ($50 \pm 10\%$), при этом столбик окрашивается зеленым цветом. Если высота столбика выходит за границы целевого диапазона на величину до 30%, он становится желтым; при отклонении более чем на 30% — красным. Результативность СМТ оценивается в процентах длительности удержания высоты столбика в целевой зоне от общего времени тренинга.

Протокол обследований включал этапы СМТ в разных социальных контекстах: индивидуальном, соревновательном и кооперативном, — которые задавались инструкциями и внесением изменений в условия деятельности. При индивидуальных СМТ участники были разделены перегородками и выполняли задания на отдельных компьютерах три раза по две минуты. Перед соревнованием перегородки убирали, изображения персональных столбиков предъявляли на одном мониторе, и испытуемые должны были в течение трех минут дольше соперника удерживать высоту своего столбика в целевом диапазоне. При кооперативной деятельности (три минуты) партнеры должны были удерживать высоту общего столбика в целевом диапазоне, расположенном в верхней части шкалы (90–100%). Его высота соответствовала интегральной результирующей, вычисляемой по высотам

персональных столбиков. Кооперативные СМТ проводили в двух условиях: с предъявлением испытуемым обратной связи в виде изображений персональных столбиков партнеров (Соор+) и без нее (Соор–) — с демонстрацией на экране только общего столбика.

Для каждого испытуемого определяли значения персональной результативности в трех разных контекстах СМТ: R(Ind) — максимальный результат из трех индивидуальных тренингов, R(Comp) — результативность при соревновании, R(Соор+) — персональная результативность при кооперации с обратной связью от действий партнеров и R(Соор–) — результативность при кооперации без обратной связи. Также вычисляли разности результативности между участниками диад во всех контекстах деятельности ($\Delta R(\text{Ind})$, $\Delta R(\text{Comp})$, $\Delta R(\text{Соор+})$ и $\Delta R(\text{Соор–})$). В парах определяли показатели результативности лучших (R1) и худших (R2) участников во всех контекстах СМТ. Интегральные результаты пар при сотрудничестве (RI(Соор+) и RI(Соор–)) вычисляли в процентах времени удержания высоты общего столбика в целевом диапазоне от суммарной длительности СМТ.

Статистическую обработку проводили с помощью GraphPad Prism v.8.0.1 и STATISTICA v.12. Проверка данных методами Шапиро — Уилка, д'Агостино — Пирсона и Колмогорова — Смирнова выявила несоответствие их распределений критериям нормальности. Вследствие этого применяли непараметрические методы. Анализ изменений результативности в разных контекстах осуществляли по методам Фридмана с поправками на множественные сравнения (по тесту Данна) и Вилкоксона. Межгрупповые половые различия анализировали методом Манна — Уитни. Корреляционные связи выявляли по методу Спирмена (rs). Зависимыми переменными регрессионного анализа были интегральные результаты пар на двух этапах кооперации, а независимыми — показатели персональной результативности лучшего (R1) и худшего (R2) участников и их внутридиадические разницы. Для выявления показателей линейной регрессии интегральных результатов пар при кооперации для факторов процессуальной результативности лучших и худших партнеров использовали стандартный метод их включения. При этом были вычислены частные коэффициенты детерминации (KD) для обоих факторов R1 и R2 как произведения их нормированных бета-коэффициентов уравнений множественной регрессии и парных коэффициентов корреляции с зависимой величиной. При анализе линейной регрессии интегральных резуль-

татов с показателями результативности участников диад на предыдущих этапах тренингов (индивидуальном и соревновательном) был использован метод исключения незначимых факторов из следующих шести: R1(Ind), R2(Ind), R1(Comp), R2(Comp), а также и их разниц $\Delta R(\text{Ind})$, $\Delta R(\text{Comp})$.

Результаты исследования

Анализ показателей персональной результативности лучших и худших участников диад мужчин и женщин в разных условиях СМТ и интегрального результата пар при кооперации представлен в таблице 1.

При индивидуальных и соревновательном СМТ не обнаружено контекстуальных и половых различий персональной результативности. Выявлены значимые половые различия персональной результативности лучших и худших участников пар при СМТ в условиях сотрудничества. При Соор+ персональная результативность лучших испытуемых мужчин значимо снижалась относительно индивидуального ($p = 0,026$) и соревновательного ($p = 0,048$) СМТ и не менялась в выборке лучших участниц, а также худших участников всех пар. При этом показатели персональной результативности лучших и худших участниц диад были значимо выше аналогичных показателей мужчин ($p = 0,0003$; $p = 0,05$). При Соор– персональная результативность лучших достоверно снижалась по сравнению с Соор+ во всех парах без половых различий ($p < 0,0001$). Персональная результативность худших участников также достоверно уменьшалась при Соор– ($p < 0,0001$), но была значимо ниже в выборке мужчин, чем у женщин ($p = 0,036$).

Обнаружено, что $\Delta R(\text{Ind})$ в парах женщин была достоверно меньше, чем в мужских диадах ($p = 0,023$). В совместных условиях СМТ разницы результативности в мужских парах снижались относительно индивидуальных значений ($p(\text{Fr}) = 0,04$), тогда как эти показатели в диадах женщин не менялись. Показатели $\Delta R(\text{Соор–})$ значительно возрастали во всех парах ($p < 0,0001$). Интегральные результаты женских пар были значимо выше, чем в диадах мужчин в обоих кооперативных условиях деятельности ($p = 0,024$; $p = 0,043$). RI(Соор+) были ниже R1 лучших участников диад, но выше, чем у худших R2. RI(Соор–) были значимо ниже по сравнению с RI(Соор+) во всех парах ($p < 0,0001$), но в диадах мужчин ниже ($p = 0,043$), чем в парах женщин, и даже меньше показателей худших участников мужских диад.

Табл. 1. Результаты статистического анализа показателей персональной результативности лучших (R1), худших (R2) участников диад, их разниц (ΔR) в индивидуальном (Ind), соревновательном (Comp) и кооперативных (Coop+, Coop-) контекстах сенсомоторной деятельности и интегральных результатов (RI) пар при кооперации в выборках мужчин (σ) и женщин (ϕ)

Table 1. Statistical data on the indicators of personal performance of the best (R1) and the worst (R2) dyad participants, their differences (ΔR) in individual (Ind), competitive (Comp) and cooperative (Coop+, Coop-) contexts of sensorimotor activity and the integral results during cooperation (RI) of male (σ) and female (ϕ) pairs

Contexts		Ind	Comp	Coop+	Coop-
Indicators	σ	96,26 (92,82; 98,48)	95,57 (91,11; 98,70)	92,28 (87,61; 97,66) #	59,96 (42,46; 72,88) ####
	ϕ	96,22 (92,15; 98,21)	97,03 (92,41; 98,83)	96,87 (93,53; 98,75) ***	54,31 (31,62; 79,34) ####
R2	σ	84,63 (73,98; 92,26)	85,50 (72,22; 92,62)	83,06 (73,22; 91,31)	37,00 (23,61; 56,77) ####
	ϕ	87,06 (76,26; 93,73)	88,73 (76,32; 94,98)	89,25 (75,40; 95,40) *	45,73 (33,31; 72,22) *, ####
ΔR	σ	10,5 (4,76; 20,30)	8,16 (1,41; 17,83)	5,79 (2,1; 13,37)	15,68 (7,31; 24,08) ###
	ϕ	6,18 (1,95; 15,01) *	6,93 (2,32; 15,07)	5,83 (1,69; 16,94)	14,1 (7,31; 23,21) ##
RI	σ			90,51 (81,15; 97,69)	35,47 (21,52; 65,48) ####
	ϕ			95,95 (85,97; 99,22) *	54,31 (31,62; 79,34) *, ####

Примечание: представлены медианные и квартильные (Q1; Q3) значения; * — межгрупповые различия по критерию Манна — Уитни; # — изменения в разных контекстах деятельности по критерию Вилкоксона; число символов (*, #) соответствует уровням значимости: 1 — $p < 0,05$; 2 — $p < 0,01$; 3 — $p < 0,001$; 4 — $p < 0,0001$.

Note: median and quartile (Q1; Q3) values are presented; * — intergroup differences according to the Mann–Whitney test; # — significant changes in different activity contexts according to the Wilcoxon test; the number of signs (*, #) corresponds to significance levels: 1 — $p < 0.05$; 2 — $p < 0.01$; 3 — $p < 0.001$; 4 — $p < 0.0001$.

Корреляционный анализ продемонстрировал, что показатели RI(Coop+) прямо взаимосвязаны с R1 и R2, но отрицательно коррелируют с ΔR во всех контекстах СМТ (рис. 1). Выявленные значимые коэффициенты корреляций между показателями интегральной и персональной результативностью во всех контекстах СМТ (от 0,30 до 0,92 со значимостью не менее $p < 0,05$) были выше в женских парах по сравнению с мужскими. Наблюдался рост значений коэффициентов корреляций от индивидуального к соревновательному и далее к кооперативным контекстам деятельности. Закономерно, что самыми сильными

являются связи между показателями RI(Coop+) и процессуальной персональной результативностью партнеров R1(Coop+) и R2(Coop+).

Количество и направленность значимых корреляций показателей персональной результативности (R1, R2) и интегральных результатов RI(Coop-) в парах женщин были аналогичны условиям кооперации с обратной связью, но при меньшей силе этих связей (рис. 2). RI(Coop-) мужских диад положительно коррелировали только с показателями лучших R1(Coop-) и худших R2(Coop-) партнеров в данных условиях кооперации и отрицательно — с их разностями

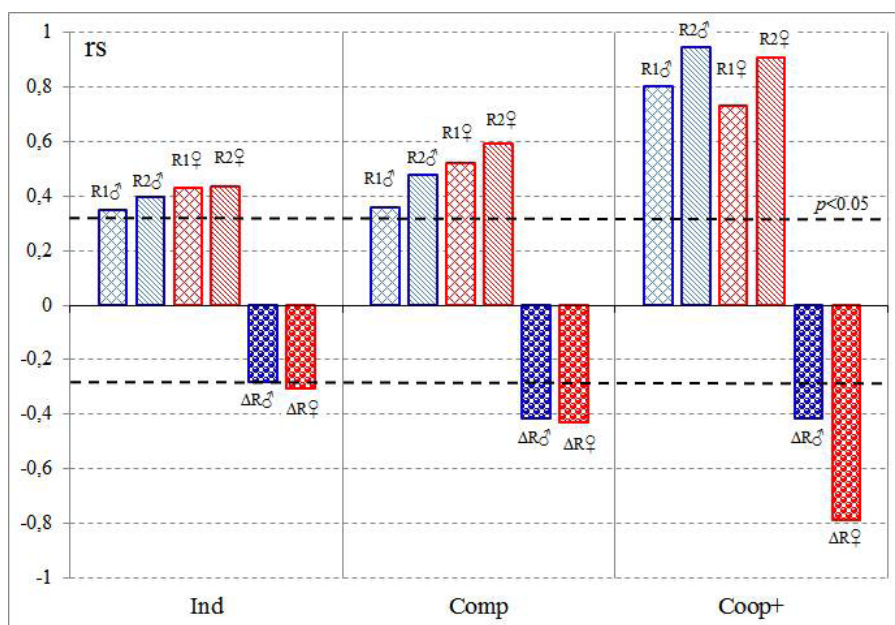


Рис. 1. Коэффициенты корреляции интегральных результатов пар при кооперации с обратной связью от действий партнеров и персональной результативности лучших (R1) и худших (R2) участников мужских (♂) и женских (♀) пар, их внутридиадических разниц (ΔR) в индивидуальном (Ind), соревновательном (Comp) и кооперативном (Coop+) контекстах деятельности.

Пунктирными линиями обозначены уровни значимости $p < 0,05$

Fig. 1. Correlation coefficients of the integral results of pairs in cooperation with feedback from the partners' actions and the personal performance indicators of the best (R1) and the worst (R2) participants in male (♂) and female (♀) dyads, their intradyadic differences (ΔR) in individual (Ind), competitive (Comp) and cooperative (Coop+) activity contexts. The dotted lines denote significance levels $p < 0.05$

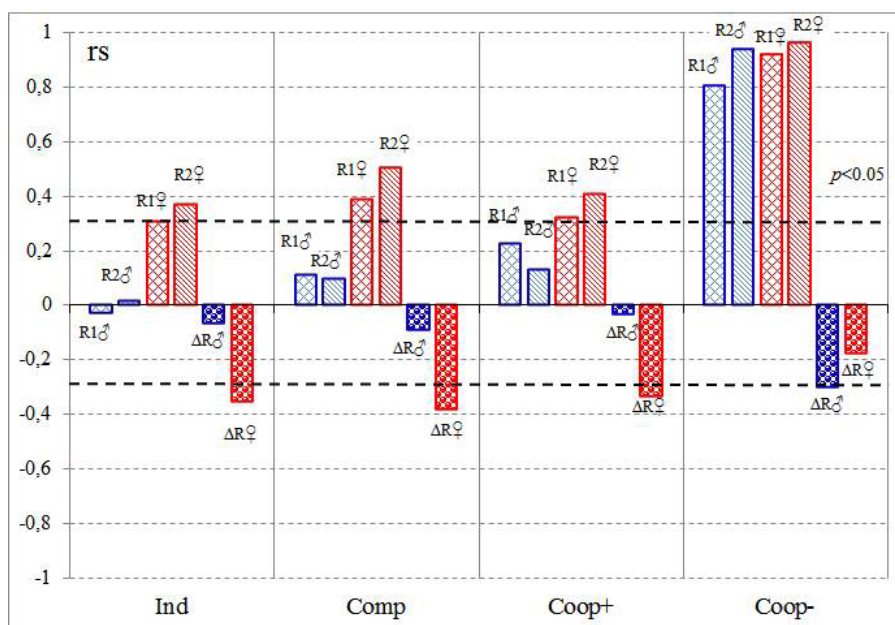


Рис. 2. Коэффициенты корреляции интегральных результатов пар при кооперации без обратной связи от действий партнеров и персональной результативностью лучших (R1) и худших (R2) участников мужских (♂) и женских (♀) диад, их внутридиадическими разницами (ΔR) в индивидуальном (Ind), соревновательном (Comp) и кооперативных (Coop+, Coop-) контекстах деятельности.

Пунктирными линиями обозначены уровни значимости $p < 0,05$

Fig. 2. Correlation coefficients of the integral results of pairs in cooperation without feedback from the partners' actions and the personal performance indicators of the best (R1) and the worst (R2) participants in male (♂) and female (♀) dyads, their intradyadic differences (ΔR) in individual (Ind), competitive (Comp) and cooperative (Coop+, Coop-) activity contexts. The dotted lines denote significance levels $p < 0.05$

$\Delta R(\text{Coop-})$. В парах мужчин отсутствовали значимые связи $RI(\text{Coop-})$ с персональной результативностью участников в других условиях СМТ и с $RI(\text{Coop+})$, в отличие от женщин, у которых такие прямые связи присутствовали (между $RI(\text{Coop-})$ и $RI(\text{Coop+})$ $r_s = 0,36$ $p = 0,0037$).

Далее проведен регрессионный анализ зависимости интегральных результатов $RI(\text{Coop+})$ и $RI(\text{Coop-})$ от персональных показателей лучших $R1$ и худших $R2$ участников диад мужчин и женщин, а также их разниц в разных условиях СМТ (таблица 2).

Обнаружено, что бета-индексы факторов $R2$ выше, чем индексы факторов $R1$ в уравнениях линейной регрессии для обоих условий кооперации, как в мужских, так и в женских диадах. Это свидетельствует о большей значимости

характеристик деятельности менее успешных партнеров для достижения интегральных результатов кооперативной сенсомоторной деятельности в диадах. Частные коэффициенты детерминации факторов $R1$ и $R2$ также демонстрируют более тесную связь результативности худших партнеров с интегральными результатами пар при кооперации (рис. 3.)

Характеристики регрессионного анализа также отражают контекстуальные и половые особенности выявленных закономерностей. Значимость результативности лучших участников диад выше в мужских парах при кооперации с обратной связью от действий партнеров, чем в женских. При сложной кооперации без обратной связи возрастает значимость действий более успешных участниц пар, но снижается

Табл. 2. Параметры уравнений линейной регрессии, описывающих зависимость интегральных результатов (RI) пар мужчин (σ) и женщин (ϕ) при кооперации с обратной связью от действий партнеров (Coop+) и без нее (Coop-) от разных независимых факторов

Table 2. Parameters of the linear regression equations describing the dependence of the integral results (RI) of male (σ) and female (ϕ) pairs in cooperation with feedback from the partners' actions (Coop+) and without it (Coop-) on various independent factors

Dependent variable	Group	β_0	$\beta_1 \times \text{Factor1}$	$\beta_2 \times \text{Factor2}$	R^2	F (DFn, DFd)
$RI(\text{Coop+})$	σ	-7,52 $p = 0,05$	+0,30 $\times R1(\text{coop+})$ $p < 0,0001$	+0,73 $\times R2(\text{coop+})$ $p < 0,0001$	0,94	F(2,62) = 460,69 $p < 0,0001$
		58,98 $p < 0,0001$	+0,33 $\times R2(\text{ind})$ $p = 0,011$	-0,27 $\times \Delta R(\text{comp})$ $p = 0,039$	0,28	F(2,62) = 12,32 $p < 0,0001$
	ϕ	+9,51 $p = 0,05$	+0,13 $\times R1(\text{coop+})$ $p = 0,033$	+0,85 $\times R2(\text{coop+})$ $p < 0,0001$	0,86	F(2,60) = 182,12 $p < 0,0001$
		67,04 $p < 0,0001$	+0,37 $\times R2(\text{ind})$ $p = 0,0012$	-0,33 $\times \Delta R(\text{comp})$ $p = 0,0037$	0,30	F(2,60) = 12,54 $p < 0,0001$
$RI(\text{Coop-})$	σ	-6,21 $p = 0,05$	+0,14 $\times R1(\text{coop-})$ $p = 0,05$	+0,83 $\times R2(\text{coop-})$ $p < 0,0001$	0,89	F(2,62) = 239,15 $p < 0,0001$
		—	—	—	—	—
	ϕ	-15,06 $p < 0,0001$	+0,35 $\times R1(\text{coop-})$ $p < 0,0001$	+0,67 $\times R2(\text{coop-})$ $p < 0,0001$	0,96	F(2,60) = 710,82 $p < 0,0001$
		-92,43 $p = 0,05$	+0,35 $\times R1(\text{comp})$ $p = 0,004$	-0,21 $\times \Delta R(\text{ind})$ $p = 0,05$	0,21	F(2,60) = 7,90 $p = 0,001$

Примечание: β_0 — свободный член уравнений линейной регрессии, β_1 и β_2 — бета коэффициенты первого и второго независимых факторов, R^2 — коэффициент детерминации, F (DFn, DFd) — критерий Фишера по результатам дисперсионного анализа остатков (ANOVA) со степенями свободы по числу факторов и размерам выборок испытуемых, p — значимость факторов и уравнений линейной регрессии.

Note: β_0 — free term of the linear regression, β_1 and β_2 — the beta coefficients of the first and second independent factors, R^2 — the coefficient of determination, F (DFn, DFd) — the Fisher criterion based on the results of ANOVA residues with degrees of freedom for the number of factors and the sizes of the subjects' samples, p — the significance of the factors and the linear regression equations.

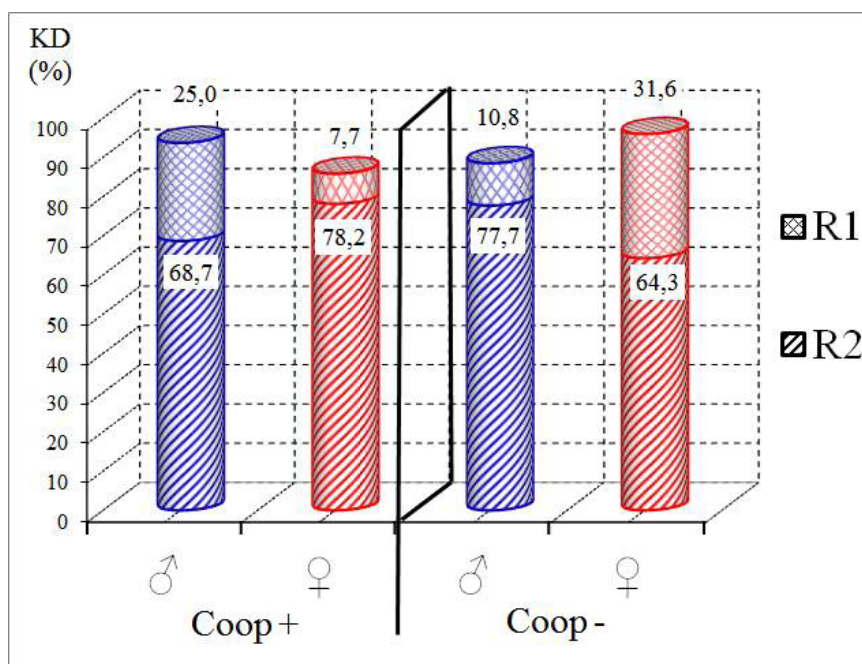


Рис. 3. Коэффициенты частной детерминации факторов персональной результативности лучших (R1) и худших (R2) участников диад для интегральных результатов кооперации мужских (♂) и женских (♀) пар с обратной связью от действий партнеров (Coop+) и без нее (Coop-)

Fig. 3. Partial determination coefficients for the performance factors of the best (R1) and the worst (R2) participants influencing the integral results of male (♂) and female (♀) pairs in cooperation with feedback from the partners' actions (Coop+) and without it (Coop-)

роль лучших в мужских парах по сравнению с предыдущим, более легким условием сотрудничества (с обратной связью).

Данные регрессионного анализа, в котором проверялась прогностическая значимость результативности партнеров и их внутридиадических разниц при индивидуальном и соревновательном СМТ в качестве независимых факторов интегральных результатов пар при кооперации, также приведены в таблице 2. Обнаружено, что $RI(\text{Coop}+)$ значимо зависела от индивидуальной результативности худших испытуемых ($R2(\text{ind})$) и внутридиадической разницы результативности участников при соревновании ($\Delta R(\text{comp})$) как в женских, так и в мужских диадах. При этом у женщин по сравнению с мужчинами свободный коэффициент уравнения линейной регрессии (β_0) выше на 8,06%, а также более значимы вклады обоих независимых факторов. Для $RI(\text{Coop}-)$ мужских пар не выявлено значимых функций линейной регрессии от факторов индивидуальной и соревновательной результативности. Для $RI(\text{Coop}-)$ женских пар наиболее значимые характеристики линейной регрессии обнаружены для двух независимых факторов: результативности лучших участниц при соревновании ($R1(\text{Comp})$) и внутридиадической разницы при индивидуальном СМТ ($\Delta R(\text{ind})$).

Обсуждение результатов

Полученные данные свидетельствуют, что интегральные результаты пар при совместной сенсомоторной деятельности ниже персональной результативности лучших участников диад. Это согласуется с результатами исследования, в котором также показано, что эффективность кооперативных действий двух испытуемых была лучше, чем результативность худших партнеров, но ниже результатов лучших участников (Mojtahedi et al. 2017). Кроме того, при изучении совместной когнитивной деятельности с запоминанием или мозговым штурмом было выявлено, что реальные результаты диад зачастую хуже ожидаемой номинальной результативности, вычисленной на основе индивидуальных оценок участников этих же пар (Strough et al. 2008). Такие данные свидетельствуют о том, что при командной деятельности потенциал партнеров может не раскрываться, и это часто противоречит ожиданиям людей, считающих, что в группах они будут работать лучше, чем в одиночку. Более низкая командная производительность по сравнению с потенциальной объясняется в основном трудностями межличностного взаимодействия, возникающими в совместной работе (Mojtahedi et al. 2017; Strough et al. 2008).

Нами показана более низкая персональная и интегральная результативность при сотрудничестве в мужских диадах по сравнению с женскими и относительно других условий СМТ. Эти данные подтверждают известные половые различия социальных навыков, эволюционно выработанных в человеческих сообществах. Женщины имеют более выраженные стратегии сотрудничества и взаимопомощи по сравнению с мужчинами, которые больше склонны к доминированию, установлению иерархических и конкурентных отношений (Paletta et al. 2023). Кроме социально-психологических различий, между мужчинами и женщинами имеются физиологические отличия показателей моторных функций, которые проявляются в различиях массы и объема мышц, силы мышечных сокращений, выносливости, преобладающих типах мышечных волокон, мотивациях и предпочтениях различных практик физических упражнений (Nuzzo 2023). Выявлены половые различия в центральных процессах регуляции движений, включая большую гибкость нейронных механизмов в первичной моторной коре головного мозга у женских особей при моторном обучении (Tekin et al. 2024). Эти психофизиологические особенности могут объяснять большую трудность межличностной сенсомоторной координации между мужчинами по сравнению с взаимодействиями в женских диадах.

При совместной деятельности в рабочих группах бывает задана или формируется лидерская позиция у одного из членов коллектива, от психологических характеристик которого (степень эмоционального интеллекта и развитость социальных навыков) зависит качество межличностных взаимоотношений и координации усилий партнеров (Coronado-Maldonado, Benítez-Márquez 2023). Между участниками команд, особенно мужского пола, могут возникать явные или скрытые конкурентные отношения за лидерство, которые могут негативно влиять на персональную и интегральную результативность выполнения кооперативных задач (Bendas 2017).

Обнаружено, что интегральные результаты совместной сенсомоторной деятельности в диадах более выражено детерминированы результативностью худших участников пар. Выявленные закономерности могут свидетельствовать о более значимой роли действий «слабого звена» в групповой деятельности. Таких участников можно назвать менее квалифицированными в реализации навыка моторного

контроля, а также менее адаптивными к условиям социального взаимодействия. Их также можно причислить к последователям, деятельность которых организует лидер команды. Несмотря на большое количество психосоциальных исследований взаимодействий по типу лидер-последователь, большинство из них сосредоточены на рассмотрении лидерских качеств. Как отмечает Л. Люн с соавторами, только в одной статье из шестидесяти на эту тему в области здравоохранения уделено внимание поведению последователей, хотя они могут в большей степени влиять на эффективность работы групп. Этими авторами показано, что с результативностью совместной деятельности положительно коррелировала продуктивность последователей с большей вовлеченностью и независимостью (Leung et al. 2018).

Нами показано, что с интегральными результатами кооперативной сенсомоторной деятельности в диадах противоположным образом взаимосвязаны внутридиадические различия персональной результативности участников. Наиболее значимое прогностическое значение имело различие результативности испытуемых при соревновании, когда оба участника были мотивированы на достижение своих лучших результатов. Полученные данные согласуются с результатами многих исследований, в которых выявлена важная роль степени сходства или различий психофизиологических характеристик партнеров в достижении высокой командной эффективности (Dziura et al. 2023; Wahn et al. 2019). Анализ показал, что пары из участников с близкими показателями чувствительности к воспринимаемым стимулам достигали результатов, превосходящих как их индивидуальную результативность, так и продуктивность диад партнеров с большой разницей афферентной восприимчивости (Bahrami et al. 2012). Более высокая командная эффективность в парах участников со сходными индивидуальными показателями наблюдалась в условиях свободного общения даже при отсутствии обратной связи о результатах принятых ими решений.

Исследование результативности выполнения парами участников задачи совместного поиска объектов показало, что величина превышения командной производительности над потенциальной, рассчитанной на основе индивидуальных показателей, зависит от силы социальной связи и сходства вербального общения между членами команды (Brennan, Enns 2015). В работе К. Баумгарта с соавторами (Baumgart et al.

2020) также обнаружена положительная корреляция между сходством индивидуальных результатов испытуемых и коллективной выгодой. В этом исследовании также показано, что компоненты вызванных потенциалов в центрально-теменных областях коры головного мозга отражают работу системы мониторинга ошибок и дифференциальную интеграцию противоречивой информации, которой обмениваются участники в процессе совместного принятия решений. Обнаружено, что степень выраженности эмпатии партнеров, оцениваемая с помощью индекса межличностной реактивности, и сходство фМРТ паттернов их нейронной активации могут предсказывать успешность коммуникации испытуемых в диадах (Dziura et al. 2023).

Данные нашей работы подтверждают высокое значение обратной связи для достижения интегральных результатов командной деятельности, продемонстрированное в других исследованиях (Bahrami et al. 2012; Vesper et al. 2013; Voinov et al. 2019). Без обратной связи о действиях партнеров или при внешних и внутренних помехах в ее передаче и восприятии успешность межличностной координации снижается и возрастает значимость развитости у взаимодействующих субъектов механизмов индивидуальной моторной памяти, которые могут способствовать воспроизведению необходимых для сотрудничества компонентов двигательных навыков (Gorin 2021). Выявлено, что различные типы обратной связи (индивидуального или командного уровней, по производительности или по процессу совместной деятельности) могут по-разному влиять на командную эффективность (Hagemann et al. 2024). Разрабатываются адаптивные автоматизированные системы, способные предоставлять обратную связь о показателях командной координации в режиме реального времени или близком к нему для достижения желаемых индивидуальных или командных результатов деятельности (Wiltshire et al. 2022). Однако развитие таких технологий мониторинга межличностных взаимодействий вызывает опасения возможного негативного влияния на эффективность командной деятельности из-за нарушения конфиденциальности регистрируемой информации и психологической «инвазивности» таких систем (Ontrup et al. 2025).

Заключение

Выявлены закономерности, отражающие вклад в интегральный результат кооперации

в диадах следующих факторов: 1) процессуальная результативность на этапе сотрудничества с преобладанием влияния результатов действий менее успешного участника; 2) персональная компетентность участников, проявленная в индивидуальных условиях; 3) соотношение производительности участников пар в разных условиях деятельности, при этом наиболее значимое влияние имели различия показателей персональной результативности при соревновании.

Результаты, впервые полученные в проведенном исследовании, в совокупности с данными научной литературы свидетельствуют о необходимости дальнейшего эмпирического изучения исходных особенностей и различий психофизиологических характеристик партнеров для повышения индивидуальной успешности человека в коллективе и его эффективного вклада в командную производительность.

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

Соответствие принципам этики

Исследование одобрено Межвузовским комитетом по этике при Ассоциации медицинских и фармацевтических вузов (Протокол № 3 от 17.02.2022 г.).

Ethics Approval

The study was approved by the Interuniversity Ethics Committee of the Association of Medical and Pharmaceutical Universities (Protocol No. 3 dated 02/17/2022).

Благодарности

Благодарим Е. С. Галушка за помощь в проведении обследований испытуемых.

Acknowledgements

We extend our gratitude to E. S. Galushka for assistance in conducting subject examinations.

References

- Bahrami, B., Olsen, K., Bang, D. et al. (2012) Together, Slowly but Surely: The Role of Social Interaction and Feedback on the Build-Up of Benefit in Collective Decision-Making. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, vol. 38, no. 1, pp. 3–8. <https://doi.org/10.1037/a0025708> (In English)
- Baumgart, K. G., Byvshev, P., Sliby, A.-N. et al. (2020) Neurophysiological correlates of collective perceptual decision-making. *European Journal of Neuroscience*, vol. 51, no. 7, pp. 1676–1696. <https://doi.org/10.1111/ejn.14545> (In English)
- Bendas, T. V. (2017) The gender aspect of leadership psychology in specific empirical studies. *Modern Science: Actual problems of theory and practice. Series of "Cognition"*, no. 12-2 (74-75), pp. 27–31. (In Russian)
- Brennan, A. A., Enns, J. T. (2015) When two heads are better than one: Interactive versus independent benefits of collaborative cognition. *Psychonomic Bulletin & Review*, vol. 22, no. 4, pp. 1076–1082. <https://doi.org/10.3758/s13423-014-0765-4> (In English)
- Chernyshev, A. S. (2016) Parametric theory of small groups and collectives: initial propositions and tendencies in development. *Psikhologicheskij zhurnal*, vol. 37, no. 6, pp. 15–25. (In Russian)
- Coronado-Maldonado, I., Benítez-Márquez, M. D. (2023) Emotional intelligence, leadership, and work teams: A hybrid literature review. *Heliyon*, vol. 9, no. 10, article e20356. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e20356> (In English)
- DeShon, R. P., Kozlowski, S. W. J., Schmidt, A. M. et al. (2004) A multiple-goal, multilevel model of feedback effects on the regulation of individual and team performance. *Journal of Applied Psychology*, vol. 89, no. 6, pp. 1035–1056. <https://doi.org/10.1037/0021-9010.89.6.1035> (In English)
- Dziura, S. L., Hosangadi, A., Shariq, D. et al. (2023) Partner similarity and social cognitive traits predict social interaction success among strangers. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, vol. 18, no. 1, article nsad045. <https://doi.org/10.1093/scan/nsad045> (In English)
- Eskov, K. N. (2022) Types of instrumental behavior and results of interdependent operating activities. *Journal Technologies of Living Systems*, vol. 19, no. 1, pp. 56–70. (In Russian)
- Flores-Szwagrzak, K., Treibich, R. (2020) Teamwork and individual productivity. *Management Science*, vol. 66, no. 6, pp. 2523–2544. <https://doi.org/10.1287/mnsc.2019.3305> (In English)
- Frederiksen, A., Hansen, D. B. S., Manchester, C. F. (2024) Group-based incentives and individual performance: A study of the effort response. *ILR Review*, vol. 77, no. 2, pp. 273–293. <https://doi.org/10.1177/00197939231220033> (In English)
- Gorin, K. Yu. (2021) Motor skill rebuilding. *Scientific notes of P. F. Lesgaft university*, no. 3 (193), pp. 79–82. <https://doi.org/10.34835/issn.2308-1961.2021.3.p79-82> (In Russian)
- Hagemann, V., Rieth, M., Klasmeier, K. N. (2024) The analysis of collective orientation and process feedback in relation to coordination and performance in interdependently working teams. *PLOS One*, vol. 19, no. 3, article e0297565. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0297565> (In English)
- Kozlowski, S. W. J. (2024) A multilevel, emergent journey to unpack team process dynamics. *Small Group Research*, vol. 56, no. 3, pp. 487–523. <https://doi.org/10.1177/10464964241281347> (In English)
- Küçüktaşak, E. B., Kim, S. J., Wen, Y. et al. (2021) Human-machine-human interaction in motor control and rehabilitation: A review. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, vol. 18, no. 1, article 183. <https://doi.org/10.1186/s12984-021-00974-5> (In English)
- Kurz, R., Bartram, D. (2002) Competency and individual performance: Modeling the world of work. In: I. T. Robertson, M. Callinan, D. Bartram (eds.). *Organizational Effectiveness: The Role of Psychology*. Chichester: Wiley Publ., pp. 227–255. <https://doi.org/10.1002/9780470696736.ch10> (In English)
- Leung, C., Lucas, A., Brindley, P. et al. (2018) Followership: A review of the literature in healthcare and beyond. *Journal of Critical Care*, vol. 46, pp. 99–104. <https://doi.org/10.1016/j.jcrc.2018.05.001> (In English)
- Mojtahedi, K., Fu, Q., Santello, M. (2017) On the role of physical interaction on performance of object manipulation by dyads. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 11, article 533. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00533> (In English)
- Nuzzo, J. L. (2023) Narrative review of sex differences in muscle strength, endurance, activation, size, fiber type, and strength training participation rates, preferences, motivations, injuries, and neuromuscular adaptations. *The Journal of Strength and Conditioning Research*, vol. 37, no. 2, pp. 494–536. <https://doi.org/10.1519/JSC.0000000000004329> (In English)
- Ontrup, G., Volkmann, P., Orlov, O., Kluge, A. (2025) Intelligent automated systems to support human teamwork: perceived invasiveness impacts team members' psychological reactions negatively. *Cognition, Technology & Work*, vol. 27, no. 3, pp. 591–609. <https://doi.org/10.1007/s10111-025-00813-w> (In English)
- Paletta, P., Bass, N., Aspesi, D., Choleris, E. (2023) Sex differences in Social Cognition. In: C. Gibson, L. A. M. Galea (eds.). *Sex Differences in Brain Function and Dysfunction*. Cham: Springer Publ., pp. 207–234. https://doi.org/10.1007/978-1-092-32512-2_12 (In English)
- Paskevich, D. M., Brawley, L. R., Dorsch, K. D., Widmeyer, W. N. (1999) Relationship between collective efficacy and team cohesion: Conceptual and measurement issues. *Group Dynamics: Theory, Research, and Practice*, vol. 3, no. 3, pp. 210–222. <https://doi.org/10.1037/1089-2699.3.3.210> (In English)

- Strough, J., McFall, J. P., Flinn, J. A., Schuller, K. L. (2008) Collaborative everyday problem solving among same-gender friends in early and later adulthood. *Psychology and Aging*, vol. 23, no. 3, pp. 517–530. <https://doi.org/10.1037/a0012830> (In English)
- Tekin, M., Shen, H., Smith, S. S. (2024) Sex differences in motor learning flexibility are accompanied by sex differences in mushroom spine pruning of the mouse primary motor cortex during adolescence. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 18, article 1420309. <https://doi.org/10.3389/fnins.2024.1420309> (In English)
- Vesper, C., van der Wel, R. P. R. D., Knoblich, G., Sebanz, N. (2013) Are you ready to jump? Predictive mechanisms in interpersonal coordination. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, vol. 39, no. 1, pp. 48–61. <https://doi.org/10.1037/a0028066> (In English)
- Voinov, P. V., Sebanz, N., Knoblich, G. (2019) Collective benefit in joint perceptual judgments: Partial roles of shared environments, meta-cognition, and feedback. *Cognition*, vol. 189, pp. 116–130. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2019.03.016> (In English)
- Wahn, B., Czeszumski, A., König, P. (2019) Performance similarities predict collective benefits in dyadic and triadic joint visual search. *PLOS One*, vol. 13, no. 1, article e0191179. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191179> (In English)
- Wiltshire, T. J., van Eijndhoven, K., Halgas, E., Gevers, J. M. P. (2022) Prospects for augmenting team interactions with real-time coordination-based measures in human-autonomy teams. *Topics in Cognitive Science*, vol. 16, no. 3, pp. 391–429. <https://doi.org/10.1111/tops.12606> (In English)
- Wood, S., Leoni, S., Ladley, D. (2023) Comparisons of the effects of individual and collective performance-related pay on performance: A review. *Human Resource Management Review*, vol. 33, no. 4, article 100982. <https://doi.org/10.1016/j.hrmr.2023.100982> (In English)
- Zhuravlev, A. L. (2002) Psychology of the collective subject. In: A. V. Brushlinsky, M. I. Volovikova (eds.). *Psychology of the individual and group subject*. Moscow: Per Se Publ., pp. 51–81. (In Russian)



Check for updates

Экспериментальные статьи

УДК 612.821 + 796

EDN TNRQRX

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-146-156>

Управление функциональным состоянием организма спортсменов по параметрам ЭЭГ

Н. Н. Сентябрев ^{✉1}, И. В. Федотова ¹, С. А. Парастаев ², И. Н. Митин ²

¹ Волгоградская академия физической культуры, 400005, Россия, Волгоград, пр. им. В. И. Ленина, д. 78

² Национальный центр спортивной медицины Федерального медико-биологического агентства, 121059, Россия, Москва, ул. Большая Дорогомиловская, д. 5

Сведения об авторах

Николай Николаевич Сентябрев, SPIN-код: 9275-6940, Scopus AuthorID: 25643545600, ResearcherID: AAG-6643-2019, ORCID: 0000-0001-5253-7078, e-mail: nnsvgsp@rambler.ru

Ирина Викторовна Федотова, SPIN-код: 2754-3475, Scopus AuthorID: 57195904778, ResearcherID: OJV-1372-2025, ORCID: 0000-0002-4713-7528, e-mail: calin.fedotova@mail.ru

Сергей Андреевич Парастаев, SPIN-код: 7612-0480, ORCID: 0000-0002-2281-9936, e-mail: ParastaevSA@sportfmba.ru

Игорь Николаевич Митин, SPIN-код: 5218-5663, ORCID: 0000-0002-2168-921X, e-mail: MitinIN@sportfmba.ru

Для цитирования: Сентябрев, Н. Н., Федотова, И. В., Парастаев, С. А., Митин, И. Н. (2026) Управление функциональным состоянием организма спортсменов по параметрам ЭЭГ. *Интегративная физиология*, т. 7, № 1, с. 146–156. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-146-156> EDN TNRQRX

Получена 16 ноября 2025; прошла рецензирование 28 января 2026; принята 3 февраля 2026.

Финансирование: Контракт №82Д/ЦСМ/24 с Федеральным государственным бюджетным учреждением «Федеральный научно-клинический центр спортивной медицины и реабилитации Федерального медико-биологического агентства» на выполнение составной части прикладной научно-исследовательской работы «Разработка методических рекомендаций по применению индивидуально-ориентированной методики интерактивной стимуляции нейронных сетей посредством технологии нейробиоуправления для повышения стрессоустойчивости спортсменов летних командных видов спорта» (шифр: «Модуль-Нейро-23»/2) на базе ФГБОУ ВО «Волгоградская государственная академия физической культуры».

Права: © Н. Н. Сентябрев, И. В. Федотова, С. А. Парастаев, И. Н. Митин (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. Группа спортсменов, занимающихся игровыми видами спорта, обучалась биокоррекции функционального состояния организма (медитации и концентрации) с помощью технологий нейробиоуправления параметрами ЭЭГ по предложенному протоколу. Для этой цели была использована «Система для регистрации биологических сигналов «NeuogaPlay-6C». Всего было проведено восемь сеансов биокоррекции. Первые три дня участники обучались только медитации с возможностью выбора уровня сложности. С четвертого дня чередовались обучения медитации и концентрации. До начала обучения и после его завершения у участников регистрировали показатели variability сердечного ритма. С помощью Фрайбургского личностного опросника (FPI) и опросника личностного профиля по Айзенку оценивали ряд психологических личностных особенностей. Изменения функционального состояния организма позволили судить об эффективности использованного протокола биокоррекции. На основе показателей variability сердечного ритма происходила оптимизация регуляции сердечно-сосудистой системы и снижение уровня стресса. Степень произошедших изменений была связана с исходным состоянием и имела выраженные индивидуальные особенности. Изменения психоэмоционального статуса по опросникам FPI и Айзенка дали основание считать, что в результате обучения биокоррекции функционального состояния организма с помощью технологий нейробиоуправления улучшились личностные характеристики, значимые для достижения спортивного результата — тревожность, стрессуемость, проявления неконтролируемой агрессивности, а также способности участников к медитации и концентрации.

Ключевые слова: нейробиоуправление, медитация, концентрация, функциональное состояние, характеристики психоэмоционального состояния, variability сердечного ритма, спортсмены

Management of the functional state of athletes' body based on EEG parameters

N. N. Sentyabrev^{✉1}, I. V. Fedotova¹, S. A. Parastaev², I. N. Mitin²

¹ Volgograd Academy of Physical Education, 78 V. I. Lenin Ave., Volgograd 400005, Russia

² National Center for Sports Medicine of the Federal Medical and Biological Agency, 5 Bolshaya Dorogomilovskaya Str., Moscow 121059, Russia

Authors

Nikolay N. Sentyabrev, SPIN: 9275-6940, Scopus AuthorID: 25643545600, ResearcherID: AAG-6643-2019, ORCID: 0000-0001-5253-7078, e-mail: nnsvgsp@rambler.ru

Irina V. Fedotova, SPIN: 2754-3475, Scopus AuthorID: 57195904778, ResearcherID: OJV-1372-2025, ORCID: 0000-0002-4713-7528, e-mail: calin.fedotova@mail.ru

Sergey A. Parastaev, SPIN: 7612-0480, ORCID: 0000-0002-2281-9936, e-mail: ParastaevSA@sportfmba.ru

Igor N. Mitin, SPIN: 5218-5663, ORCID: 0000-0002-2168-921X, e-mail: MitinIN@sportfmba.ru

For citation: Sentyabrev, N. N., Fedotova, I. V., Parastaev, S. A., Mitin, I. N. (2026) Management of the functional state of athletes' body based on EEG parameters. *Integrative Physiology*, vol. 7, no. 1, pp. 146–156. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-146-156> EDN TNRQRX

Received 16 November 2025; reviewed 28 January 2026; accepted 3 February 2026.

Funding: Contract No. 82D/CSM/24 with the Federal State Budgetary Institution 'Federal Scientific and Clinical Center for Sports Medicine and Rehabilitation of the Federal Medical and Biological Agency' for the implementation of a component of the applied research project 'Development of Methodological Recommendations for the Application of an Individually Targeted Method of Interactive Stimulation of Neural Networks Using Neurofeedback Technology to Enhance Stress Resilience in Summer Team Sports Athletes' (code: 'Modul-Neuro-23'/2) at the Volgograd State Academy of Physical Education.

Copyright: © N. N. Sentyabrev, I. V. Fedotova, S. A. Parastaev, I. N. Mitin (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. A group of team-sport athletes underwent functional biofeedback training based on EEG parameters (in meditation and concentration) according to a proposed protocol, using the NeuroPlay-6C Biological Signal Recording System. A total of eight biofeedback sessions were conducted. For the first three days, participants practiced meditation exclusively, with the option to select the difficulty level. From the fourth day onward, the training alternated between meditation and concentration exercises. Heart rate variability (HRV) was measured before and after each session. The Freiburg Personality Inventory (FPI) and the Eysenck Personality Questionnaire were used to assess a range of psychological traits. Changes in the participants' functional state were used to evaluate the effectiveness of the biofeedback protocol. The HRV data exhibited optimized cardiovascular regulation and reduced stress levels. The extent of these changes was related to the initial state and showed marked individual variation. Changes in psycho-emotional status, as measured by the FPI and Eysenck questionnaires, indicated that the biofeedback training led to improvements in personality traits relevant to athletic performance — specifically, reduced anxiety, stress, and manifestations of uncontrolled aggression. The participants' abilities in meditation and concentration also improved.

Keywords: neurobiocontrol, meditation, concentration, functional state, characteristics of psychoemotional state, heart rate variability, athletes

Введение

Организация спортивной тренировки во многом определяется эффективностью управления функциональными состояниями (УФС) организма спортсмена (ФСО). Одно из направлений УФС заключается в повышении способностей к концентрации и устойчивости к стрессам, что необходимо для реализации возможностей спортсмена (Морозов 2024). Для решения такой проблемы используют ряд методов, дополняющих тренировочное воздействие на состояния спортсмена (Королёв и др. 2017; Сентябрев

и др. 2025; Proietti et al. 2024). К ним, в частности, относится модификация ФСО с помощью нейробиоуправления (НБ) (Mirifar et al. 2017; Rydzik et al. 2023).

В литературе отмечаются ряд проблем, связанных с протоколами и оценкой эффективности НБ. Так, около 20% людей не могут обучиться управлять электроэнцефалограммой (ЭЭГ) (Blankertz et al. 2010). Существует мнение о недостаточной обоснованности протокола НБ (Митин и др. 2018; Cheng et al. 2024), имеются разногласия оценки его эффективности в спорте (Моисеенко 2020; Domingos et al. 2021).

До настоящего времени для НБ используется зачастую или альфа-, или бета-ритм ЭЭГ. Сведения об их совместном использовании в спортивной практике в доступной литературе отрывочны и не создают целостного представления о возможных перспективах.

Вышеизложенное определяет цель исследования: оценка эффективности разработанного протокола нейробиоуправления (НБ), основанного на чередовании тренировки альфа- (медитация) и бета-ритмов (концентрация) ЭЭГ, для коррекции ФСО спортсменов.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Разработать и апробировать протокол нейробиоуправления с использованием системы «NeuoraPlay-6C», включающий последовательное обучение навыкам медитации и концентрации.
2. Оценить динамику вегетативной регуляции по параметрам вариабельности сердечного ритма (ВСР) в ходе применения протокола.
3. Определить влияние курса НБ на психоэмоциональный статус и личностные характеристики спортсменов, значимые для спортивной деятельности.
4. Проанализировать индивидуальную вариабельность ответа на тренировку в зависимости от исходного функционального состояния.

Материалы и методы

В исследовании участвовали 10 спортсменов (возраст 18–20 лет), представляющие игровые виды спорта (волейбол, гандбол, баскетбол). Спортивная квалификация участников распределялась следующим образом: два мастера спорта, четыре кандидата в мастера спорта, четыре человека имели первый спортивный разряд. Все участники были здоровы, жалобы отсутствовали, и на основании регулярного медицинского обследования им было разрешено участие в тренировках и соревнованиях.

Функциональное состояние оценивали по показателям регуляции сердечно-сосудистой системы (ССС), по параметрам ВСР с помощью аппаратно-программного комплекса «Варикард 2.52». Анализировали стандартные временные и спектральные показатели: мода (Mo), амплитуда моды (AMo), вариационный размах (ΔX , $MxDMn$), стресс-индекс (SI), индекс централизации (IC), общая мощность спектра (TP), а также мощность очень низких (VLF), низких (LF) и высоких (HF) частот. Тип вегетативной регуляции определяли согласно классификации

Н. И. Шлык (Шлык 2022; Шлык, Зуфарова 2013). Психологическое тестирование проводили с помощью Фрайбургского личностного опросника (FPI) и опросника Айзенка для оценки тревожности, нейротизма, агрессивности и других характеристик, релевантных спортивной деятельности.

Протокол нейробиоуправления. Обучение проводили по оригинальному протоколу, разработанному авторами (табл. 1), с использованием системы «NeuoraPlay-6C». Курс состоял из восьми сеансов. В первые три дня участники обучались навыку медитации (усиление альфа-ритма ЭЭГ) с возможностью выбора уровня сложности. С четвертого дня протокол включал чередование блоков медитации и концентрации (усиление бета-ритма). Под «удержанием медитации/концентрации» понималось время, в течение которого испытуемый мог стабильно поддерживать уровень соответствующего ритма ЭЭГ выше заданного порога, что автоматически фиксировалось системой. Показатели эффективности тренировки — время самого длительного удержания (СДУ) и время эффективной тренировки (ВЭТ, общее время нахождения в целевом состоянии за сеанс) — регистрировали для последующего анализа. Перед началом курса и после его завершения фиксировали фоновые показатели ВСР и проводили психологическое тестирование.

О состоянии медитации и концентрации в процессе БОС-тренировок (БОС — биологическая обратная связь) судили по индексам, которые генерировались системой «NeuoraPlay-6C» автоматически по пределам альфа- и бета-ритмов. Состояние «медитации» (расслабленности) и «концентрации» предварительно воспроизводились участниками; достижение этих состояний оценивалось системой и регистрировалось для последующей оценки в процессе сеансов НБ.

Математико-статистическая обработка результатов включала описательную статистику и расчет статистической значимости изменений показателей по парному критерию Уилкоксона (Тэмпирическое — $T_{\text{эмп}}$ и Ткритическое — $T_{\text{крит}}$). Математико-статистическая обработка включала описательную статистику. Для оценки достоверности различий связанных выборок использовали парный критерий Уилкоксона (W). Уровень статистической значимости принимали равным $p < 0,05$. Далее в тексте и таблицах эмпирическое значение критерия обозначено как $W_{\text{эмп}}$, критическое — как $W_{\text{крит}}$.

Табл. 1. Схема проведения сеансов нейробиоуправления

Дни	Содержание
1–3	Фоновая запись ЭЭГ с закрытыми глазами — 3 мин, с открытыми глазами — 1 мин
	Медитация с закрытыми глазами с регистрацией альфа-ритма — 20 мин
	Фон с закрытыми глазами — 2 мин, с открытыми глазами — 1 мин
4–5	Фон запись ЭЭГ с закрытыми глазами — 3 мин, с открытыми глазами — 1 мин
	Медитация с закрытыми глазами с регистрацией альфа-ритма — 10 мин
	Концентрация с открытыми глазами — 2 мин, регистрация бета-ритма
	Медитация — 2 мин, концентрация — 2 мин, медитация — 5 мин
	Фон с закрытыми глазами — 2 мин, с открытыми глазами — 1 мин
6–8	Фон с закрытыми глазами — 3 мин, с открытыми глазами — 1 мин
	Медитация — 5 мин, концентрация — 2 мин
	Медитация — 3 мин, концентрация — 2 мин, медитация — 3 мин, концентрация — 2 мин, медитация — 5 мин
	Фон с закрытыми глазами — 2 мин, с открытыми глазами — 1 мин

Table 1. Scheme of biofeedback sessions

Days	Contents
1–3	Background EEG recording with eyes closed — 3 min, with eyes open — 1 min
	Meditation with eyes closed and alpha rhythm recording — 20 min
	Background with eyes closed — 2 min, with eyes open — 1 min
4–5	Background EEG recording with eyes closed — 3 min, with eyes open — 1 min
	Meditation with eyes closed and alpha rhythm recording — 10 min
	Concentration with eyes open — 2 min, beta rhythm recording
	Meditation — 2 min, concentration — 2 min, meditation — 5 min
	Background with eyes closed — 2 min, with eyes open — 1 min
6–8	Background with eyes closed — 3 min, with eyes open — 1 min
	Meditation — 5 min, concentration — 2 min
	Meditation — 3 min, concentration — 2 min, meditation — 3 min, concentration — 2 min, meditation — 5 min
	Background with eyes closed — 2 min, with eyes open — 1 min

Результаты

БОС обучение медитации и концентрации

Первые три дня во время 20-минутных сеансов НБ участники обучались медитации с возможностью выбора уровня сложности. В процессе БОС-игры «Медитация» с закрытыми глазами реализовывали четвертый уровень сложности, если возникали трудности медитации, уровень можно было снизить до третьего. При легкости реализации возможно повышение сложности до пятого уровня.

В первые три дня обучения время самого длительного удержания (СДУ) медитации в группе росло (табл. 2). К четвертому дню среднее СДУ увеличилось (статистически незначимо, $T_{\text{эмп}} = 12$, $T_{\text{крит}} = 10$ при $p = 0,05$), индивидуальные значения показателя выросли у восьми из десяти

участников. Закономерных изменений времени эффективной тренировки (ВЭТ) не выявлено ($T_{\text{эмп}} = 24$, $T_{\text{крит}} = 10$ при $p = 0,05$).

Дальнейшее обучение (с четвертого по восьмой день) привело к росту эффективности навыка медитации. Сравнение процента СДУ от ВЭТ показало, что итогом всего курса (семи-дневного обучения) был статистически значимый рост эффективности от $54 \pm 1,3\%$ до $60 \pm 2,1\%$ ($T_{\text{эмп}} = 2,5$, $T_{\text{крит}} = 5$ при $p = 0,01$). Положительное изменение произошло у 9 из 10 участников.

Сравнение процентного отношения СДУ к ВЭТ по итогам всего курса (семь дней) выявило статистически значимый рост эффективности овладения навыком медитации: с $54 \pm 1,3\%$ до $60 \pm 2,1\%$ ($W_{\text{эмп}} = 2,5$, $W_{\text{крит}} = 5$ при $p = 0,01$). Положительное изменение произошло у 9 из 10 участников.

Табл. 2. Изменения времени самого длительного удержания медитации с первого по четвертый день тренировок

Table 2. Changes in the time of the longest meditation retention from day 1 to 4 of training

Дни (days)	1	2	3	4
Время, с (time sec)	20.09 ± 5.38	23.66 ± 6.16	25.72 ± 5.88	30.46 ± 7.02

Начиная с четвертого дня участники в процессе НБ не только закрепляли навык медитации, но и осваивали способность к концентрации. Во время одного сеанса обучения от попытки к попытке время СДУ концентрации снижалось. В первых попытках четвертого и восьмого дня (начало и завершение обучения концентрации) данный показатель не различался ($19,6 \pm 2,42$ и $19,72 \pm 2,70$ сек).

Изменения регуляции ССС в динамике курса нейробиоуправления

До начала исследования регулярное медицинское обследование не выявило у спортсменов патологий ССС. По данным показателей ВСР (табл. 3) у большинства обследованных преобладали оптимальные типы регуляции: умеренное доминирование центрального (первый тип, у двоих участников) или автономного контура регуляции ССС (третий тип, у пятерых участников). У двоих спортсменов имелся тип, характеризующийся включением дополнительных звеньев регуляции (но показатель M_xDM_n был близок к приемлемым значениям). У единственного участника с предпатологическим типом регуляции выявлено очень высокое значение M_xDM_n и чрезмерно низкий уровень SI, что указывало на чрезмерную активность парасимпатической регуляции. Исходное значение показателя адекватности процессов регуляции (ПАПР) показывает относительно невысокие адаптивные возможности ССС участников. По уровню вегетативного показателя ритма (ВПР) также нельзя считать оптимальным функционирование синусового узла (табл. 3). После ортостатической пробы выросли показатели LF, VLF и SI, что свидетельствовало о недостаточной адекватной реакции ССС.

После завершения обучения медитации произошли выраженные изменения показателей ВСР. Рост моды M_o и M_xDM_n , статистически значимое повышение значения общей мощности спектра ТР, отразили тенденцию уменьшения централизации регуляции сердечного ритма и развитие процессов релаксации. Значимое снижение SI свидетельствовало о снижении

напряженности регуляторных механизмов. Уменьшение значений ВПР и ПАПР (статистически значимо) указывало на улучшение состояния синусового узла и на рост функциональных резервов адаптации. Совокупность изменений показателей ВСР, в том числе величины индекса вегетативного равновесия (ИВР) и IC, отражала рост парасимпатических влияний. Тип регуляции был мало подвержен влиянию сеансов медитации. Отмечено два исключения. Так, изменился предпатологический пятый тип регуляции на более благоприятный четвертый. В одном случае произошло изменение четвертого типа на пятый. Этот участник по данным величины «моды» слабо реагировал на обучение медитации и концентрации; его реакция показателя SI свидетельствовала об увеличении напряженности механизмов регуляции и росте симпатико-тонических влияний.

После завершения нейробиоуправления ФСО реакция на ортостаз отличалась от результатов фоновых обследований. В фоне M_xDM_n уменьшилось на 32,8%, после медитации — на 15,1%. Общая мощность ТР в фоне снизилась на 16,5%, после медитации — на 41,0%, высокочастотный компонент HF в фоне снизился на 60,5%, а после медитации — на 78,8%. В целом характер реакции на ортостаз после нейробиоуправления в наибольшей степени указывал на повышение автономных влияний.

Сопоставление значений показателей ВСР в фоновых исследованиях и после обучения концентрации показало рост мобилизационных возможностей организма участников. Повысился уровень централизации регуляторных процессов ССС по данным амплитуды моды, IC и ПАПР (статистически значимо). Влияние концентрации на большую часть других показателей ВСР (LF/HF, ВПР) было достаточно близким к статистически значимым различиям. Изменения при обучении концентрации были противоположными произошедшим при медитации. Динамика показателей ВСР (SI, LF, HF, VLF) отражала рост централизации регуляторных процессов, увеличение активности симпатического отдела ВНС по сравнению с парасимпатическими влияниями.

Табл. 3. Усредненные групповые показатели ВСР в различные моменты исследования

Критические значения Т при n = 9 для P < 0,01 = 3; P < 0,05 P = 8														
М	Ам	МхDМn	Si	ПАРП	IC	SDNN	LF\HF	TP	LF	HF	VLF	VLFmx	ВПР	ПАПР
ФОН														
945,68 ± 49,16	34,68 ± 5,83	390,26 ± 55,33	80,0 ± 34,89	3,9 ± 1,22	1,36 ± 0,42	75,58 ± 23,62	0,99 ± 0,31	4917,32 ± 1536,66	1737,6 ± 507,70	1770,08 ± 661,75	656,02 ± 157,30	91,57 ± 23,23	3,54 ± 0,79	0,13 ± 0,04 8,70
РАЗЛИЧИЯ: Фон — Медитация														
1**	15	15	10	11	5*	19	11	16	15	11	21	18	10	13 9
РАЗЛИЧИЯ: Фон — Концентрация														
17	7	16	12	11	6*	9	23	13	14	17	11	18	22	9 5*
МЕДИТАЦИЯ														
996,82 ± 56,64	31,13 ± 4,72	398,01 ± 44,14	63,56 ± 26,25	4,11 ± 0,61	1,43 ± 0,32	79,16 ± 8,83	1,05 ± 0,24	5857,04 ± 1091,72	1928,58 ± 474,02	2507,69 ± 528,53	705,80 ± 182,77	76,83 ± 21,71	3,18 ± 0,67	0,11 ± 0,04 7,74
РАЗЛИЧИЯ: Медитация — Концентрация														
17	4*	12	3*	16	11	8*	21	8*	2**	2**	21	23	11	13 5*
КОНЦЕНТРАЦИЯ														
916,10 ± 56,88	39,50 ± 4,69	327,28 ± 31,91	94,88 ± 30,45	4,25 ± 0,40	2,26 ± 0,53	60,13 ± 5,46	1,56 ± 0,37	3363,88 ± 587,24	945,74 ± 192,89	1201,60 ± 314,76	498,83 ± 137,90	78,49 ± 25,54	4,03 ± 0,75	0,15 ± 0,04 9,33

Примечание: М — Мода, мс; Ам — амплитуда моды, %; МхDМn — вариационный размах, мс; Si — стресс индекс (индекс напряжения по Баевскому); ПАРП — показатель активности регуляторных процессов; IC — индекс централизации; SDNN — стандартное отклонение величин нормальных (NN) интервалов; LF\HF — соотношение мощности низкочастотной и высокочастотной спектров; TP — суммарная мощность спектра; LF — мощность низкочастотной составляющей спектра; HF — высокочастотная составляющая спектра; VLF — мощность «очень» низкочастотной составляющей спектра, мс²; VLFmx — максимум мощности спектра сверхнизкочастотного компонента вариабельности, мс²/Гц; ВПР — вегетативный показатель ритма; ИВР — индекс вегетативного равновесия; ПАПР — показатель адекватности процессов регуляции.

* — статистически значимые различия между показателями по парному критерию Вилкоксона, p < 0,05.

** — статистически значимые различия между показателями, p < 0,001.

Table 3. Average group indicators of HRV at different points in the study

Critical values T at n = 9 for P < 0.01 = 3; P < 0.05 P = 8															
M	Am	MxDmN	SI	RPAI	IC	SDNN	LF\HF	TP	LF	HF	VLF	VLFmx	ARI	ABI	IARP
BACKGROUND															
945.68 ± 49.16	34.68 ± 5.83	390.26 ± 55.33	80.0 ± 34.89	3.9 ± 1.22	1.36 ± 0.42	75.58 ± 23.62	0.99 ± 0.31	4917.32 ± 1536.66	1737.6 ± 507.70	1770.08 ± 661.75	656.02 ± 157.30	91.57 ± 23.23	3.54 ± 0.79	0.13 ± 0.04	39.90 ± 8.70
DIFFERENCES: Background — Meditation															
1**	15	15	10	11	5*	19	11	16	15	11	21	18	10	13	9
DIFFERENCES: Background — Concentration															
17	7	16	12	11	6*	9	23	13	14	17	11	18	22	9	5*
MEDITATION															
996.82 ± 56.64	31.13 ± 4.72	398.01 ± 44.14	63.56 ± 26.25	4.11 ± 0.61	1.43 ± 0.32	79.16 ± 8.83	1.05 ± 0.24	5857.04 ± 1091.72	1928.58 ± 474.02	2507.69 ± 528.53	705.80 ± 182.77	76.83 ± 21.71	3.18 ± 0.67	0.11 ± 0.04	34.62 ± 7.74
DIFFERENCES: Meditation — Concentration															
17	4*	12	3*	16	11	8*	21	8*	2**	2**	21	23	11	13	5*
CONCENTRATION															
916.10 ± 56.88	39.50 ± 4.69	327.28 ± 31.91	94.88 ± 30.45	4.25 ± 0.40	2.26 ± 0.53	60.13 ± 5.46	1.56 ± 0.37	3363.88 ± 587.24	945.74 ± 192.89	1201.60 ± 314.76	498.83 ± 137.90	78.49 ± 25.54	4.03 ± 0.75	0.15 ± 0.04	47.57 ± 9.33

Note: M — Mode, ms; Am — mode amplitude, %; MxDmN — variation range, ms; SI — stress index (Baeovsky stress index); RPAI — regulatory process activity indicator; IC — centralization index; SDNN — standard deviation of normal (NN) intervals; LF\HF — low-frequency to high-frequency spectrum power ratio; TP — total spectrum power; LF — low-frequency spectrum component power; HF — high-frequency spectrum component; VLF — very low-frequency spectrum component power, ms²; VLFmx — maximum spectrum power of ultra-low-frequency variability component, ms²/Hz; ARI — autonomic rhythm indicator; ABI — autonomic balance index; IARP — indicator of the adequacy of regulatory processes.

* — statistically significant differences between indicators according to the paired Wilcoxon test, p < 0.05.

** — statistically significant differences between indicators, at p < 0.001.

Реакция на ортостаз несколько отличалась от таковой после медитации. После обучения концентрации величина $M_x DM_n$ показала улучшение реакции регуляторных систем. Об этом также свидетельствовали изменения $SI M_x DM_n$, TP, HF, VLF и LF.

Таким образом, результаты обучения медитации и концентрации имели принципиальные различия. Тренды изменений показателей ВСР были противоположными. У большинства участников обучение медитации привело к снижению роли центрального контура регуляции. При обучении концентрации ведущей индивидуаль-

ной и среднегрупповой тенденцией в обследованной группе было повышение роли центральных механизмов регуляции.

***Индивидуально-личностные
психофизиологические особенности
спортсменов в процессе использования
нейробиоуправления***

Фоновое обследование по опроснику FPI показало, что в 42% случаев у обследованных лиц был высокий уровень, а в 14% — средний уровень невротичности (табл. 4). Исследование с использованием опросника Айзенка выявило

Табл. 4. Индивидуально-типологические особенности спортсменов по опросникам FPI и Айзенка

Показатель	Индивидуально-типологические особенности по FPI опроснику, в баллах	
	До БОС обучения	После БОС обучения
Невротичность	2,0 [1,0; 7,2]	1,0 [0,25; 3,0]*
Депрессивность	1,5 [0,7; 3,2]	0,25 [0; 2,0]*
Уравновешенность	8,5 [5,0; 11,0]	10,0 [6,0; 11,0]*
Реактивная агрессивность	3,0 [1,7; 5,0]	1,0 [0,2; 4,0]*
Эмоциональная лабильность	4,5 [1,0; 7,2]	1,0 [0; 6,0]*
Маскулинность	11,0 [9,7; 13,0]	14,0 [12,0; 17,0]*
Активность	22,0 [16,7; 23,5]	26,0 [8,0; 26,0]*
Тревожность	7,5 [2,7; 14,0]	4,0 [1,0; 6,2]*
Экстраверсия	46,0 [35,2; 50,2]	50,0 [34,2; 52,0]*
Нейротизм	13,5 [4,2; 26,2]	14,0 [2,0; 27,0]
Психотизм	23,5 [18,2; 31,0]	22,0 [16,0; 30,2]*
Атипичность ответов	1,0 [0; 2,0]	0,0 [0; 1,0]*

Примечание: Me [Q25; Q75] * — статистически значимые различия показателей шкал до и после использования методики нейробиоуправления, $p < 0,05$.

Table 4. Individual-typological characteristics of athletes according to the FPI and Eysenck questionnaires

Indicator	Individual and typological characteristics of athletes according to the FPI questionnaire, in points	
	Before biofeedback training	After biofeedback training
Neuroticism	2.0 [1.0; 7.2]	1.0 [0.25; 3.0]*
Depressiveness	1.5 [0.7; 3.2]	0.25 [0; 2.0]*
Equilibrium	8.5 [5.0; 11.0]	10.0 [6.0; 11.0]*
Reactive aggression	3.0 [1.7; 5.0]	1.0 [0.2; 4.0]*
Emotional lability	4.5 [1.0; 7.2]	1.0 [0; 6.0]*
Masculinity	11.0 [9.7; 13.0]	14.0 [12.0; 17.0]*
Activity	22.0 [16.7; 23.5]	26.0 [8.0; 26.0]*
Anxiety	7.5 [2.7; 14.0]	4.0 [1.0; 6.2]*
Extroversion	46.0 [35.2; 50.2]	50.0 [34.2; 52.0]*
Neuroticism	13.5 [4.2; 26.2]	14.0 [2.0; 27.0]
Psychoticism	23.5 [18.2; 31.0]	22.0 [16.0; 30.2]*
Response atypicality	1.0 [0; 2.0]	0.0 [0; 1.0]*

Note: Me [Q25; Q75] statistically significant differences in scale scores before and after using the neurofeedback technique, $p < 0.05$.

высокую степень экстраверсии и средний уровень тревожности у участников. Возможной причиной мог быть тренировочный процесс, в ходе которого возрастает напряженность. В то же время у атлетов зарегистрированы достаточно высокие исходные оценки по шкале уравновешенности (умеренности), что свидетельствует о хорошей защищенности от воздействия стресс-факторов.

После завершения сеансов нейробиоуправления произошел ряд статистически значимых изменений. Значения параметра уравновешенности стали еще выше (10,0 [6,0;11,0] / 8,5 [5,0; 11,0] соответственно). Отмечена высокая степень изменения экстраверсии (фон 46,0 [35,2; 50,2] после 50,0 [34,2; 52,0]).

После использования нейробиоуправления отмечается статистически значимое снижение показателей, характеризующих тревожность, стрессуемость, проявления неконтролируемой агрессивности. Можно констатировать улучшение эмоционального фона и эмоциональной устойчивости спортсменов после сеансов биоуправления. Индивидуальный анализ показал, что наибольшие изменения после нейробиоуправления происходили у лиц с высокими показателями нейротизма и тревожности.

Несмотря на то что прямые психоэмоциональные показатели способности к концентрации отсутствовали, косвенным свидетельством их положительных изменений был рост мобилизационных возможностей организма участников. В определенной степени на это также указывало улучшение показателей невротичности, уравновешенности и особенно реактивной агрессивности и эмоциональной лабильности, т. е. повышение способностей самоконтроля. Таким образом, по данным психологического тестирования после курса НБ выявлено статистически значимое ($p < 0,05$) улучшение ряда личностных характеристик. Снизилась показатели невротичности, депрессивности, реактивной агрессивности и эмоциональной лабильности по FPI. По опроснику Айзенка статистически значимо уменьшился уровень тревожности. Одновременно повысились показатели уравновешенности (FPI) и экстраверсии (Айзенк), что может свидетельствовать об улучшении эмоционального фона и стрессоустойчивости. Наибольшие позитивные сдвиги отмечались у лиц с исходно высокими уровнями нейротизма и тревожности.

Заключение

Проведенное исследование позволило решить основную задачу — обучения спортсменов биокоррекции функционального состояния организма.

Полученные результаты показывают возможность использования тренировки с «NeuoraPlay-6С» для достижения состояний «концентрации» и «медитации», позволяющих изменять ФСО спортсменов. Показана эффективность НБ по параметрам альфа- и бета-ритмов ЭЭГ. Выявлен потенциал расширения вариантов использования системы в режиме NeuoraPlay как средства обучения спортсменов управлению их ФСО.

Полученные результаты подтверждают существующее мнение о возможности и необходимости обоснования использования бета-ритма ЭЭГ для НБ в спортивной практике (Лунина и др. 2024).

Предварительная оценка показателей ФСО спортсменов позволила достаточно четко определить не только возможную эффективность коррекции, но и ее необходимость при возможных отклонениях важных функциональных показателей от нормы. Это в первую очередь относится к показателям ВСР. Подтверждением такой возможности является то, что использование предложенного протокола в динамике курса нейробиоуправления улучшило показатели ВСР, характеризующие состояние регуляторного аппарата. При этом выявлена тенденция снижения уровня напряженности регуляторных механизмов.

В ходе исследования установлено, что по ВСР возможно более объективно оценить не только положительное влияние в динамике курса нейробиоуправления на психоэмоциональное состояние, но и на антистрессорную устойчивость.

НБ в первую очередь повышает эффективность медитации. Обучение медитации и концентрации характеризуется противоположными направлениями изменения физиологических и психофизиологических показателей. Результаты изменения ВСР и психологических тестов свидетельствуют о возможности сопряженного обучения способностей к расслаблению и напряжению. Это принципиально важно для эффективной реализации спортивной деятельности, тем более что такие возможности в доступных литературных источниках в полной мере не описаны.

Список сокращений

БОС — биологическая обратная связь, ВПР — вегетативный показатель ритма, ВСР — вариабельность сердечного ритма, ВЭТ — время эффективной тренировки, ИВР — индекс вегетативного равновесия, НБ — нейробиоуправление, ПАПР — показатель адекватности процессов регуляции, ПАРП — показатель активности регуляторных процессов, СДУ — время самого

длительного удержания медитации, ССС — сердечно-сосудистая система, ЭЭГ — электроэнцефалограмма, УФС — управление функциональными состояниями, ФСО — функциональное состояние организма, AM_0 — амплитуда моды, HF — мощность волн высоких частот, IC — индекс централизации, LF — мощность волн низких частот, M_0 — мода, M_xDM_n — вариационный размах кардиоритма, SI — стресс-индекс, TP — общая мощность спектра, VLF — мощность волн очень низких частот, ΔX — вариационный размах.

Abbreviations

ABI — autonomic balance index, AM_0 — mode amplitude, ARI — autonomic rhythm indicator, BFB — biological feedback, CVS — cardiovascular system, EEG — Electroencephalogram, ETT — effective training time, FSB — functional state of the body, FSM — functional state management, HF — high-frequency wave power, HRV — heart rate variability, IARP — indicator of the adequacy of regulatory processes, IC — centralization index, LF — low-frequency wave power, LMT — longest meditation retention time, M_0 — mode, M_xDM_n — heart rate variation range, NB — neurofeedback, RPAI — regulatory process activity indicator, SI — stress index, TP — total spectrum power, VLF — very low frequency wave power, ΔX — variation range.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare no potential or apparent conflict of interest.

Соответствие принципам этики

Авторы сообщают, что при проведении исследования соблюдены этические принципы, предусмотренные для исследований с участием людей. Одобрено локальным этическим комитетом ФГБУ ФНКЦСМ ФМБА России, протокол №3 от 13.11.2023.

Ethics Approval

The authors declare that the study complied with the ethical principles for research involving human subjects. Approved by the local ethics committee of the Federal Scientific and Clinical Center for Standardization and Metrology of the Federal Medical and Biological Agency of Russia, protocol No. 3 dated November 13, 2023

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Author Contributions

All authors made an equivalent contribution to the preparation of this publication.

Литература

- Королёв, А. Д., Петрова, В. В., Шандала, А. М. и др. (2017) Использование технологий биоуправления в спортивной психологии (обзор литературы). *Медицинская наука и образование Урала*, т. 18, № 3 (91), с. 69–76.
- Лунина, Н. В., Корягина, Ю. В., Нопина, В. С. и др. (2024) Влияние нейробиоуправления по β -ритму головного мозга на характеристики внимания у спортсменов с разной тренировочной направленностью. *Вопросы курортологии, физиотерапии и лечебной физической культуры*, т. 101, № 6–2, с. 20–25. <https://doi.org/10.17116/kurort202410106220>
- Митин, И. Н., Разумец, Е. И., Середа, А. П. и др. (2018) *Развитие навыка саморегуляции у спортсменов сборных команд России методом БОС-технологий. Методические рекомендации*. М.: Изд-во Федерального медико-биологического агентства, 65 с.
- Моисеенко, В. А. (2020) Применение БОС в спорте. *Вопросы устойчивого развития общества*, № 9, с. 507–511. <https://doi.org/10.34755/IROK.2020.40.84.071>
- Морозов, О. С. (2024) Развитие навыка саморегуляции у спортсменов высокой квалификации. *Ученые записки университета имени П. Ф. Лесгафта*, № 7 (233), с. 134–139.
- Сентябрьев, Н. Н., Ушакова, И. А., Камчатников, А. Г., Яковлев, А. С. (2025) Методические аспекты использования эфирных масел в подготовке юных спортсменов. *Физическая культура, спорт — наука и практика*, № 1, с. 101–105.
- Шлык, Н. И. (2022) *Вариабельность сердечного ритма и методы ее определения у спортсменов в тренировочном процессе*. Ижевск: Изд-во Удмуртского государственного университета, 80 с.

- Шлык, Н. И., Зуфарова, Э. И. (2013) Нормативы показателей variability сердечного ритма у исследуемых 16–21 года с разными преобладающими типами вегетативной регуляции. *Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле»*, № 4, с. 96–105.
- Blankertz, B., Sannelli, C., Halder, S. et al. (2010) Neurophysiological predictor of SMR-based BCI performance. *NeuroImage*, vol. 51, no. 4, pp. 1303–1309. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.03.022>
- Cheng, M. Y., Yu, C. L., An, X. et al. (2024) Evaluating EEG neurofeedback in sport psychology: a systematic review of RCT studies for insights into mechanisms and performance improvement. *Frontiers in Psychology*, vol. 15, article 1331997. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2024.1331997>
- Domingos, C., Peralta, M., Prazeres, P. et al. (2021) Session frequency matters in neurofeedback training of athletes. *Applied psychophysiology and biofeedback*, vol. 46, pp. 195–204. <https://doi.org/10.1007/s10484-021-09505-3>
- Mirifar, A., Beckmann, J., Ehrlenspiel, F. (2017) Neurofeedback as supplementary training for optimizing athletes' performance: A systematic review with implications for future research. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 75, pp. 419–432. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.02.005>
- Proietti, G., Borozan, M., Chaigneau, A. et al. (2024) Self-regulation training improves stress resilience in elite pre-pubescent female gymnasts. *Frontiers in Psychology*, vol. 15, article 1341437. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2024.1341437>
- Rydzik, Ł., Wąsacz, W., Ambroży, T. et al. (2023) The use of neurofeedback in sports training: Systematic review. *Brain Sciences*, vol. 13, no. 4, article 660. <https://doi.org/10.3390/brainsci13040660>

References

- Blankertz, B., Sannelli, C., Halder, S. et al. (2010) Neurophysiological predictor of SMR-based BCI performance. *NeuroImage*, vol. 51, no. 4, pp. 1303–1309. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.03.022> (In English)
- Cheng, M. Y., Yu, C. L., An, X. et al. (2024) Evaluating EEG neurofeedback in sport psychology: a systematic review of RCT studies for insights into mechanisms and performance improvement. *Frontiers in Psychology*, vol. 15, article 1331997. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2024.1331997> (In English)
- Domingos, C., Peralta, M., Prazeres, P. et al. (2021) Session frequency matters in neurofeedback training of athletes. *Applied psychophysiology and biofeedback*, vol. 46, pp. 195–204. <https://doi.org/10.1007/s10484-021-09505-3> (In English)
- Korolev, A. D., Petrova, V. V., Shandala, A. M. et al. (2017) Use biofeedback technology in sports psychology (literature review). *Medical science and education of Ural*, vol. 18, no. 3 (91), pp. 69–76. (In Russian)
- Lunina, N. V., Koryagina, Yu. V., Nopina, V. S. et al. (2024) The influence of neurofeedback on the β -rhythm of the brain on the characteristics of attention in athletes with different training orientations. *Problems of Balneology, Physiotherapy and Exercise Therapy*, vol. 101, no. 6-2, pp. 20–25. <https://doi.org/10.17116/kurort202410106220> (In Russian)
- Mirifar, A., Beckmann, J., Ehrlenspiel, F. (2017) Neurofeedback as supplementary training for optimizing athletes' performance: A systematic review with implications for future research. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 75, pp. 419–432. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.02.005> (In English)
- Mitin, I. N., Razumets, E. I., Sereda, A. P. et al. (2018) *Development of self-regulation skills among athletes of Russian national teams using BFB technologies. Guidelines*. Moscow: The Federal Medical-Biological Agency Publ., 65 p. (In Russian)
- Moiseenko, V. A. (2020) Application of BFB in sports. *Voprosy ustojchivogo razvitiya obshchestva*, no. 9, pp. 507–511. <https://doi.org/10.34755/IROK.2020.40.84.071> (In Russian)
- Morozov, O. S. (2024) Development of self-regulation skills in highly qualified athletes. *Scientific notes of P. F. Lesgaft University*, no. 7 (233), pp. 134–139. (In Russian)
- Proietti, G., Borozan, M., Chaigneau, A. et al. (2024) Self-regulation training improves stress resilience in elite pre-pubescent female gymnasts. *Frontiers in Psychology*, vol. 15, article 1341437. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2024.1341437> (In English)
- Rydzik, Ł., Wąsacz, W., Ambroży, T. et al. (2023) The use of neurofeedback in sports training: Systematic review. *Brain Sciences*, vol. 13, no. 4, article 660. <https://doi.org/10.3390/brainsci13040660> (In English)
- Sentyabrev, N. N., Ushakova, I. A., Kamchatnikov, A. G., Yakovlev, A. S. (2025) Metodicheskie aspekty ispol'zovaniya efirnykh masel v podgotovke yunych sportsmenov [Methodological aspects of using essential oils in training young athletes]. *Fizicheskaya kul'tura, sport — nauka i praktika*, no 1, pp. 101–105. https://doi.org/10.53742/1999-6799/1_2025_101-105 (In Russian)
- Shlyk, N. I. (2022) *Heart rate variability and methods for its determination in athletes in the training process*. Izhevsk: Udmurt State University Publ., 80 p. (In Russian)
- Shlyk, N. I., Zufarova, E. I. (2013) Qualifying standards of heart rate variability for 16–21 years old testees with different prevalent types of autonomic regulation of heart. *Bulletin of Udmurt university. Series Biology. Earth Science*, no. 4, pp. 96–105. (In Russian)



Check for updates

Экспериментальные статьи

УДК 616.12-008.318:616-056.52-055.1:612.766

EDN VKQIHO

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-157-170>

Конституционально-типологические особенности вариабельности сердечного ритма у мужчин с нормальной и избыточной массой тела и различным уровнем двигательной активности

Ю. Г. Цой^{1,2}, Е. А. Томилова^{✉2}, С. П. Жвавый², Д. Р. Шишханова²

¹ Государственное бюджетное учреждение здравоохранения Тюменской области
«Городская поликлиника № 17», 625046, Россия, Тюмень, ул. Монтажников, д. 41/1

² Тюменский государственный медицинский университет Министерства здравоохранения
Российской Федерации, 625023, Россия, Тюмень, ул. Одесская, д. 54

Сведения об авторах

Юрий Геннадьевич Цой, SPIN-код: 9018-0291, ORCID: 0009-0007-0561-7148, e-mail: medtsoi72@mail.ru

Евгения Александровна Томилова, SPIN-код: 4006-9259, Scopus AuthorID: 26028982300, ResearcherID: AAI-6623-2020, ORCID: 0000-0003-1101-7628, e-mail: tomilovaea@mail.ru

Семен Павлович Жвавый, SPIN-код: 3920-1997, ORCID: 0009-0008-1085-4778, e-mail: zhvavyi@yandex.ru

Диана Руслановна Шишханова, SPIN-код: 8038-0498, ORCID: 0009-0002-9247-1493, e-mail: shishkhanovva@yandex.ru

Для цитирования: Цой, Ю. Г., Томилова, Е. А., Жвавый, С. П., Шишханова, Д. Р. (2026) Конституционально-типологические особенности вариабельности сердечного ритма у мужчин с нормальной и избыточной массой тела и различным уровнем двигательной активности. *Интегративная физиология*, т. 7, № 1, с. 157–170. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-157-170> EDN VKQIHO

Получена 2 декабря 2025; **прошла рецензирование** 28 декабря 2025; **принята** 19 января 2026.

Финансирование: Исследование не имело финансовой поддержки.

Права: © Ю. Г. Цой, Е. А. Томилова, С. П. Жвавый, Д. Р. Шишханова (2026). 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. Изучение взаимосвязи между двигательной активностью, массой тела и состоянием сердечно-сосудистой системы у мужчин молодого возраста — важная задача современной медицины. Особый интерес вызывает вопрос о том, может ли высокая двигательная активность компенсировать негативное влияние избыточной массы тела на вегетативную регуляцию и функции сердца. Обследованы 178 мужчин (средний возраст $29,2 \pm 3,45$ лет, I диспансерная группа здоровья). Использован следующий комплекс методик: комплексная оценка состояния здоровья (сбор анамнеза, антропометрия); шагометрия в течение недельного цикла с центильным распределением среднесуточного количества локомоций; суточное мониторирование артериального давления (АД) и частоты сердечных сокращений (ЧСС) с анализом вариабельности сердечного ритма (комбинированный холтер-монитор ЭКГ+АД «Кардиотехника-07», «Инкарт» Санкт-Петербург), статистическая обработка выполнена в Statistica 26.0. В результате обследования 178 мужчин с применением шагометрии и суточного холтеровского мониторинга было установлено, что у лиц с избыточной массой тела и высокой двигательной активностью наблюдаются: более высокие дневные и ночные показатели ЧСС и АД, отсутствие адекватного ночного снижения АД (профиль нон-диппер), признаки напряжения регуляторных механизмов и активации симпатического отдела вегетативной нервной системы по данным анализа вариабельности сердечного ритма. Следовательно, высокая двигательная активность не нивелирует негативные последствия избыточного веса на сердечно-сосудистую систему. Полученные данные подчеркивают, что при разработке программ коррекции массы тела и повышения двигательной активности для мужчин с избыточным весом необходимо учитывать их индивидуальные конституционально-типологические особенности. Это позволит персонализировать рекомендации по физическим нагрузкам и более эффективно контролировать процесс снижения массы тела, направленный на восстановление вегетативного баланса и профилактику сердечно-сосудистых рисков.

Ключевые слова: конституционально-типологический подход, мужчины, избыточная масса тела, привычная двигательная активность, суточное мониторирование, вариабельность сердечного ритма

Constitutional and typological patterns of heart rate variability in men with normal and excess body weight and different levels of physical activity

Yu. G. Tsoi ^{1,2}, E. A. Tomilova ^{✉2}, S. P. Zhvavy ², D. R. Shishkhanova ²

¹ State Budgetary Healthcare Institution of the Tyumen Region 'City Polyclinic No. 17',
41/1 Montazhnikov Str., Tyumen 625046, Russia

² Tyumen State Medical University, 54 Odesskaya Str., Tyumen 625023, Russia

Authors

Yuri G. Tsoi, SPIN: 9018-0291, ORCID: 0009-0007-0561-7148, e-mail: medtsoi72@mail.ru

Evgeniya A. Tomilova, SPIN: 4006-9259, Scopus AuthorID: 26028982300, ResearcherID: AAI-6623-2020, ORCID: 0000-0003-1101-7628, e-mail: tomilovaea@mail.ru

Semyon P. Zhvavy, SPIN: 3920-1997, ORCID: 0009-0008-1085-4778, e-mail: zhvavyi@yandex.ru

Diana R. Shishkhanova, 8038-0498, ORCID: 0009-0002-9247-1493, e-mail: shishkhanovva@yandex.ru

For citation: Tsoi, Yu. G., Tomilova, E. A., Zhvavy, S. P., Shishkhanova, D. R. (2026) Constitutional and typological patterns of heart rate variability in men with normal and excess body weight and different levels of physical activity. *Integrative Physiology*, vol. 7, no. 1, pp. 157–170. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-157-170> EDN VKQIHO

Received 2 December 2025; reviewed 28 December 2025; accepted 19 January 2026.

Funding: The study did not receive any external funding.

Copyright: © Yu. G. Tsoi, E. A. Tomilova, S. P. Zhvavy, D. R. Shishkhanova (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. Studying the relationship between physical activity, body weight, and cardiovascular health in young men is an important task for modern medicine. Of particular interest is whether high physical activity can compensate for the negative impact of excess body weight on autonomic regulation and cardiac function. A total of 178 men (mean age 29.2 ± 3.45 years, health group I) were examined. The following set of methods was used: a comprehensive health assessment (anamnesis, anthropometry); pedometry over a weekly cycle with centile distribution of the average daily number of locomotions; 24-hour blood pressure and heart rate monitoring with heart rate variability analysis (a combined ECG and BP Holter monitor, Kardiotehnika-07, Inkart, Saint Petersburg), statistical processing using Statistica 26.0. A study of 178 men using pedometers and 24-hour Holter monitoring revealed that overweight individuals with high physical activity exhibit higher daytime and nighttime heart rate and blood pressure, a lack of adequate nighttime blood pressure reduction (non-dipper profile), signs of stress in regulatory mechanisms, and activation of the sympathetic division of the autonomic nervous system, as measured by heart rate variability analysis. Thus, high physical activity does not offset the negative effects of excess weight on the cardiovascular system. The findings highlight the importance of considering individual constitutional and typological characteristics when developing weight management and physical activity programs for overweight men. This will allow for personalized exercise recommendations and more effective weight loss management aimed at restoring autonomic balance and preventing cardiovascular risks. Studying the relationship between physical activity and cardiovascular parameters in young men is a pressing issue in modern medical science.

Keywords: constitutional and typological approach, men, overweight, habitual physical activity, 24-hour monitoring, heart rate variability

Введение

Неуклонный рост сердечно-сосудистых заболеваний (ССЗ) и внезапных сосудистых событий (инфаркт, инсульт) является ведущей причиной ранней инвалидизации и смертности у мужчин молодого возраста (Алфёрова, Муштафина 2022). По данным многочисленных исследований, ключевыми предикторами этого класса нозологий остаются избыточная масса тела (ИзМТ) и ожирение (Дедев и др. 2025; Сумеркина и др. 2016). Ключевым звеном, иници-

рующим и поддерживающим порочный круг «ожирение — прогрессирование метаболических нарушений», считают низкую двигательную активность. В литературе вопрос, что первично — «недостаточная двигательная активность» или «избыточная масса тела», остается дискуссионным (Уваровская и др. 2021). В связи с этим изучение взаимосвязи двигательной активности и показателей сердечно-сосудистой системы (ССС) у мужчин молодого возраста становится актуальной задачей современной медицинской науки.

Согласно Клиническим рекомендациям Министерства здравоохранения Российской Федерации (2024), повышение двигательной активности — неотъемлемая часть программы лечения ожирения. Помимо уменьшения количества висцерального жира и снижения массы тела, двигательная активность несомненно оказывает положительное влияние на деятельность ССС (Дедов и др. 2025).

В классических работах по теории функциональных систем (ФУС) двигательная активность рассматривается как ключевой исполнительный элемент полезного приспособительного результата (Анохин 1975; Судаков 2000). Однако при изучении механизмов функционирования ССС у мужчин нельзя игнорировать факт адекватности двигательной активности. В работе А. В. Кабачковой и соавторов (2022) влияние двигательной активности на здоровье человека рассматривается с позиций ее выраженности: для поддержания здоровья: «двигательная активность должна быть достаточной». Гиподинамией как независимому фактору риска ряда патологий посвящено множество работ. Менее изученное состояние гиперкинезии, вызывающее синдром перетренированности, спортивные травмы и прочие ассоциированные состояния, исследуется преимущественно в спортивной практике (Кабачкова и др. 2022). Таким образом, вопрос оптимального дозирования двигательной активности с целью профилактики ИзМТ и ожирения в настоящее время остается открытым. Клинические рекомендации также носят достаточно общий характер: «пациентам с ожирением рекомендуется ежедневная двигательная активность в виде аэробной нагрузки умеренной интенсивности продолжительностью от 225 до 420 минут в неделю» (Дедов и др. 2025).

Важным аспектом в изучении работы ССС выступают особенности регуляторных механизмов, которые обеспечиваются вегетативными влияниями. К настоящему времени опубликовано достаточно данных о наличии взаимосвязи между смертностью от ССЗ и ролью вегетативной нервной системы (ВНС) в контроле работы сердца (Jung et al. 2021; Matusik et al. 2023). Возвращаясь к теории функциональных систем, которую Т. С. Шептикина и соавторы (2024) рассматривают применительно к спортивной деятельности, отметим, что «внешние показатели техники движений должны задавать тон для формирования ее вегетативного обеспечения, а не наоборот» (Шептикина и др. 2024). Согласно теории «энергетического правила скелетных мышц» И. А. Аршавского (1982), состояние вегетативных функций непосредствен-

но зависит от уровня двигательной активности (Аршавский 1982). В системе соподчиненности всех компонентов функциональной системы сердечно-сосудистая и вегетативная нервная системы обеспечивают любой двигательный акт: первая — заблаговременно реагируя и перестраиваясь, вторая — создавая вегетативную программу (Анохин 1975; Судаков 2000).

Следовательно, при поиске физиологических маркеров ранних отклонений в работе сердечно-сосудистой системы у мужчин молодого возраста основной вектор исследований должен смещаться на комплексное изучение триады: уровень двигательной активности, масса тела и особенности вегетативной регуляции сердечной деятельности.

Методы исследования

Исследование проводили на базе «Городской поликлиники № 17» (Тюмень) в рамках диспансеризации мужского населения (январь 2023 г. — январь 2025 г.). Для дальнейшего участия в исследовании и проведения холтеровского мониторирования (СМАД) с оценкой вариабельности сердечного ритма (ВСР) информированное согласие предоставили 178 мужчин (средний возраст $29,2 \pm 3,45$ лет, I диспансерная группа здоровья).

Использован следующий комплекс методик:

1. Комплексная оценка состояния здоровья — сбор анамнеза и антропометрия с оценкой основных показателей: длины тела стоя (ДТс, см), массы тела (МТ, кг), индекса массы тела ($\text{кг}/\text{м}^2$) (Дедов и др. 2025).
2. Шагометрия — определение уровня привычной двигательной активности (ПДА) в течение недельного цикла при помощи шагомеров «Torneo» (Китай). Оценку принадлежности к функциональному типу конституции проводили согласно концепции типологической вариабельности физиологической индивидуальности профессора В. В. Колпакова (Колпаков и др. 2008): для мужчин 20–35 лет при значении менее 8000 включительно определяют низкий уровень ПДА (первый функциональный тип конституции); при значении от 8043 до 12 635 включительно — средний уровень ПДА (второй функциональный тип конституции); при значении от 13 000 и выше — высокий уровень ПДА (третий функциональный тип конституции). Уровень ПДА оценивали на основании центильного распределения среднесуточного количества локомоций у мужчин 20–35 лет (Галиева и др. 2024a).

3. Суточное мониторирование артериального давления (АД) и частоты сердечных сокращений (ЧСС) с применением комбинированного холтер-монитора ЭКГ+АД «Кардиотехника-07» (КТ-07-АД-3) фирмы «Инкарт» (Санкт-Петербург). Анализировали следующие показатели: средние за сутки, день и ночь показатели систолического АД (САД) (мм рт. ст.), диастолического АД (ДАД) (мм рт. ст.), ЧСС (уд/мин), суточный индекс (СутИн, %) (Кобалава и др. 2024).
4. Анализ variability сердечного ритма осуществляли в рамках суточного мониторирования (по Холтер-ЭКГ). Оценивали временные показатели: TP (мс^2) — общая мощность спектра; SDNN (мс) — стандартное отклонение всех интервалов RR; rMSSD (мс) — среднеквадратическое значение последовательных интервалов. Оценивали показатели частотного спектра: HF (%) — высокочастотные колебания, маркер активности парасимпатической нервной системы; LF (%) — низкочастотные колебания, маркер активности симпатического звена регуляции; LF/HF (усл. ед.) — показатель симпато-вагусного баланса (Макаров и др. 2014; Ходырев и др. 2011; Щукина, Сарбаш 2025).
5. Статистический анализ результатов проводили с использованием программ Microsoft Office Excel и ANOVA в программе Statistica 26.0. Вариационные ряды проверяли на соответствие нормальному распределению при помощи теста Шапиро — Уилка ($p > 0,05$). Анализ распределения значений показал, что

исследуемые выборки не подчиняются нормальному распределению. Согласно этому данные представлены Ме (Q1;Q3), для сравнения выборок использовали U-критерий Манна — Уитни; для изучения внутригрупповых изменений — критерий Вилкоксона, для изучения корреляционных связей — критерий Пирсона — Спирмена; уровень значимости $p < 0,05$.

Дизайн исследования состоял из последовательных этапов.

Первый этап (базовый). На первом визите проводили антропометрические исследования пациента с вычислением индекса массы тела (ИМТ), на основании которого все мужчины были разделены на две укрупненные группы: I группа ($n = 99$) с нормальной массой тела; II группа ($n = 79$) с избыточной массой тела. Обеим группам дополнительно был назначен семидневный мониторинг уровня ПДА.

Второй этап (первый повторный визит, 7–21 день). На повторном визите проводили оценку уровня ПДА в выделенных группах. На основании шагометрии и вычисления индекса массы тела (ИМТ, $\text{кг}/\text{м}^2$) все обследуемые были разделены на четыре группы (рис. 1):

I группа ($n = 55$) с нормальной массой тела и низкой ПДА (нМТ/НПДА);

II группа ($n = 44$) с избыточной массой тела и низкой ПДА (ИзМТ/НПДА);

III группа ($n = 38$) с нормальной массой тела и высокой ПДА (нМТ/ВПДА);

IV группа ($n = 41$) с избыточной массой тела и высокой ПДА (ИзМТ/ВПДА).

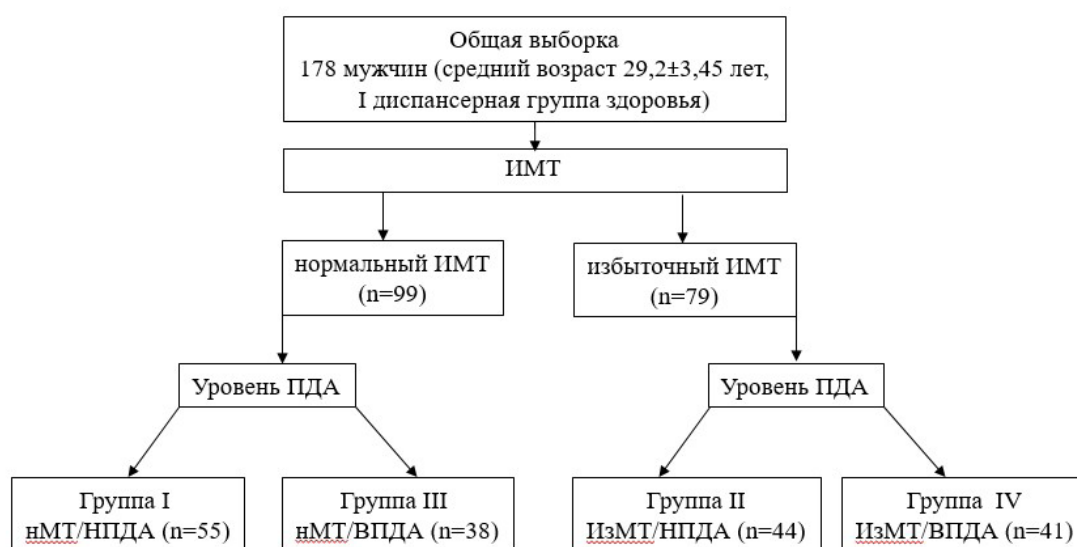


Рис. 1. Дизайн исследования. ИМТ-индекс массы тела; ПДА — привычная двигательная активность; нМТ — нормальная масса тела; ИзМТ — избыточная масса тела; НПДА — низкая привычная двигательная активность; ВПДА — высокая привычная двигательная активность

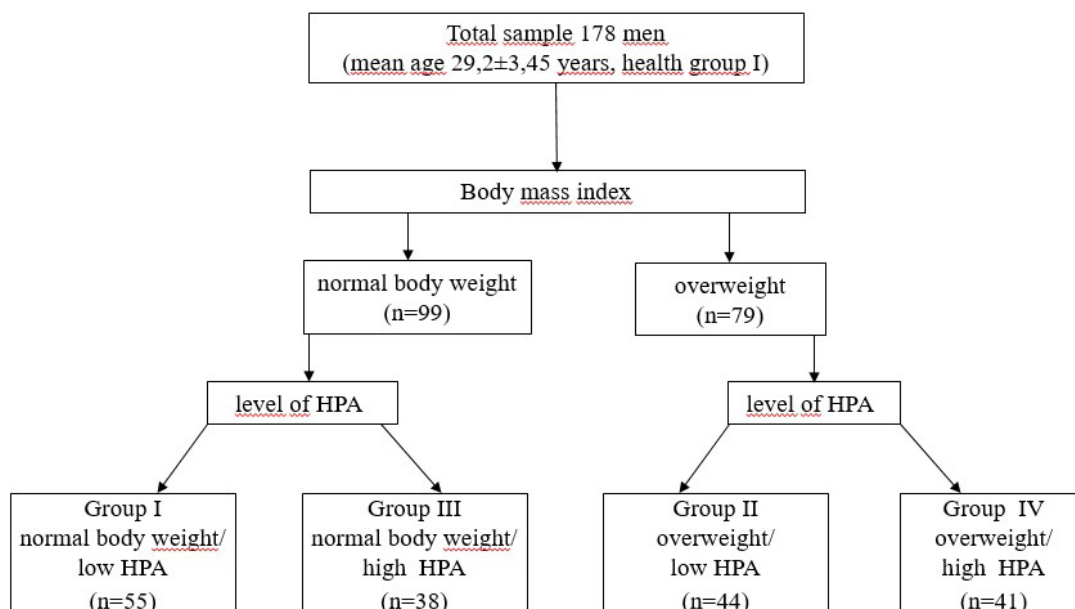


Fig. 1. Study design. HPA — habitual physical activity

Участникам всех групп на основании информированного согласия было назначено холтеровское мониторирование в течение 24 часов с оценкой ВСР. Пациентам предварительно был проведен инструктаж по методологии шагометрии и СМАД.

Третий этап (второй повторный визит, по мере проведения СМАД). Оценка показателей холтеровского мониторирования и ВСР (с привлечением сертифицированного специалиста — врача функциональной диагностики).

Результаты исследования

На первом визите на основании антропометрических измерений с вычислением индекса массы тела (ИМТ) все мужчины были разделены на две основные группы: I группа ($n = 99$) с нормальной массой тела ИМТ 23,43 (21,6; 23,9) кг/м²; II группа ($n = 79$) с избыточной массой тела ИМТ 27,99 (26,5; 28,3) кг/м². В соответствии с концепцией типологической вариативности физиологической индивидуальности профессора В. В. Колпакова (Колпаков и др. 2008), была дана оценка семидневному мониторированию с центильным распределением уровня ПДА в исследуемых группах (Галиева и др. 2024а). На основании результатов шагометрии группы были разделены еще на две подгруппы — с низкой и высокой ПДА (мужчины со средним уровнем ПДА были исключены из выборки как группа, приближенная к норме физиологических показателей).

При детализации конституционально-типологических особенностей уровня ПДА у мужчин этих групп были получены следующие результаты. Первая и вторая группы соответствовали низкому уровню ПДА или первому функциональному типу конституции (ФТК-1). В группе I (нМТ/НПДА) среднесуточное количество локомоций составило 6240 усл. ед. (6154; 6380). При анализе центильного распределения значение находится в 50–75 центильном диапазоне и относится к «среднему уровню» для данной конституциональной группы. В группе II (ИзМТ/НПДА) среднесуточное количество локомоций составило 3777 усл. ед. (3003; 5150). Согласно центильному распределению, для этой конституциональной группы типовой признак располагался в области 5–10 центиля — «очень низкий уровень».

Третья и четвертая группы соответствовали высокому уровню ПДА или третьему функциональному типу конституции (ФТК-3). В группе III мужчин (нМТ/ВПДА) среднесуточное количество локомоций составило 15 850 усл. ед. (15210; 16100). При анализе центильного распределения значение находится в 50–75 центильном диапазоне и относится к «среднему уровню» в конституциональной группе с высокой ПДА. В группе IV (ИзМТ/ВПДА) среднесуточное количество локомоций составило 13 580 усл. ед. (13100; 14015). Несмотря на то что данная группа мужчин по количеству локомоций относилась к категории высокого уровня ПДА, по центильному распределению для данной конституциональной группы типовой

признак располагался в области 5–10 центиля — «очень низкий уровень».

На следующем этапе было проведено суточное мониторирование АД и ЧСС (СМАД и холтеровское мониторирование), которое в настоя-

щее время признано «золотым стандартом» изучения показателей ССС (Макаров и др. 2014). Анализ полученных результатов показал статистически значимые изменения по показателям СМАД в группах с ИзМТ (табл. 1).

Табл. 1. Сравнительная характеристика показателей холтеровского мониторирования у мужчин с нормальной и избыточной массой тела и разным уровнем двигательной активности, Ме (Q1; Q3)

Показатель	Уровень ПДА	нМТ	ИзМТ	Уровень статистической значимости
ЧСС день, уд./мин	НПДА	81,3 (76,4; 85,6)	86,1 (79,2; 88,5)	0,001
	ВПДА	76,5 (71,1; 79,3)	79,7 (75,4; 82,2)	0,002
ЧСС ночь, уд./мин	НПДА	68,5 (63,6; 71,2)	70,3 (67,2; 74,8)	0,001
	ВПДА	63,2 (58,4; 66,9)	66,5 (62,9; 72,3)	0,001
САД день, мм рт. ст.	НПДА	125,3 (121,8; 129,4)	130,4 (128,6; 133,5)	0,001
	ВПДА	128,6 (125,3; 131,7)	132,2 (129,9; 134,8)	0,001
САД ночь, мм рт. ст.	НПДА	114,1 (113,2; 116,4)	121,5 (118,4; 125,2)	0,001
	ВПДА	114,9 (113,4; 117,7)	126,5 (123,6; 128,1)	0,001
ДАД день, мм рт. ст.	НПДА	81,2 (78,3; 83,7)	85,1 (81,2; 87,3)	0,001
	ВПДА	83,5 (80,2; 84,8)	86,4 (81,7; 88,6)	0,001
ДАД ночь, мм рт. ст.	НПДА	63,2 (60,7; 66,1)	74,6 (72,5; 77,0)	0,001
	ВПДА	76,5 (71,2; 79,0)	79,7 (77,4; 81,6)	0,001
СутИн, %	НПДА	10,36 (6,35; 12,3)	6,83 (6,35; 12,3)	0,022
	ВПДА	10,6 (9,7; 11,02)	4,3 (3,8; 6,5)	0,001

Примечание: нМТ — нормальная масса тела; ИзМТ — избыточная масса тела; НПДА — низкая привычная двигательная активность; ВПДА — высокая привычная двигательная активность. Данные представлены в виде медианы (25-й, 75-й процентиля); уровень значимости $p < 0,05$.

Table 1. Comparative characteristics of Holter monitoring indicators in men with normal and excess body weight and different levels of physical activity, Me (Q1; Q3)

Indicator	Level of HPA	nBW	oW	Level of statistical significance
heart rate day, bpm	LHPA	81.3 (76.4; 85.6)	86.1 (79.2; 88.5)	0.001
	HHPA	76.5 (71.1; 79.3)	79.7 (75.4; 82.2)	0.002
heart rate night, bpm	LHPA	68.5 (63.6; 71.2)	70.3 (67.2; 74.8)	0.001
	HHPA	63.2 (58.4; 66.9)	66.5 (62.9; 72.3)	0.001
SBP day, mmHg	LHPA	125.3 (121.8; 129.4)	130.4 (128.6; 133.5)	0.001
	HHPA	128.6 (125.3; 131.7)	132.2 (129.9; 134.8)	0.001
SBP night, mmHg	LHPA	114.1 (113.2; 116.4)	121.5 (118.4; 125.2)	0.001
	HHPA	114.9 (113.4; 117.7)	126.5 (123.6; 128.1)	0.001
DBP day, mmHg	LHPA	81.2 (78.3; 83.7)	85.1 (81.2; 87.3)	0.001
	HHPA	83.5 (80.2; 84.8)	86.4 (81.7; 88.6)	0.001
DBP night, mmHg	LHPA	63.2 (60.7; 66.1)	74.6 (72.5; 77.0)	0.001
	HHPA	76.5 (71.2; 79.0)	79.7 (77.4; 81.6)	0.001
DI, %	LHPA	10.36 (6.35; 12.3)	6.83 (6.35; 12.3)	0.022
	HHPA	10.6 (9.7; 11.02)	4.3 (3.8; 6.5)	0.001

Note: nBW — normal body weight; oW — overweight; LHPA — low habitual physical activity; HHPA — high habitual physical activity; SBP — systolic blood pressure; DBP — diastolic blood pressure. Data are presented as median (25th and 75th percentiles); significance level is $p < 0.05$.

В группах мужчин ИзМТ/НПДА и ИзМТ/ВПДА отмечаются достоверно высокие показатели ЧСС, САД и ДАД как в дневные, так и в ночные часы (табл. 1). В группе мужчин ИзМТ/НПДА по сравнению с группой нМТ/НПДА зарегистрированы статистически более высокие значения: ЧСС в дневные часы 86,1 уд./мин. против 81,3 уд./мин. ($p = 0,001$); САД ночью: 121,5 мм рт. ст. против 114,1 мм рт. ст. ($p = 0,001$); суточный индекс (СИ) был снижен: 6,83% против 10,36% в группе нМТ/НПДА ($p = 0,022$). В группе мужчин ИзМТ/ВПДА зарегистрированы более высокие и статистически значимые показатели: ЧСС днем: 79,7 уд./мин против 76,5 уд./мин в группе нМТ/ВПДА ($p = 0,002$); САД в ночные часы 126,5 мм рт. ст. против 114,9 мм рт. ст. ($p = 0,001$), суточный индекс (СутИн) снижения АД был минимальным — 4,3% (профиль «нон-диппер») против 10,6% в группе сравнения ($p = 0,001$).

Согласно Клиническим рекомендациям 2024 г., по числовым показателям полученные данные располагаются в пределах физиологической нормы в дневные часы — 135/85 мм рт. ст. (Кобалава и др. 2024). Систолический индекс (СИ) как показатель снижения артериального давления в ночные часы должен составлять 10–20% и соответствовать профилю «диппер». В группе с ИзМТ (6,83%) по сравнению с группой с нМТ/НПДА (10,36%) снижение СутИн

было незначительным, но статистически значимым ($p = 0,022$). В группе с ИзМТ/ВПДА наблюдалось значительное снижение СутИн, по сравнению с группой нМТ/ВПДА (соответственно 10,6% против 4,3%, $p = 0,001$). Незначительное снижение САД и ДАД в ночные часы считается косвенным признаком изменения артериального давления в сторону его повышения (профиль «нон-диппер»). Этот профиль считается прогностически неблагоприятным фактором риска внезапных сосудистых событий при дальнейшем увеличении массы тела и появлении иных ассоциированных симптомов (Кобалава и др. 2024). Визуализация межгрупповых различий по показателю СутИн представлена на рисунке 2.

Как правило, снижение СутИн указывает на высокий вегетативный дисбаланс, который проявляется в доминировании симпатического звена ВНС и подавлении активности парасимпатического звена. Это было подтверждено анализом временных и спектральных показателей ВСР у мужчин с ИзМТ.

В группах мужчин нМТ/НПДА и ИзМТ/НПДА статистически значимые отличия были установлены по всем изучаемым показателям. Общая мощность спектра (ТР) была достоверно выше в группе ИзМТ/НПДА — 3534,25 мс² по сравнению с 2688,75 мс² в группе нМТ/НПДА ($p = 0,001$). Активность симпатического звена

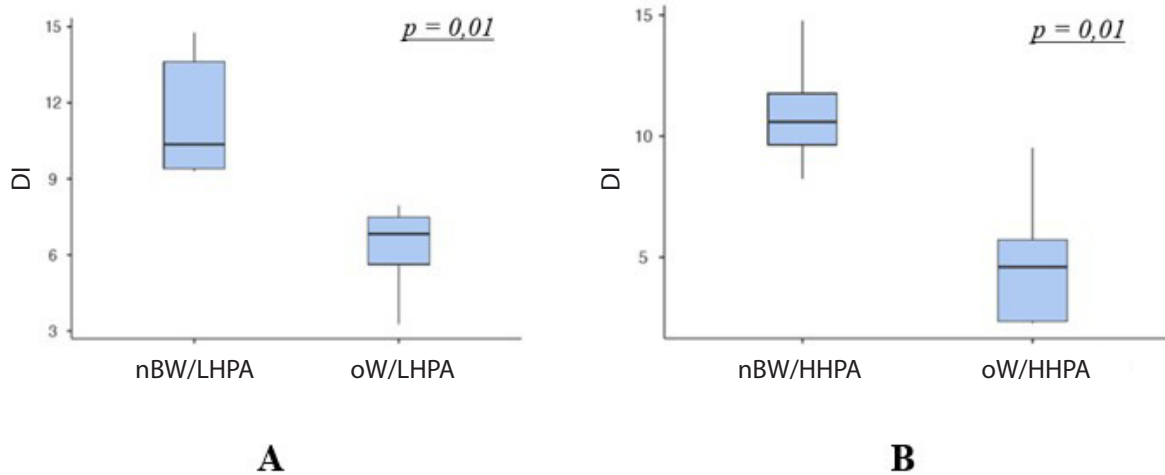


Рис. 2. Визуализация межгрупповых различий по показателю суточного индекса у мужчин с нормальной (А) и избыточной массой тела (В) и разным уровнем двигательной активности (критерий Манна — Уитни). DI — суточный индекс; nBW — нормальная масса тела; oW — избыточная масса тела; LHPA — низкая привычная двигательная активность; HHPA — высокая привычная двигательная активность. Различия группы nBW достоверны по сравнению с группой oW, $p = 0,001$

Fig. 2. Visualization of intergroup differences in the daily index index in men with normal (A) and excess body weight (B) and different levels of physical activity (Mann–Whitney test). nBW — normal body weight; oW — overweight; LHPA — low habitual physical activity; HHPA — high habitual physical activity. Differences between the nBW group and the oW group are significant, $p = 0.001$

по показателю LF (%) составила 39,47% в группе ИзМТ/НПДА против 32,61% в группе нМТ/НПДА ($p = 0,002$). Показатели парасимпатического звена: отмечалось снижение rMSSD (мс) до 31,25 мс в группе ИзМТ/НПДА по сравнению с 48,41 мс в группе нМТ/НПДА ($p = 0,001$). По показателю SDNN (мс) отмечалось увеличение до 58,54 мс в группе ИзМТ/НПДА против 39,42 мс в группе нМТ/НПДА ($p = 0,001$). Высокочастотные колебания HF (%) снижены до 28,81% в группе ИзМТ/НПДА по сравнению с 34,53% в группе нМТ/НПДА ($p = 0,003$). Индекс симпато-вагусного баланса (LF/HF) был значительно повышен в группе ИзМТ/НПДА — 1,37 усл. ед., тогда как в группе нМТ/НПДА он составлял 0,94 усл. ед. ($p = 0,001$).

В группах мужчин нМТ/ВПДА и ИзМТ/ВПДА отмечались более выраженные нарушения вегетативного баланса: общая мощность спектра (TP) в группе ИзМТ/ВПДА составила 3451 мс² против 2453 мс² в группе нМТ/ВПДА ($p = 0,001$). Активность симпатического звена по показателю LF (%) достигла 41,8% в группе ИзМТ/ВПДА при 35,5% в группе нМТ/ВПДА ($p = 0,003$). Показатели парасимпатического звена изменились следующим образом: резкое снижение rMSSD (мс) до 30,6 мс в группе ИзМТ/ВПДА против 50,6 мс

в группе нМТ/ВПДА ($p = 0,001$). Увеличилось SDNN (мс) до 58,8 мс в группе ИзМТ/ВПДА по сравнению с 39,6 мс в группе мужчин с нМТ/ВПДА ($p = 0,002$). Высокочастотные колебания HF (%) в группе ИзМТ/ВПДА составили 29,0%, в то время как в группе нМТ/ВПДА — 28,1% (различия также значимы, $p = 0,001$). Симпато-вагусный баланс (LF/HF) продемонстрировал наибольший дисбаланс в группе ИзМТ/ВПДА — 1,44 усл. ед., что достоверно выше, чем 1,08 усл. ед. в группе нМТ/ВПДА ($p = 0,001$).

Числовые данные наглядно показывают, что у мужчин с ИзМТ, независимо от уровня двигательной активности, регистрируется комплекс изменений ВСР, характерный для симпатикотонии и угнетения парасимпатической регуляции. При этом в группе с высокой ПДА индекс вегетативного дисбаланса LF/HF достигал максимальных значений (1,44 усл. ед.), что подтверждает вывод о том, что высокая двигательная активность не только не компенсирует, но и может усугублять напряжение регуляторных систем при наличии избыточного веса (табл. 2).

Визуализация межгрупповых различий по индексу LF/HF представлена на рисунке 3.

Табл. 2. Сравнительная характеристика показателей variability сердечного ритма у мужчин с нормальной и избыточной массой тела и разным уровнем двигательной активности, Ме (Q1; Q3)

Показатель	Уровень ПДА	нМТ	ИзМТ	Уровень стат. значимости
TP, мс ²	НПДА	2688,75 (2473,0; 2747,5)	3534,25 (2563,0; 4164,0)	0,001
	ВПДА	2453 (2393; 2667)	3451 (1836; 4247)	0,001
SDNN, мс	НПДА	39,42 (38,5; 41,0)	58,54 (50,8; 62,4)	0,001
	ВПДА	39,6 (31,3; 49,8)	58,8 (56,3; 66,2)	0,002
RMSSD, мс	НПДА	48,41 (38,8; 53,8)	31,25 (30,2; 31,8)	0,001
	ВПДА	50,6 (48,1; 53,9)	30,6 (29,2; 40,8)	0,001
LF, %	НПДА	32,61 (30,9; 35,1)	39,47 (36,9; 40,7)	0,002
	ВПДА	35,5 (28,4; 36,7)	41,8 (35,5; 52,5)	0,003
HF, %	НПДА	34,53 (33,3; 35,6)	28,81 (28,1; 29,5)	0,003
	ВПДА	28,1 (22,4; 33,7)	29,0 (26,3; 39,2)	0,001
LF/HF, усл. ед.	НПДА	0,94 (0,86; 1,07)	1,37 (1,29; 1,45)	0,001
	ВПДА	1,08 (0,809; 1,11)	1,44 (1,01; 1,84)	0,001

Примечание: нМТ — нормальная масса тела; ИзМТ — избыточная масса тела; НПДА — низкая привычная двигательная активность; ВПДА — высокая привычная двигательная активность. Данные представлены в виде медианы (25-й, 75-й процентиля); уровень значимости $p < 0,05$.

Table 2. Comparative characteristics of heart rate variability indicators in men with normal and excess body weight and different levels of physical activity, Me (Q1; Q3)

Indicator	Level of HPA	nBW	oW	Level of statistical significance
TP, ms ²	LHPA	2688.75 (2473.0; 2747.5)	3534.25 (2563.0; 4164.0)	0.001
	HHPA	2453 (2393; 2667)	3451 (1836; 4247)	0.001
SDNN, ms	LHPA	39.42 (38.5; 41.0)	58.54 (50.8; 62.4)	0.001
	HHPA	39.6 (31.3; 49.8)	58.8 (56.3; 66.2)	0.002
RMSSD, ms	LHPA	48.41 (38.8; 53.8)	31.25 (30.2; 31.8)	0.001
	HHPA	50.6 (48.1; 53.9)	30.6 (29.2; 40.8)	0.001
LF, %	LHPA	32.61 (30.9; 35.1)	39.47 (36.9; 40.7)	0.002
	HHPA	35.5 (28.4; 36.7)	41.8 (35.5; 52.5)	0.003
HF, %	LHPA	34.53 (33.3; 35.6)	28.81 (28.1; 29.5)	0.003
	HHPA	28.1 (22.4; 33.7)	29.0 (26.3; 39.2)	0.001
LF/HF, c. u.	LHPA	0.94 (0.86; 1.07)	1.37 (1.29; 1.45)	0.001
	HHPA	1.08 (0.809; 1.11)	1.44 (1.01; 1.84)	0.001

Note: nBW — normal body weight; oW — overweight; LHPA — low habitual physical activity; HHPA — high habitual physical activity. Data are presented as median (25th and 75th percentiles); significance level is $p < 0.05$.

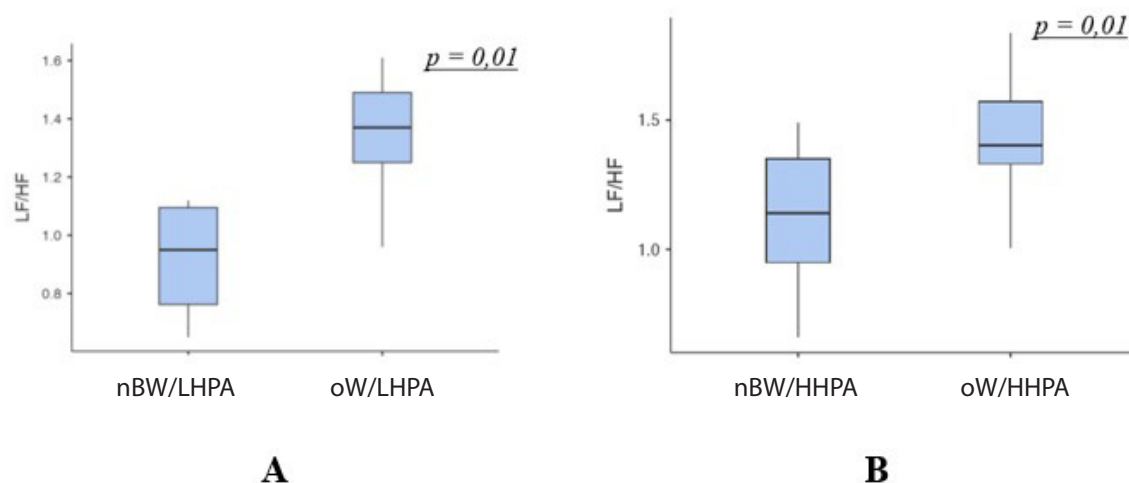


Рис. 3. Визуализация межгрупповых различий по индексу LF/HF у мужчин с нормальной (А) и избыточной массой тела (В) и разным уровнем двигательной активности (критерий Манна — Уитни).

nBW — нормальная масса тела; oW — избыточная масса тела; LHPA — низкая привычная двигательная активность; HHPA — высокая привычная двигательная активность.

Различия группы nBW достоверны по сравнению с группой oW, $p = 0,01$

Fig. 3. Visualization of intergroup differences in the LF/HF index in men with normal (A) and excess body weight (B) and different levels of physical activity (Mann–Whitney test). nBW — normal body weight;

oW — overweight; LHPA — low habitual physical activity; HHPA — high habitual physical activity.

Differences between the nBW group and the oW group are significant, $p = 0.01$

Обсуждение результатов

Оценка функционального состояния организма не может основываться на величине отдельного показателя. В настоящем исследовании мы придерживались конституционального подхода — концепции типологической variability физиологической индивидуальности человека (Колпаков и др. 2008). В основе этой концепции лежит типовой признак — уровень ПДА, поскольку физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития тесно взаимосвязаны с двигательной сферой, а ее уровень может во многом характеризовать адаптивные модификации в процессе приспособления к условиям окружающей среды (Аршавский 1982). По результатам ранее проведенных лонгитюдных исследований научного коллектива доказано, что уровень ПДА — постоянный индивидуальный признак, и в целом он остается таковым при переходе из одной возрастной группы в другую (Колпаков и др. 2016).

До настоящего времени ведутся дискуссии о влиянии двигательной активности на здоровье человека с позиций ее выраженности (Кабачкова и др. 2022). Большая часть исследований посвящена изучению влияния низкой двигательной активности (гиподинамии) как предиктора некоторых заболеваний. Работы о влиянии высокой двигательной активности (гиперкинезии) на организм человека касаются преимущественно спорта высоких достижений (Шептикина и др. 2024). В нашем исследовании мы изучили уровень двигательной активности у мужчин с нормальной и избыточной массой тела. Количественная оценка уровня двигательной активности в сравнительном аспекте низкой и высокой ПДА служит фундаментальной основой как при разработке персонализированных профилактических мероприятий, так и при исследовании динамики функциональных показателей у данной категории лиц (Дедов и др. 2025; Кобалава и др. 2024).

Похожие результаты получены Д. В. Шафрановым при изучении показателей двигательной активности, трофологического и вегетативного статуса у мужчин с нормальной и избыточной массой тела. Однако Д. В. Шафранов изучал вышеперечисленные показатели у мужчин со средним и низким уровнем ПДА (Галиева и др. 2024b). Несомненно, настоящее исследование соответствует трендам современной науки, учитывая взаимосвязь «гиподинамия — ИзМТ — функциональные показатели ССС — вегетативный гомеостаз». Однако если «гиподинамия»

и ее последствия считаются достаточно изученным вопросом, то влияние высокой двигательной активности на функциональные показатели ССС представляет интерес с позиций ее дозирования (Кабачкова и др. 2022; Кобалава и др. 2024).

Первоначально предполагалось, что в группе мужчин с низким уровнем ПДА и ИзМТ будет напряжение адаптационных механизмов по показателям СМАД и ВСР, а высокий уровень ПДА предположительно должен нивелировать негативное влияние ИзМТ на ССС и вегетативный баланс. Однако в результате проведенных исследований была выявлена иная закономерность: в группе ИзМТ/ВПДА выявлен комплекс нарушений — более высокие дневные и ночные показатели ЧСС и АД, отсутствие адекватного ночного снижения АД, что трактуется как напряжение регуляторных механизмов и активации симпатического отдела ВНС. Резкое снижение СуТИн в этой группе свидетельствует о функциональном истощении адаптационных резервов, что подчеркивает важность индивидуального (щадящего) подбора физической активности для мужчин данной группы. Этот факт находит объяснение в концепции типологической variability физиологической индивидуальности. Во-первых, показатели двигательной активности (ДА) в обеих группах при центильной оценке располагались в области 5–10 центиля («очень низкий уровень»). Во-вторых, конституциональными особенностями группы с высокой ПДА является симпатикотония в состоянии покоя и гиперсимпатикотония после физической нагрузки.

Полученные данные согласуются с результатами более ранних исследований. В работе К. Карасона с соавторами при изучении показателей ВСР у лиц с ожирением отмечается снижение показателя SDNN до 58,54 мс. Авторы объясняют такое снижение компенсаторной активацией симпатического отдела ВНС в ответ на метаболический стресс (Karason et al. 1999). В публикации Е. А. Доброниченко и соавторов подтверждены корреляционные связи индекса массы тела с показателями сердечного ритма в зависимости от уровня двигательной активности при нормальной и избыточной массе тела. Однако двигательную активность оценивали на основании посещений обычных занятий по физической культуре (Доброниченко и др. 2023). В систематическом обзоре М. И. Стаки с соавторами представлены данные по угнетению парасимпатических влияний у пациентов с ИзМТ на основании снижения показателя rMSSD (Stuckey et al. 2014). Малоподвижный образ

жизни в данных публикациях был определен как ключевой фактор, усугубляющий вегетативный дисбаланс при ИзМТ. Однако авторы констатировали факт вегетативных нарушений без учета конституционально-типологических особенностей.

Если вернуться к теории ФУС, то полученный результат можно объяснить следующим механизмом. В группах с низкой и высокой ПДА, учитывая их конституциональную принадлежность, отмечается «дефектный акцептор результата». Подтверждение этого утверждения отмечено в публикации Т. С. Шептикиной и соавторов: высокая ДА у тренированных спортсменов, наоборот, должна говорить об эталонной системе организации вегетативной программы, однако авторы подтвердили факт напряжения в функционировании ССС (Шептикина и др. 2024).

По результатам проведенных исследований в группе с ИзМТ/НПДА по показателям СМАД и ВСР отмечались наилучшие показатели, что говорит о сбалансированности показателей ССС и вегетативного обеспечения даже при наличии ИзМТ. Парадоксальные результаты были получены в группе с ИзМТ/ВПДА (низкий СутИн, нарушение циркадианного ритма АД, вегетативный дисбаланс): высокая двигательная активность не компенсирует негативные влияния ИзМТ. Полученные данные подчеркивают, что при коррекции массы тела у данной группы мужчин и подборе мероприятий по увеличению двигательной активности и восстановлению вегетативного дисбаланса необходимо учитывать конституционально-типологические особенности.

Заключение

Конституционально-типологический подход с оценкой типового признака (уровня ПДА) у мужчин с ИзМТ позволяет: выявить группу высокого риска по развитию ССЗ на основании анализа показателей холтеровского мониторинга с оценкой ВСР. Получение исходных данных или определенного «физиологического портрета» может стать основой для разработки физиологической методики коррекции избыточной массы тела. Также необходимо индивидуализировать рекомендации по физическим на-

грузкам; контролировать эффективность программ снижения веса за счет последовательного повышения уровня двигательной активности.

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.

Соответствие принципам этики

Программа и протокол исследования одобрены Этическим комитетом Тюменского государственного медицинского университета, протокол № 125 от 06.12.2024.

Ethics Approval

The study program and protocol were approved by the Ethics Committee of the Tyumen State Medical University, protocol No. 125 dated 06.12.2024.

Вклад авторов

- а. Цой Юрий Геннадьевич — сбор и обработка данных;
- б. Томилова Евгения Александровна — концепция и дизайн исследования, написание и редактирование текста;
- в. Жвавый Семен Павлович — сбор и обработка данных, статистический анализ;
- г. Шишханова Диана Руслановна — сбор и обработка данных.

Author Contributions

- a. Yuri G. Tsoi — data collection and processing;
- b. Evgeniya A. Tomilova — concept and design, writing and editing the text;
- c. Semyon P. Zhvavy — data collection and processing, statistical analysis;
- d. Diana R. Shishkhanova — data collection and processing.

Литература

Алфёрова, В. И., Мустафина, С. В. (2022) Распространённость ожирения во взрослой популяции Российской Федерации (обзор литературы). *Ожирение и метаболизм*, т. 19, № 1, с. 96–105. <https://doi.org/10.14341/omet12809>

- Анохин, П. К. (1975) *Очерки по физиологии функциональных систем*. М.: Медицина, 448 с.
- Аршавский, И. А. (1982) *Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития (основы негэнтропийной теории онтогенеза)*. Москва: Наука, 270 с.
- Галиева, Г. Д., Шафранов, Д. В., Николаенко, Т. А. и др. (2024a) *Способ коррекции массы тела с помощью изменения уровня двигательной активности у мужчин и женщин 20–35 лет с избыточной массой тела*. Патент RU 2830035 С1. Дата регистрации 04.03.2024. Выдано Роспатентом.
- Галиева, Г. Д., Шафранов, Д. В., Томилова, Е. А. и др. (2024b) Персонализированный подход к модификации образа жизни и коррекции двигательной активности у мужчин и женщин репродуктивного возраста. *Человек. Спорт. Медицина*, т. 24, № 1, с. 74–83.
- Дедов, И. И., Мокрышева, Н. Г., Мельниченко, Г. А. и др. (2025) Клинические рекомендации «Ожирение» Минздрава России. Версия 2024 года. *Вестник репродуктивного здоровья*, т. 4, № 2, с. 14–30. <https://doi.org/10.14341/brh12763>
- Доброниченко, Е. А., Абрамова, Т. Д., Спицин, А. А. (2023) Особенности variability сердечного ритма у студентов в зависимости от уровня двигательной активности при нормальной и избыточной массе тела. В кн.: *Всероссийский форум студентов и учащихся — 2023. Сборник статей II Всероссийской научно-практической конференции*. Петрозаводск: Новая Наука, с. 171–177.
- Кабачкова, А. В., Захарова, А. Н., Кривошеков, С. Г., Капилевич, Л. В. (2022) Двигательная активность и когнитивная деятельность: особенности взаимодействия и механизмы влияния. *Физиология человека*, т. 48, № 5, с. 126–136. <https://doi.org/10.31857/S0131164622700102>
- Кобалава, Ж. Д., Конради, А. О., Недогода, С. В. и др. (2024) Артериальная гипертензия у взрослых. Клинические рекомендации 2024. *Российский кардиологический журнал*, т. 29, № 9, статья 6117. <https://doi.org/10.15829/1560-4071-2024-6117>
- Колпаков, В. В., Беспалова, Т. В., Брагин, А. В. и др. (2008) Концепция типологической variability физиологической индивидуальности. Сообщение I. Внутрипопуляционное разнообразие привычной двигательной активности человека и ее типовая оценка. *Физиология человека*, т. 34, № 4, с. 121–132.
- Колпаков, В. В., Томилова, Е. А., Беспалова, Т. В. и др. (2016) Хронобиологическая оценка привычной двигательной активности человека в условиях Западной Сибири. *Физиология человека*, т. 42, № 2, с. 100–111. <https://doi.org/10.7868/S0131164616020090>
- Макаров, А. М., Комолятова, В. Н., Куприянова, О. О. и др. (2014) Национальные российские рекомендации по применению методики холтеровского мониторирования в клинической практике. *Российский кардиологический журнал*, № 2, с. 6–71. <https://doi.org/10.15829/1560-4071-2014-2-6-71>
- Судаков, К. В. (2000) *Физиология. Основы и функциональные системы*. М.: Медицина, 784 с.
- Сумеркина, В. А., Головнева, Е. С., Телешева, Л. Ф. (2016) Маркеры дисфункции эндотелия и цитокиновый профиль у пациентов с метаболическим синдромом и абдоминальным ожирением. *Клиническая лабораторная диагностика*, т. 61, № 7, с. 408–412.
- Уваровская, Б. В., Мельник, Б. В., Князева, С. А. (2021) Распространенность факторов риска артериальной гипертензии у мужчин призывного возраста. *Системные гипертензии*, т. 18, № 2, с. 88–93. <https://doi.org/10.26442/2075082X.2021.2.200845>
- Ходырев, Г. Н., Хлыбова, С. В., Циркин, В. И., Дмитриева, С. Л. (2011) Методические аспекты анализа временных и спектральных показателей variability сердечного ритма (обзор литературы). *Вятский медицинский вестник*, № 3–4, с. 60–70.
- Шептикина, Т. С., Сентябрев, Н. Н., Шептикин, С. А. (2024) Теория функциональных систем как универсальная концепция организации спортивной подготовки. *Физическая культура. Спорт. Туризм. Двигательная рекреация*, т. 9, № 1, с. 58–66. <https://doi.org/10.47475/2500-0365-2024-9-1-58-66>
- Щукина, Е. В., Сарбаш, И. В. (2025) Современный взгляд на variability сердечного ритма в нейрокардиологии. *Актуальные проблемы медицины*, т. 48, № 2, с. 166–182. <https://doi.org/10.52575/2687-0940-2025-48-2-166-182>
- Jung, S. J., Jeon, Y. J., Choi, K. W. et al. (2021) Correlates of psychological resilience and risk: Prospective associations of self-reported and relative resilience with Connor-Davidson resilience scale, heart rate variability, and mental health indices. *Brain and Behavior*, vol. 11, no. 5, article e02091. <https://doi.org/10.1002/brb3.2091>
- Karason, K., Mølgaard, H., Wikstrand, J., Sjöström, L. (1999) Heart rate variability in obesity and the effect of weight loss. *American Journal of Cardiology*, vol. 83, no. 8, pp. 1242–1247. [https://doi.org/10.1016/s0002-9149\(99\)00066-1](https://doi.org/10.1016/s0002-9149(99)00066-1)
- Matusik, P. S., Matusik, P. T., Stein, P. K. (2023) Heart rate variability and heart rate patterns measured from wearable and implanted devices in screening for atrial fibrillation: Potential clinical and population wide applications. *European Heart Journal*, vol. 44, no. 13, pp. 1105–1107. <https://doi.org/10.1093/eurheartj/ehac546>
- Stuckey, M. I., Tulppo, M. P., Kiviniemi, A. M., Petrella, R. J. (2014) Heart rate variability and the metabolic syndrome: a systematic review of the literature. *Diabetes Metabolism Research and Reviews*, vol. 30, no. 8, pp. 784–793. <https://doi.org/10.1002/dmrr.2555>

References

- Alferova, V. I., Mustafina, S. V. (2022) The prevalence of obesity in the adult population of the Russian Federation (literature review). *Obesity and metabolism*, vol. 19, no. 1, pp. 96–105. <https://doi.org/10.14341/omet12809> (In Russian)
- Anokhin, P. K. (1975) *Essays on the physiology of functional systems*. Moscow: Meditsina Publ., 448 p. (In Russian)
- Arshavskij, I. A. (1982) *Physiological Mechanisms and Patterns of Individual Development (Fundamentals of the Negentropy Theory of Ontogenesis)*. Moscow: Nauka Publ., 270 p. (In Russian)
- Dedov, I. I., Mokrysheva, N. G., Mel'nichenko, G. A. et al. (2025) Clinical recommendations “Gestational diabetes mellitus” of the Russian Ministry of Health. Version of the year 2024. *Bulletin of Reproductive Health*, vol. 4, no. 2, pp. 14–30. <https://doi.org/10.14341/brh12763> (In Russian)
- Dobronichenko, E. A., Abramova, T. D., Spitsin, A. A. (2023) Features of heart rate variability in students depending on the level of motor activity in normal and overweight. In: *Vserossijskij forum studentov i uchashchikhsya — 2023. Sbornik statej II Vserossijskoj nauchno-prakticheskoj konferentsii [All-Russian Forum of Students and Learners — 2023. Collection of articles of the II All-Russian Scientific and Practical Conference]*. Petrozavodsk: Novaya Nauka Publ., pp. 171–177. (In Russian)
- Galieva, G. D., Shafranov, D. V., Nikolaenko, T. A. et al. (2024a) *Method for body weight correction by changing level of motor activity in overweight men and women of 20–35 years old*. Patent RU 2830035 C1. Register date 04.03.2024. Granted by Rospatent. (In Russian)
- Galieva, G. D., Shafranov, D. V., Tomilova, E. A. et al. (2024b) A personalized approach to lifestyle modification and correction of motor activity in men and women of reproductive age. *Human. Sport. Medicine*, vol. 24, no. 1, pp. 74–83. (In Russian)
- Hodyrev, G. N., Hlybova, S. V., Cirkin, V. I., Dmitrieva, S. L. (2011) Methodological aspects of the analysis of temporal and spectral indicators of heart rate variability (literature review). *Vyatskij meditsinskij vestnik*, no. 3-4, pp. 60–70. (In Russian)
- Jung, S. J., Jeon, Y. J., Choi, K. W. et al. (2021) Correlates of psychological resilience and risk: Prospective associations of self-reported and relative resilience with Connor-Davidson resilience scale, heart rate variability, and mental health indices. *Brain and Behavior*, vol. 11, no. 5, article e02091. <https://doi.org/10.1002/brb3.2091> (In English)
- Kabachkova, A. V., Zaharova, A. N., Krivoshchekov, S. G., Kapilevich, L. V. (2022) Physical and cognitive activities: interaction and mechanisms of influence. *Human physiology*, vol. 48, no. 5, pp. 126–136. <https://doi.org/10.31857/S0131164622700102> (In Russian)
- Karason, K., Mølgaard, H., Wikstrand, J., Sjöström, L. (1999) Heart rate variability in obesity and the effect of weight loss. *American Journal of Cardiology*, vol. 83, no. 8, pp. 1242–1247. [https://doi.org/10.1016/s0002-9149\(99\)00066-1](https://doi.org/10.1016/s0002-9149(99)00066-1) (In English)
- Kobalava, Zh. D., Konradi, A. O., Nedogoda, S. V. et al. (2024) Clinical practice guidelines for Hypertension in adults. *Russian Journal of Cardiology*, vol. 29, no. 9, article 6117. <https://doi.org/10.15829/1560-4071-2024-6117> (In Russian)
- Kolpakov, V. V., Bepalova, T. V., Bragin, A. V. et al. (2008) The concept of typological variability of physiological individuality: I. Intrapopulation diversity of human habitual physical activity and its typological estimation. *Fiziologiya cheloveka*, vol. 34, no. 4, pp. 121–132. (In Russian)
- Kolpakov, V. V., Tomilova, E. A., Bepalova, T. V. et al. (2016) Chronophysiology Assessment Typological Variability Habitual Motional Activity of Man in Western Siberia. *Fiziologiya cheloveka*, vol. 42, no. 2, pp. 100–111. <https://doi.org/10.7868/S0131164616020090> (In Russian)
- Makarov, L. M., Komolyatova, V. N., Kupriyanova, O. O. et al. (2014) National Russian guidelines on application of the methods of holter monitoring in clinical practice. *Russian Journal of Cardiology*, no. 2, pp. 6–71. <https://doi.org/10.15829/1560-4071-2014-2-6-71> (In Russian)
- Matusik, P. S., Matusik, P. T., Stein, P. K. (2023) Heart rate variability and heart rate patterns measured from wearable and implanted devices in screening for atrial fibrillation: Potential clinical and population wide applications. *European Heart Journal*, vol. 44, no. 13, pp. 1105–1107. <https://doi.org/10.1093/eurheartj/ehac546> (In English)
- Shchukina, E. V., Sarbash, I. V. (2025) Modern View on Heart Rate Variability in Neurocardiology. *Challenges in Modern Medicine*, vol. 48, no. 2, pp. 166–182. <https://doi.org/10.52575/2687-0940-2025-48-2-166-182> (In Russian)
- Sheptikina, T. S., Sentyabrev, N. N., Sheptikin, S. A. (2024) The theory of functional systems as a universal concept for organizing sports training. *Physical culture. Sport. Tourism. Motor recreation*, vol. 9, no. 1, pp. 58–66. <https://doi.org/10.47475/2500-0365-2024-9-1-58-66> (In Russian)
- Stuckey, M. I., Tulppo, M. P., Kiviniemi, A. M., Petrella, R. J. (2014) Heart rate variability and the metabolic syndrome: a systematic review of the literature. *Diabetes Metabolism Research and Reviews*, vol. 30, no. 8, pp. 784–793. <https://doi.org/10.1002/dmrr.2555> (In English)
- Sudakov, K. V. (2000) *Physiology. Fundamentals and Functional Systems*. Moscow: Meditsina Publ., 784 p. (In Russian)

- Sumerkina, V. A., Golovneva, E. S., Telesheva, L. F. (2016) The markers of dysfunction of endothelium and cytokine profile in patients with metabolic syndrome and abdominal obesity. *Clinical laboratory diagnostics*, vol. 61, no. 7, pp. 408–412. (In Russian)
- Uvarovskaya, B. V., Mel'nik, M. V., Kniazeva, S. A. (2021) Prevalence of risk factors for arterial hypertension among draft age youth. *Systemic Hypertension*, vol. 18, no. 2, pp. 88–93. <https://doi.org/10.26442/2075082X.2021.2.200845> (In Russian)