

Г.А. Софронов¹, В.О. Самойлов², В.М. Клименко¹

¹ ФГБУ «Научно-исследовательский институт экспериментальной медицины»
Северо-Западного отделения РАМН, Санкт-Петербург

²ФГБОУ ВПО «Военно-медицинская академия им. С.М. Кирова»
Министерства обороны Российской Федерации, Санкт-Петербург

От И.П. Павлова — к современным нейронаукам

В статье рассмотрены основные направления научных исследований И.П. Павлова в области нейрофизиологии и прослежено их развитие в современных нейронауках.

Ключевые слова: нервизм, нейронауки, нейрофизиология, эволюция павловского учения.

Иван Петрович Павлов внес весомый вклад не только в нейрофизиологию, но и почти во все нейронауки, включая нейрохиргию, если учесть филигранную хирургическую технику, которой он владел и использовал в операциях на головном мозге (например, декортикацию).

Корни увлечения нейронауками лежат в его происхождении и воспитании, как дома, так и в Рязанских духовном училище и семинарии, а позже — в Санкт-Петербургских университете и Медико-хирургической (с 1881 г. Военно-медицинской) академии.

В духовных учебных заведениях И.П. Павлова учили проникать в души людей и тем самым возбуждали интерес к психической деятельности человека. Однако весьма прилежный семинарист, которым был Иван Павлов, в 18-летнем возрасте многое переосмыслил и вдруг понял, что уважаемые наставники предлагают учащимся ненадежные средства для исследования человеческой души. Ему трудно было примириться с мыслью, что психика лежит за пределами познавательных способностей человека. И тут в его руки попали статьи Д.И. Писарева в «Русском Слове». В них весьма популярный публицист предлагал другой путь в тайны психики — через всемогущее естествознание, которое держит в своих руках ключ к познанию всего мира, включая и человека во всех ипостасях: вегетатике, соматике и психике.

Еще более действенным призывом к естественно-научному изучению психических процессов стала книга

И.М. Сеченова «Рефлексы головного мозга», выпущенная в конце 1867 г. на свободу из-под полуторагодового ареста. Прочитав ее, Иван Петрович принял окончательное решение прекратить обучение в последнем классе духовной семинарии и готовиться к поступлению в Санкт-Петербургский университет.

Поступив туда в 1870 г., юный Павлов попал под сильное влияние И.Ф. Циона, который не разделял мнение И.М. Сеченова о возможности изучения психики физиологическими (объективными) методами, хотя был нервистом в принятом тогда понимании этого термина. Приват-доцент, а позднее профессор И.Ф. Цион изучал в ту пору нервную регуляцию вегетативных процессов. Под его руководством студент Павлов приступил к исследованиям нервной регуляции кровообращения и пищеварения.

И.Ф. Цион был живым посредником между Клодом Бернаром, исповедовавшим нервизм, и И.П. Павловым, который потом достроил учение о нервизме до его современного состояния. В свою очередь, Клод Бернар воспринял идеи нервизма от своего учителя Франсуа Мажанди. основополагающие принципы нервизма проповедовал и Сергей Петрович Боткин, унаследовав их от своего учителя — профессора Московского университета Ивана Тимофеевича Глебова, поклонника французских физиологических школ — колыбели нервизма. К идее нервизма С.П. Боткин пришел и на основе клинических наблюдений.

G.A. Sofronov¹, V.O. Samoylov², V.M. Klimenko¹

¹Federal State Budgetary Institution «Research Institute of Experimental Medicine» under the North-West Branch of the Russian Academy of Medical Sciences

²The Federal State Governmental Military Educational Institution of Higher Professional Education of the Russian Federation Ministry of Defense — Military Medical Academy named after S.M. Kirov

From I.P. Pavlov to Contemporary Neurosciences

The article describes the main areas of research IP Pavlov in the field of neurophysiology, and traced its development in modern neurosciences.

Key words: nervism, neuroscience, neurophysiology, evolution of Pavlov's doctrine.

Под его руководством И.П. Павлов выполнил докторскую диссертацию на тему «Центробежные нервы сердца» и в ней дал четкое определение нервизма, к которому пришел после 10 лет исследовательской работы: «Под нервизмом понимаю физиологическое направление, стремящееся распространить влияние нервной системы на возможно большее количество деятельности организма» [1]. Он считал главной заслугой С.П. Боткина перед физиологией его глубокий и широкий нервизм, который зачастую опережал данные экспериментальных исследований.

Увлечение И.П. Павлова нервизмом было столь сильным, что его совсем не интересовала гуморальная регуляция функций организма. Узнав об открытии секретина У.М. Бейлисом и Э.Г. Старлингом в 1902 г., он не на шутку расстроился, перепроверил результаты их эксперимента, убедился в достоверности новых данных и, как обычно делал, снял шляпу перед «господином фактом», но сам в проблему нейрогуморальных взаимодействий не углубился.

Одной из вершин разработки этой проблемы является концепция М.В. Угрюмова: «Развивающийся мозг — полифункциональный эндокринный орган» [2, 3]. Концепцию можно свести к следующим основным положениям:

- 1) дифференцирующийся нейрон функционирует как секреторная клетка до формирования синаптических связей;
- 2) до формирования гематоэнцефалического барьера развивающийся мозг функционирует как эндокринный орган, участвующий в регуляции развития целостного организма;
- 3) период функционирования головного мозга как эндокринного органа непродолжителен, но ему принадлежит ключевая роль в развитии организма, поскольку в это время физиологически активные вещества оказывают в качестве морфогенетических факторов необратимое влияние на периферические органы-мишени.

Психоиммунофизиология — междисциплинарная область, начало которой было положено изучением модулирующих влияний мозга на иммунные функции организма, и развилась она до того уровня, когда мы начали понимать значение реципрокных связей между активностью клеток иммунной системы и центральной нервной системы. Убедительные доказательства передачи сигналов от активированной иммунной системы в мозг и реакции на них нейронов различных структур гипоталамуса были получены в Институте экспериментальной медицины еще в 70-х годах прошлого столетия в работах Е.А. Корневой и В.М. Клименко [4], а позже в других лабораториях страны и за рубежом. В последние десятилетия в Физиологическом отделе им. акад. И.П. Павлова получили развитие исследования нейробиологических основ особо организованной формы поведения, свойственной больным индивидам — «sickness behavior» [5]. Нарушение когнитивных функций у детей и взрослых часто является следствием различных видов патологии неонатального периода (родовых травм, мозговой ишемии, гипоксии, аллергических и инфекционных заболеваний), которые сопровождаются высокой продукцией в клетках нервной и иммунной систем провоспалительных цитокинов. Благодаря этим исследованиям удалось по-новому оценить вклад нейроиммунных взаимодействий в формирование неврологических и психических расстройств в детском возрасте и у взрослых.

Нейроиммунологические проблемы глубоко и широко изучаются В.А. Черешневым и его сотрудниками [6]. Эти вопросы в павловские времена практически не разрабатывались.

В докторской диссертации И.П. Павлова (1883), посвященной центробежным влияниям на сердце, одно из положений выглядело неожиданно, так как относилось к афферентному звену рефлекторных дуг: «обработка физиологии (теперь почти не существующей) периферических окончаний всех центростремительных нервов есть настоящая задача, в которой врач заинтересован в особенности» [7].

Через 14 лет, а потом еще через 20 (в 1917 г.) он утверждал примерно то же: «мы до тех пор не узнаем полного хода животной машины..., пока не познакомимся основательно со специальной раздражимостью периферических окончаний всех центростремительных нервов...» [8]. Ко времени второго издания «Лекций о работе главных пищеварительных желез», из которых взята предыдущая цитата, Иван Петрович уже сформулировал понятие об анализаторе.

В отличие от предшественников, он не сводил анализаторы только к периферическим образованиям («органам чувств»), а включал в них три части: периферическую, проводниковую и центральную. Начиная с 1960-х годов, вместо термина «анализатор» обычно используют другой — «сенсорная система», но ее определение по сути осталось таким же, как и павловское определение анализатора. И.П. Павлов распространил его не только на экстероцептивную, но и на интероцептивную систему: «Нет сомнений, что для организма важен анализ не только внешнего мира — для него также необходимо сигнализирование вверх и анализирование того, что происходит в нем самом... Словом, кроме... внешних анализаторов должны существовать анализаторы внутренние» [9].

По мнению невропатолога М.И. Аствацатурова, сигналы с интероцепторов не вызывают у человека определенных ощущений, но служат источником разнообразных рефлексов и «неосознаваемых эмотивных состояний». Развивая павловскую концепцию о внутреннем анализаторе, В.Н. Черниговский создал учение об интероцепции [10]. Интероцептивный анализатор включает механо-, осмо-, термо-, хеморецепторы. И.П. Павлов уделял наибольшее внимание хеморецепции, особенно экстероцептивным «химическим анализаторам» — вкусовому и обонятельному.

В последние годы благодаря использованию генетически-модифицированных животных, методов иммуногистохимии и гибридизации *in situ* во вкусовых клетках был идентифицирован ряд сигнальных и рецепторных белков, реагирующих на вкусовые агенты. Эти исследования проводятся как за рубежом, так и в России, в частности в лаборатории молекулярной физиологии Института биофизики клетки РАН (в Пушино), возглавляемой С.С. Колесниковым [11]. Сотрудники лаборатории установили, что синаптическая передача вкусовых клеток на нервные терминалы осуществляется коннексами, а медиатором служит аденозинтрифосфат.

Иван Петрович не изучал синаптическую передачу, но, говоря о проблемах современных нейронаук, нельзя оставить без внимания вопросы синаптологии, тем более, что в России они разрабатываются на высоком уровне в лабораториях Л.Г. Магазаника (Институт эволюционной физиологии и биохимии И.М. Сеченова), А.А. Зефирова и Е.Е. Никольского (Казанский медицинский университет).

В докторской диссертации Р.А. Романова, посвященной молекулярным механизмам вкусовой рецепции, затронута еще одна важная проблема, интересовавшая И.П. Павлова с 1870-х годов. Речь идет о нервной трофике. Предположение о наличии влияний нервной системы на обмен веществ в тканях существовало во врачебной среде с незапамятных времен. Павлов писал: «Я в лаборатории, однако, не экспериментально, а тоже клинически, постоянно склонялся к заключению клиницистов о существовании особых трофических нервов» [12].

Важный шаг в исследовании механизмов нервной регуляции трофики тканей сделали Л.А. Орбели и А.Г. Гинецинский, установив в эксперименте адапционно-трофические влияния симпатической нервной системы на скелетную мышцу [13]. Менее известны представления Л.А. Орбели о трофической иннервации вкусовых клеток. К базальному полюсу вкусовой клетки подходят как афферентные, так и эфферентные волокна, причем последние доминируют. В 1870-е годы физиологи заметили, что при перерезке нервов, иннервирующих язык, вкусовые клетки исчезают. Позднее выяснили, что вкусовая клетка живет 250 ± 50 ч. Следовательно, перерезка нервов языка приводит не к дегенерации существующих вкусовых клеток, а к потере способности образовывать новые. Эфферентные нервные волокна, иннервирующие вкусовые рецепторы, не только регулируют их чувствительность и функциональный потенциал (по Г.В. Фольборту), но и, по-видимому, оказывают морфогенетические эффекты.

На трофику тканей влияют и чувствительные волокна (как давно установил Ф. Мажанди), как вегетативные (симпатические — по данным Л.А. Орбели, А.Г. Гинецинского, Г.Ю. Юрьевой, и парасимпатические — по данным Р. Гейза), так соматические. Однако в проблеме нервной трофики, интересовавшей И.П. Павлова, в настоящее время остается много неясного.

В отличие от вкусовых клеток обонятельные лишены эфферентной иннервации. Обратные связи в обонятельной сенсорной системе замыкаются на клетках обонятельных лукович — структур головного мозга. Обонятельный анализатор — единственная сенсорная система организма, сигналы в которой на пути в кору больших полушарий головного мозга минуют промежуточный мозг, после чего из корковых структур поступают в таламус. Этот важный факт был установлен в комплексных исследованиях посредством электрофизиологических подходов и методов нейровизуализации.

Важной особенностью обонятельного анализатора является его тесное взаимодействие с эндокринной системой. Нарушение обоняния служит ранним симптомом болезни Альцгеймера.

Поражает необычайно высокая чувствительность обонятельной сенсорной системы к одорантам. Одним из ее механизмов является двигательная активность обонятельных жгутиков, расположенных на апикальном полюсе рецепторной клетки — обонятельного нейрона. Беспреданная подвижность жгутиков обеспечивает активный поиск молекул одорантов по механизму, сходному с хемотаксисом в градиенте концентрации пахучего стимула [14]. Сегодня уделяется большое внимание подвижности рецепторных органов в реакциях на раздражители. Например, без движения глаз невозможно зрительное восприятие изображений.

Свои представления об анализаторах И.П. Павлов сформулировал в 1913 г. К тому времени он уже в течение 10 лет изучал высшую нервную деятельность животных.

Учение об анализаторах стало составной частью нового раздела физиологической науки.

Характеризуя значение условных рефлексов, И.П. Павлов утверждал, что они «чрезвычайно усложняют, уточняют и уточняют соотношение между внешним миром и организмом... Так как внешняя среда при своем чрезвычайном разнообразии вместе с тем находится в постоянном колебании, то безусловных связей, как связей постоянных, недостаточно и необходимо дополнение их условными рефлексами, временными связями» [15].

С позиций кибернетики, высшая нервная деятельность, присущая животным и человеку, способна регулировать функции организма в стохастически изменяющейся среде. Она обеспечивает форпостное (упреждающее) регулирование функций организма, которое предвосхищает грядущие события и подготавливает к ним регулируемую систему.

Учение о высшей нервной деятельности получило развитие в трудах учеников и последователей И.П. Павлова как в нашей стране, так и за рубежом. Выяснением механизма образования условных рефлексов, включая условное торможение, занимались Л.А. Орбели, П.С. Купалов, П.К. Анохин, К.В. Судаков, Э.А. Асратян, Н.А. Подкопаев, Ф.П. Майоров, Л.Г. Воронин, М.Н. Ливанов, А.Б. Коган, Н.П. Бехтерева, Ю.М. Конорский, Г.В. Скипин, возглавлявшие большие научные коллективы.

В научных школах Л.А. Орбели и Ю.М. Конорского изучались взаимоотношения между корой больших полушарий головного мозга, так называемыми подкорковыми образованиями, и вегетативной нервной системой. К.М. Быков, А.Н. Крестовников, М.А. Усиевич, В.Н. Черниговский, Э.Ш. Айрапетянц, И.Т. Курцин, И.А. Булыгин исследовали условно-рефлекторную регуляцию висцеральных систем, анализировали кортико-висцеральные взаимоотношения в норме и при патологии, открыли interoцептивные условные рефлексы.

Работы И.П. Павлова по эволюции высшей нервной деятельности нашли продолжение в исследованиях Л.А. Орбели, Л.Г. Воронина, Д.А. Бирюкова, Е.М. Крепса, Ю.П. Фролова, А.А. Волохова, Б.И. Баяндрова, Н.А. Рожанского. Им и их сотрудникам удалось установить закономерности филогенеза и онтогенеза условных рефлексов.

Мысли И.П. Павлова о «чрезвычайной прибавке» в высшей нервной деятельности человека по сравнению с животными развивали Л.А. Орбели, Н.И. Красногорский, А.Г. Иванов-Смоленский, Н.И. Касаткина, М.М. Кольцова и руководимые ими научные коллективы.

В патологическую физиологию высшей нервной деятельности большой вклад внесли М.К. Петрова, А.Д. Сперанский, А.С. Вишневский, А.О. Долин, А.Г. Иванов-Смоленский, С.Н. Давиденков, В.Х. Гент и их ученики.

Весьма плодотворным оказался электрофизиологический анализ высшей нервной деятельности, который проводили М.Н. Ливанов, С.А. Стариков, А.Б. Коган, В.С. Русинов, Г.В. Гершуни, Н.П. Бехтерева, П.Г. Костюк, А.И. Ройтбак, Г. Джаспер, Г. Уолтер, Ф. Морелл, А. Гасто, А. Фессар, К. Лишак, Я. Буреш, Н. Иошии, Р. Эрнандес-Пеон и многие другие отечественные и зарубежные физиологи.

Активными пропагандистами павловского учения и метода условных рефлексов за рубежом были В.Х. Гент, Ю.М. Конорский, С. Миллер, М. Минковский, Э. Гутман, Я. Мысливечек, И. Голубарж, Д. Матеев, В. Бакалска,

Х. Лиддел, Л. Пикенхайн, Г. Маринеску, А. Крейнделер, И. Тен-Кате, Г.Ф. Николаи, Т. Хаяши.

Для И.П. Павлова, слышавшего в юности на лекциях университетских профессоров А.Н. Бекетова и К.Ф. Кесслера страстную проповедь эволюционного учения, допускавшую в немалой степени ламаркизм, было немудрено предполагать, что условные рефлексы могут превращаться в безусловные. Один из его сотрудников (Н.П. Студенцов) получил в экспериментах данные о наследовании приобретенных навыков условно-рефлекторной деятельности, хотя с развитием генетики вопрос о наследовании приобретенных свойств считался закрытым. К сожалению, Иван Петрович поторопился обнародовать результаты опытов Н.П. Студенцова, и на его голову посыпались опровержения генетиков, включая Т.Х. Моргана и Н.К. Кольцова. И.П. Павлов поручил своему помощнику Е.А. Ганике повторить опыты Н.П. Студенцова. Результат оказался отрицательным. Свое фиаско Иван Петрович пережил очень тяжело, но тут же потребовал, чтобы в набор издававшейся книги «Лекции о работе больных полушарий головного мозга» было включено примечание, в котором говорилось, что опыты по исследованию предрасположенности в образовании условных рефлексов у мышей оценены им как крайне недостоверные, и вопрос о наследственной передаче условных рефлексов и наследственной предрасположенности к их приобретению остался открытым.

Для исследования генетики высшей нервной деятельности была создана биостанция в Колтушах (ныне Институт физиологии имени И.П. Павлова РАН). В составе этого Института сейчас работают лаборатории Нейрогенетики (заведующая Е.В. Савватеева-Попова) и Сравнительной генетики поведения (заведующий Н.Г. Камышев).

На генетические исследования И.П. Павлов опирался при изучении типов высшей нервной деятельности. Эти работы имели выход в клиническую практику. Сотрудники Павлова установили, что у людей художественного склада (типа) невротическое состояние развивается в форме истерии, у пациентов мыслительного типа — психастении, а у людей среднего склада — неврастении. Этот и ряд других факторов были получены в павловских клиниках нервных болезней и психиатрии, которые организовали Институт экспериментальной медицины в 1931 г. Базой психиатрической клиники стала больница для душевнобольных на пятой линии, а клиники неврозов — Александровская больница на 15-й линии Васильевского острова. В психиатрической клинике работал с 1931 по 1936 гг. С.Н. Давиденков. Союз Павлова и Давиденкова оказался весьма плодотворным.

«Мое отношение к психиатрическому материалу... — говорил Иван Петрович, — значительно отличается от обычного отношения специалистов. Я... все время остаюсь стоять на чисто физиологической точке зрения, постоянно выражая для себя психическую деятельность больных в определенных физиологических понятиях и словах... Из моих ранних работ по кровообращению и пищеварению я вынес прочное убеждение в больших услугах, которые может оказывать клиническая казуистика — бесконечный ряд всевозможных патологических вариаций и комбинаций функций организма — физиологическому мышлению» [16].

Итогом павловского обследования более 200 больных стала нейродинамическая концепция неврозов. С ноября 1931 г. по 19 февраля 1936 г. в дополнение к павлов-

ским физиологическим средам, проводимым в Институте физиологии, И.П. Павловым проводились Клинические среды.

Обследование пациентов в клиниках способствовало изучению когнитивных (познавательных) процессов: сознания, мышления, речи, памяти. Правда, возможности для их физиологического (объективного) изучения в павловские времена были невелики. Нынешний уровень нейронаук позволяет значительно глубже вникнуть в механизмы познавательной деятельности мозга. Современные нейрофизиологические, нейробиохимические и нейробиологические исследования когнитивных процессов подтверждают предсказания И.П. Павлова о векторе развития биологии, включая нейробиологию, в направлении клеточной и молекулярной физиологии.

В речи «Памяти Гейденгайна» на заседании общества русских врачей 23 октября 1897 г. И.П. Павлов назвал своего учителя «клеточным физиологом, представителем той физиологии, которая должна сменить нашу современную органную физиологию и которую можно считать предвестницей последней ступени науки о жизни — физиологии живой молекулы» [17]. Результаты исследований биологических объектов на клеточном и молекулярном уровнях довольно успешно экстраполируются с животных на человека, что весьма актуально для связей физиологии с клиникой. Примером может служить изучение механизмов толерантности мозга [18].

В статье «Ответ физиолога психологам» И.П. Павлов в 1932 г. сформулировал три основных принципа современной рефлекторной теории: детерминизма, анализа и синтеза, структурности [19]. Среди них принцип анализа и синтеза служит основой познавательной деятельности мозга. Современное исследование этого вопроса методами вызванных вербальных потенциалов, магнитно-резонансной томографии и позитронно-эмиссионной томографии привело к гипотезе информационного синтеза [20].

Названные методы теперь широко применяются в клинике для диагностики на основе нейровизуализации. В Институте мозга человека РАН, в котором позитронно-эмиссионный томограф стал работать раньше, чем в других учреждениях нашей страны, исследуют злокачественные опухоли, определяют, какие их части растут наиболее активно, и на эти «точки роста» направляют лечебные усилия. Вместе с тем продолжаются физиологические исследования функционирования детектора ошибок, который в головном мозге, по представлениям Н.П. Бехтеревой, формирует поведение. Эти работы развивают учение И.П. Павлова о динамическом стереотипе.

При изучении механизмов деятельности мозга человека Ю.Е. Шелепин [21] использует функциональную магнитно-резонансную томографию для выявления тех зон коры больших полушарий головного мозга, которые вовлекаются в решение определенных задач разной степени сложности. Удалось установить различия мозговой деятельности при пассивном наблюдении за объектом и активном выборе наблюдаемого объекта.

В этих исследованиях подтвердилось предположение И.П. Павлова о движении возбуждения и торможения в коре больших полушарий головного мозга, их непрерывной сменяемости, функциональной мозаичности. Это была гениальная догадка, которая получила обоснование в энцефалоскопии (М.Н. Ливанов и В.М. Ананьев), а теперь и посредством нейровизуализации. Об особенностях творческого облика И.П. Павлова хорошо сказал А.Ф. Самойлов: «Пользуясь авторитетом Гельмгольца,

поставившего одного из величайших физиков, которых знал мир, Фарадея, рядом с поэтом Гете как пример поэтического откровения... я позволю себе включить в эту группу Ивана Петровича. Его непосредственное чутье истины в сфере физиологических функций животного организма представляется действительно каким-то чудом, откровением поэта» [22]. Примерно так же его характеризовал А.Л. Чижевский: «В учении Ивана Петровича Павлова меня всегда поражали два явления: необычайная простота эксперимента и возможность именно с помощью этой простоты увидеть насквозь бездну человеческой психики и установить основные принципы ее работы... аналог Павлову в физико-химии — Майкл Фарадей... Оба, конечно, гении, без всяких оговорок, проникшие в природу вещей с помощью по-детски наивных способов. В этом их величие и бессмертие» [23].

Провозглашенный И.П. Павловым принцип структурности реализуется как на макро-, так и на микроуровнях исследования нервной ткани. Многие тайны открылись морфологам после изобретения конфокальной микроскопии. Примером может служить объемная реконструкция, позволяющая по данным конфокальной микроскопии выяснить взаиморасположение различных клеток в гетерогенной структуре нервной ткани [24].

Развитие комплексных подходов привело в конце прошлого века к новой методологии изучения нервной ткани, основанной на иммуноцитохимических методиках. В сочетании с конфокальной лазерной микроскопией эти методики приобретают роль «золотого стандарта» в нейроморфологии.

И.П. Павлов не имел собственных нейроморфологических работ, не был клиницистом, но оказал сильное

влияние на развитие всех нейронаук. Его имя известно далеко за пределами России. С 1993 г. в Колтушах («столице условных рефлексов») работает Международный научный центр им. И.П. Павлова на базе Института физиологии им. И.П. Павлова РАН. Центр сотрудничает со многими зарубежными научными учреждениями, включая прежде всего те, в которых развиваются нейронауки.

В истории физиологии много имен. Из них трудно выделить даже десяток самых выдающихся. И все же при постройке в 1958 г. нового здания физиологической лаборатории Лейденского университета — колыбели современной медицины — скульптор Освальд Венкебах высек по сторонам главного входа четыре скульптуры: У. Гарвея с сердцем в правой руке, А. Бертольда, прижимающего к своей груди петуха с гордо поднятым гребнем, К. Бернара, держащего на ладони печень, И.П. Павлова с головным мозгом в своих руках. Это дань Ивану Петровичу Павлову как величайшему физиологу всех времен и народов, который достиг наибольших успехов именно в нейронауках.

Благодарность

В подготовке статьи нам оказали помощь Г.М. Богомоллова, В.В. Давыдов, А.Л. Зефирова, С.С. Колесников, Д.Э. Коржевский, Е.А. Корнева, С.В. Медведев, Е.Е. Никольский, А.А. Петухов, А.А. Редкокаша, Р.А. Романов, Е.А. Рыбникова, Е.В. Савватеева-Попова, М.О. Самойлов, М.Г. Хотин, Ю.Е. Шелепин, М.В. Угрюмов. Выражаем им глубокую благодарность.

REFERENCES

1. Pavlov I.P. Polnoe sobranie sochinenii. Izdanie vtoroe dopolnennoe. Tom I. *M.—L.: Izd-vo AN SSSR*. 1951. S. 197.
2. Ugrumov M.V. *Neurochem. Res.* 2010; 35: 837–850.
3. Ugrumov M.V. et al. *Mol. Cell. Endocrinol.* 2012; 348: 78–86.
4. Immunofiziologiya. Pod red. E.A. Kornevoi. *SPb.: Nauka*, 1993. 684 s.
5. Klimenko V.M. Tsitokiny i neurobiologiya povedeniya bol'nogo. V kn.: *Osnovy neuroendokrinologii*. Pod red. V.G. Shalyapinoi i P.D. Shabanova. *SPb.: Elbi-SPb.* 2005. s. 249–306.
6. Chereshevnev V.A. Yushkov B.G., Klimin V.G., Lebedeva E.V. *Immunofiziologiya. Ekaterinburg: Izd-vo UrO RAN*. 2002. 260 s.
7. Pavlov I.P. Polnoe sobranie sochinenii. Izdanie vtoroe dopolnennoe. Tom I. *M.—L.: izd-vo AN SSSR*. 1951. S. 198.
8. Pavlov I.P. Polnoe sobranie sochinenii. Izdanie vtoroe dopolnennoe. Tom II, kn. 2. *M.—L.: izd-vo AN SSSR*. 1951. S. 91.
9. Pavlov I.P. Polnoe sobranie sochinenii. Izdanie vtoroe dopolnennoe. Tom III, kn. 1. *M.—L.: izd-vo AN SSSR*. 1951. S. 211.
10. Chernigovskii V.N. *Interotseptory. M.: Medgiz*. 1960. 660 s.
11. Romanov R.A., Bystrova M.F., Rogachevskaya O.A., Kolesnikov S.S. Identifikatsiya ionnykh kanalov TRPM5 vo vkusovykh kletkakh II tipa. *Neirofiziologiya/Neurophysiology* 2011; 43(3): 201–210.
12. Pavlov I.P. Polnoe sobranie sochinenii. Izdanie vtoroe dopolnennoe. Tom I. *M.—L.: izd-vo AN SSSR*. 1951. S. 577.
13. Orbeli L.A. Izbrannye trudy v pyati tomakh. Tom vtoroi. *Adaptatsionno-troficheskaya funktsiya nervnoi sistemy. M.—L.: izd-vo AN SSSR*. 1962. S. 53–67.
14. Samoilo V.O., Bigdai E.V. Molekulyarnye osnovy samoregulyatsii dvigatel'noi aktivnosti obonyatel'nykh zhgutikov. V kn. *Sistemnaya samoregulyatsiya funktsii organizma*. Tom 16. *M.: NII Normal'noi fiziologii imeni P.K. Anokhina*. 2011. S. 189–201.
15. Pavlov I.P. Polnoe sobranie sochinenii. Izdanie vtoroe dopolnennoe. Tom III, kn. 1. *M.—L.: izd-vo AN SSSR*. 1951. S. 356.
16. Pavlov I.P. Polnoe sobranie sochinenii. Izdanie vtoroe dopolnennoe. Tom III, kn. 1. *M.—L.: izd-vo AN SSSR*. 1951. S. 347.
17. Pavlov I.P. Polnoe sobranie sochinenii. Izdanie vtoroe dopolnennoe. Tom VI, kn. 1. *M.—L.: izd-vo AN SSSR*. 1951. S. 107.
18. Samoilo V.O., Rybnikova E.A. Molekulyarno-kletochnye i gormonal'nye mekhanizmy indutsirovannoi tolerantnosti mozga k ekstremal'nym faktoram sredy. *Rossiiskii fiziol. zhurn. imeni I.M. Sechenova* 2012; 98(1): 108–126.
19. Pavlov I.P. Polnoe sobranie sochinenii. Izdanie vtoroe dopolnennoe. Tom III, kn. 1. *M.—L.: izd-vo AN SSSR*. 1951. S. 164.
20. Ivanitskii A.M. Fiziologicheskie mekhanizmy soznaniya. V kn.: *Sistemnyi podkhod v fiziologii*. Pod obshechei redaktsiei K.V. Sudakova. Tom 12. *M.*: 2004. S. 78–89.
21. Shelepin Yu.E., Fokin V.A., Kharauzov A.K., Foreman N., Pronin S.V., Vakhrameeva O.A., Chikhman V.N. Lokalizatsiya metodami neuroikoniki mekhanizmov prinyatiya reshenii ob uporyadochennosti tekstur. *Opticheskii zhurn.* 2011; 78(12): 57–69.
22. Samoilo V.O. Izbrannye stat'i i rechi. *M.—L.*: 1946. S. 99.
23. Chizhevskii A.L. *Vsya zhizn'. M.: «Sovetskaya Rossiya»*. 1974. 208 s.
24. Korzhevskii D.E. Teoreticheskie osnovy i prakticheskoe primenenie metodov immunogistokhimii. *SPb.: SpetsLit*. 2012. 110 s.

КОНТАКТНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Софронов Генрих Александрович, доктор медицинских наук, профессор, академик РАМН, директор научно-исследовательского института экспериментальной медицины Северо-Западного отделения РАМН, академик-секретарь Северо-Западного отделения РАМН

Адрес: 197376, Санкт-Петербург, ул. Академика Павлова, д. 12

Тел.: (812) 234-68-68, **факс:** (812) 234-94-89

E-mail: iem@iemrams.ru

Самойлов Владимир Олегович, доктор медицинских наук, профессор, член-корреспондент РАМН, заведующий кафедрой нормальной физиологии Военно-медицинской академии им. С.М. Кирова

Адрес: 194044, С.-Петербург, ул. Комиссара Смирнова, д. 12

Тел.: (812) 542-22-81

E-mail: redkokasha@mail.ru

Клименко Виктор Матвеевич, доктор медицинских наук, профессор, заведующий Физиологическим отделом им. И.П. Павлова Научно-исследовательского института экспериментальной медицины Северо-Западного отделения РАМН

Адрес: 197376, Санкт-Петербург, ул. Академика Павлова, д. 12

Тел. (812) 234-99-37, **факс:** (812) 234-93-26

E-mail: klimenko_victor@mail.ru