



УДК 57.011: 575.1+575.2

<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-3-240-253>

Иван Петрович Павлов и генетика высшей нервной деятельности в Институте физиологии им. И. П. Павлова

Н. Г. Лопатина¹, А. В. Медведева¹, М. Б. Павлова¹, Н. А. Дюжикова^{✉1}

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

Сведения об авторах

Нина Георгиевна Лопатина,
SPIN-код: 2856-6180,
ScopusAuthorID: 35526198700,
ORCID: 0000-0003-1392-4002,
e-mail: lopatina_ng@infran.ru

Анна Владимировна Медведева,
SPIN-код: 4291-9615,
ScopusAuthorID: 16689705800,
ORCID: 0000-0001-7989-8746,
e-mail: medvedevanna@infran.ru

Марина Борисовна Павлова,
SPIN-код: 6457-5630,
ScopusAuthorID: 55159027700,
ORCID: 0000-0002-3674-906X,
e-mail: pavlova@infran.ru

Наталья Алековна Дюжикова,
SPIN-код: 6206-3889,
ScopusAuthorID: 6603486439,
ORCID: 0000-0002-7550-118X,
e-mail: dyuzhikova@infran.ru

Для цитирования:

Лопатина, Н. Г., Медведева, А. В., Павлова, М. Б., Дюжикова, Н. А. (2021) Иван Петрович Павлов и генетика высшей нервной деятельности в Институте физиологии им. И. П. Павлова. *Интегративная физиология*, т. 2, № 3, с. 240–253.
<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-3-240-253>

Получена 24 июня 2021; прошла рецензирование 20 июля 2021; принята 21 июля 2021.

Финансирование: Работа не имела финансовой поддержки.

Права: © Н. Г. Лопатина, А. В. Медведева, М. Б. Павлова, Н. А. Дюжикова (2021). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии ССВУ-NC 4.0.

Аннотация. В статье приводится краткий очерк истории учения И. П. Павлова об условных рефлексах, на долгие годы определившего программу исследований института, руководимого академиком Л. А. Орбели, и его значения в развитии новых научных направлений — генетики поведения (высшей нервной деятельности), нейрогенетики, физиологической генетики. Приведены сведения о роли профессора М. Е. Лобашева, выявлении и подчеркивании новых граней в учении И. П. Павлова об условных рефлексах, показавшего значение механизма условного рефлекса в координации многоклеточного организма в процессе тканевой и клеточной дифференциации, в ускорении адаптации организма к экстремальным факторам внешней среды (и таким образом «в какой-то мере выводящего организм из-под контроля элиминирующих факторов внешней среды»), функциональной преемственности в передаче индивидуально приобретаемого опыта между поколениями (и таким образом обеспечивая «сигнальную наследственность», необычайно расширившую приспособительные возможности организма). Описывается вклад профессоров М. Е. Лобашева и В. В. Пономаренко в дальнейшее развитие теории нервизма И. П. Павлова, гипотетически предположивших и экспериментально подтвердивших существенную роль нервной системы в регуляции активности генетического аппарата, в том числе самих нейронов по принципу обратной связи в соответствии с текущими нуждами организма, требованиями внешней среды и индивидуальным опытом. Освещены новые современные направления в исследованиях генетики поведения и нейрогенетики. Подчеркивается мировое признание учения И. П. Павлова об условных рефлексах и его роль в анализе теоретических генетических, биологических и физиологических проблем, в практике сельского хозяйства, медицины и педагогики.

Ключевые слова: Иван Петрович Павлов, Леон Абгарович Орбели, Михаил Ефимович Лобашев, физиология, биология, генетика условного рефлекса, исторический аспект.

I. P. Pavlov and higher nervous activity genetics in Pavlov Institute of Physiology

N. G. Lopatina¹, A. V. Medvedeva¹, M. B. Pavlova¹, N. A. Dyuzhikova^{✉1}

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

Authors

Nina G. Lopatina,
SPIN: 2856-6180,
ScopusAuthorID: 35526198700,
ORCID: 0000-0003-1392-4002,
e-mail: lopatina_ng@infran.ru

Anna V. Medvedeva,
SPIN: 4291-9615,
ScopusAuthorID: 16689705800,
ORCID: 0000-0001-7989-8746,
e-mail: medvedevanna@infran.ru

Marina B. Pavlova,
SPIN: 6457-5630,
ScopusAuthorID: 55159027700,
ORCID: 0000-0002-3674-906X,
e-mail: pavlova@infran.ru

Nataliya A. Dyuzhikova,
SPIN: 6206-3889,
ScopusAuthorID: 6603486439,
ORCID: 0000-0002-7550-118X,
e-mail: dyuzhikova@infran.ru

For citation:

Lopatina, N. G., Medvedeva, A. V.,
Pavlova, M. B., Dyuzhikova, N. A.
(2021) I. P. Pavlov and higher
nervous activity genetics in Pavlov
Institute of Physiology. *Integrative
Physiology*, vol. 2, no. 3, pp. 240–253.
<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-3-240-253>

Received 24 June 2021;
reviewed 20 July 2021;
accepted 21 July 2021.

Funding: This study had no
financial support.

Copyright: © N. G. Lopatina,
A. V. Medvedeva, M. B. Pavlova,
N. A. Dyuzhikova (2021). Published
by Herzen State Pedagogical
University of Russia. Open access
under CCBY-NC License 4.0.

Abstract. The article provides a brief outline of the history of the Pavlov teachings about conditioned reflexes, which for many years determined the research program of the Institute headed by Academician L. A. Orbeli, and about its importance in the development of new scientific directions—behavioral genetics (higher nervous activity), neurogenetics, physiological genetics. Information about the role of Professor M. E. Lobashev, identifying and emphasizing new facets in the Pavlov teachings on conditioned reflexes, who showed the importance of the conditioned reflex mechanism in the coordination of a multicellular organism in the process of tissue and cell differentiation, in accelerating the adaptation of the organism to extreme environmental factors (and thus “to some extent, taking the organism out of the control of eliminating environmental factors”), functional continuity in the transfer of individually acquired experience between generations (and thus providing “signal heredity”, which has unusually expanded the adaptive capabilities of the organism). The contribution of professors M. E. Lobashev and V. V. Ponomarenko in the further development of I. P. Pavlov's teaching, who hypothetically suggested and experimentally confirmed the essential role of the nervous system in the regulation of the genetic apparatus activity, including the neurons themselves, in accordance with the current needs of the organism, the requirements of the external environment and individual experience. New modern trends in studies of genetics of behavior and neurogenetics are highlighted. The article emphasizes the world recognition of the Pavlov teachings on conditioned reflexes and his role in the analysis of theoretical genetic, biological and physiological problems, in the practice of agriculture, medicine and pedagogy.

Keywords: Ivan P. Pavlov, Leon A. Orbeli, Michail E. Lobashev, physiology, biology, genetics of the conditioned reflex, historical aspect.

Ивана Петровича Павлова по праву следует считать основателем отечественной генетики высшей нервной деятельности. Он создал мощную идейную (теория условного рефлекса) и материальную (лаборатория экспериментальной генетики высшей нервной деятельности и питомник для разведения и скрещивания собак) базы для исследования в этой области. Он разработал Программу исследований в области генетики ВНД, которую затем успешно

реализовала блестящая плеяда отечественных физиологов (Л. А. Орбели, В. К. Крассуский, Викт. К. Федоров, В. В. Пономаренко и мн. др.) и генетиков (М. Е. Лобашев, Л. В. Крушинский, С. Н. Давиденков, Н. А. Крышова и др.).

Интерес к генетике возник у И. П. Павлова в связи с его желанием понять эволюционные механизмы формирования врожденной безусловно-рефлекторной базы индивидуально приобретаемых организмом условных рефлексов.

В те годы (середина 10-х годов прошлого века) корпускулярная теория наследственности только еще зарождалась, и в биологии были сильны идеи ламаркизма. Поэтому не было ничего удивительного в предположении о том, что «все наши безусловные рефлексы были когда-то условными» (Павлов 1954, 618). Как известно, опыты одного из молодых учеников И. П. Павлова Николая Павловича Студенцова, казалось бы, прекрасно подтверждали возможность наследования условного рефлекса. Действительно, в течение пяти поколений число опытов, необходимых для образования условных связей у мышей, упало с 300 до 5–7 (Павлов 1951а, 471). Воодушевленный таким успехом Павлов рассказал об этом во время своей заграничной поездки физиологам Эдинбурга (1923 г.), несмотря на предупреждение отечественных генетиков (Н. К. Кольцов). По словам генетика Н. К. Кольцова (Кольцов 1967, 113), «они выслушали его с большим интересом и поверили». В американском журнале “Science” появилась статья, излагающая доклад И. П. Павлова. И в ней — предсказание: «у шестого или седьмого поколения мышей условный рефлекс родителей на звонок превратится в безусловный». Но этого не произошло. Восьмое поколение мышей тестировал уже другой сотрудник И. П. Павлова Е. А. Ганике. «Весь опыт был хорошо заново механизирован», как вспоминает Н. К. Кольцов: «мыши быстро после 5–7 опытов научились приходить на звонок». На вопрос Н. К.: “А пробовали ли Вы проводить через этот опыт таких мышей, предки которых не обучались?” Ответ был решительным: “Пробовал. Достали мышей из другого города, чтобы не было сомнений. В этом аппарате они обучались также через 5–7 опытов”» (Кольцов 1967, 113). Недоразумение было окончательно разъяснено. В 1927 году в газете «Правда» (№ 106 от 13 мая 1927 года) было опубликовано письмо И. П. Павлова, в котором говорилось: «...опыты с наследственной передачей условных рефлексов у... мышей... не подтверждаются, так что я не должен причисляться к авторам, стоящим за эту передачу».

Этот эпизод из истории генетики ВНД можно было бы и не вспоминать, если бы на него не ссылались в борьбе с генетиками (1948 г.) и физиологами (1950 г.), если бы имя великого ученого и светлого человека не было бы использовано мракобесами для разгрома истинной науки. Парадоксально, но факт, что отсутствие работ по наследственному закреплению условных рефлексов ставилось в вину ученику Павлова, второму великому физиологу Л. А. Орбели,

возглавившему после смерти Учителя его Институт, тщательно проанализировавшему и постаравшемуся развить те идеи, которые были заложены в Программе И. П. Павлова. Именно отсутствие работ в этом ложном направлении послужило одним из поводов к отстранению Орбели от должности. Уже в конце 1960-х годов в журнале «Природа» дискуссия на тему «наследуются ли условные рефлексы» вспыхнула еще раз. Окончательную черту под ней подвел акад. Д. К. Беляев (Беляев 1968, 121), досконально разобрав этот вопрос и заключив, что «мысль об адекватной наследственной изменчивости выглядит не более обоснованной, чем наивная мечта о перпетуум мобиле. В 1920-х годах этот вопрос еще мог обсуждаться в научном плане. Успехи молекулярной генетики довели до предельной прозрачности и ранее ясные причины того, что благоприобретенные признаки не наследуются». И далее: «...именно способность организмов заново вырабатывать характер поведения, наиболее адекватный в конкретной жизненной ситуации, обеспечивает оптимальное приспособление животных. В этом огромное биологическое значение наследования условных рефлексов, как и всех других изменений фенотипа, развившихся у организма под влиянием условий среды в пределах определенной генотипом нормы реакции» (Беляев 1968, 122).

«Перед генетикой сегодняшнего дня стоит задача — научиться управлять мутационным процессом, овладеть направленной наследственной изменчивостью и на этой основе эволюцией организма» (Беляев 1968, 123).

Неудачная попытка вторгнуться в чужую область знаний не обескуражила И. П. Павлова, а, напротив, заставила обратить серьезное внимание на смежные области биологии, на генетику. Многолетние наблюдения за поведением собак показали, что разные собаки ведут себя по-разному. Одни собаки, будучи приведенными в камеру для выработки условного рефлекса, начинают вырываться, биться, визжат, скулят, могут даже начать испражняться, другие, напротив, спокойны, деловиты, вскакивают на стол, проявляя лишь легкую ориентировочную реакцию. Систематизируя свои наблюдения и наблюдения своих сотрудников, И. П. Павлов (Павлов 1953) пришел к заключению о существовании неких типов (темпераментов) высшей нервной деятельности, которые оказалось возможным классифицировать по Гиппократу и выделить четыре типа: сангвиники, флегматики, холерики, меланхолики. В основу классификации были положены комбинации трех

основных свойств нервных процессов — силы, уравновешенности и подвижности раздражительного (возбудительного) и тормозного процессов. Позднее И. П. Павлов предупреждал: «Природа ... представляет массу переходов, массу градаций. Вариации и промежуточные типы нервной системы. Для понимания всех этих особенностей надо в голове держать возможные и действительно существующие в огромном количестве переходные типы» (Павлов 1949е, 264). «Вот теперь перед нами проходит разнообразие переходных типов. Конечно, их нужно знать, чтобы охватить с должным пониманием все вариации в людской массе... Мы постоянно должны вести списки этих промежуточных типов и обращать на них внимание» (Павлов 1949е, 267).

Первый пункт Программы и заключался в изучении врожденных типов (генотипов) высшей нервной деятельности, их классификации, принципов и методов их определения и характера наследования. Комбинируя родительские пары, И. П. Павлов планировал получать потомство с заданными свойствами. С этой целью в Колтушах была основана биостанция специально для исследования характера наследования типов высшей нервной деятельности (1929–1933 гг.). На фасаде здания центральной Лаборатории И. П. Павлов распорядился начертать аршинными буквами «Экспериментальная генетика высшей нервной деятельности», а перед зданием поставил бюст основателя классической генетики Грегора Менделя (Войно-Ясенецкий 1983, 55). Вспоминает Н. К. Кольцов (Кольцов 1967, 113–114): «И вот Иван Петрович Павлов строит планы организации нового большого и длительного эксперимента по изучению генетики темперамента собак. Для этого надо было организовать большой питомник для разведения собак, причем и первые производители, и их потомки в течение ряда поколений должны подвергаться экспериментальной проверке на темперамент. Советское правительство пошло навстречу этим начинаниям Ивана Петровича и отпустило большие средства на организацию станции по изучению генетики темперамента. В 1934 году я посетил Ивана Петровича в Колтушах. Тогда он сам наблюдал за постройкой лаборатории и питомника. Он с восторгом говорил мне о своем новом деле и развивал планы на будущее. Было трогательно видеть, как 85-ти летний ученый с таким воодушевлением приступает к работе, результаты которой могут быть получены лишь через десяток лет» (Кольцов 1967, 113–114).

Уолтер Бредфорд Кеннон, посетивший лабораторию экспериментальной генетики высшей

нервной деятельности во время заседания конгресса, вспоминает: «Павлов работал над проблемой наследования свойств нервной системы. Он скрещивал собак разных типов нервной деятельности и изучал полученные результаты» (Кеннон 1967, 288). А вот как говорил об этом сам И. П. Павлов на одной из «сред»: «Вы знаете, что в Колтушах теперь отделяется особая лаборатория, в которой будут разрабатываться вопросы генетики высшей нервной деятельности. Следовательно, всех животных, которые пойдут на эти генетические опыты, надо точно диагностировать» (Павлов 1949b, 26). «Когда мы говорим о типах нервной системы, то говорим, с чем животное рождается, что дано прямо с места рождения» (Павлов 1949b, 28). В созданной лаборатории И. П. Павлов планировал, подбирая для скрещивания самцов и самок с соответствующими свойствами, получать как идеальные нервные типы, так и самые захудалые, слабые. С энтузиазмом И. П. Павлов сообщает о первых успехах на избранном поприще. Предоставим ему слово: «Я считаю эти опыты торжеством Колтушской лаборатории, которая будет заниматься генетикой высшей нервной деятельности. Теперь я уверен в том, что Лаборатория будет правильно носить вывеску “Экспериментальная генетика высшей нервной деятельности”. Тут хорошо видно, что у родных братьев оказалась действительно одинаковая наследственно обусловленная подвижность» (Павлов 1949c, 408). Павлов в то же время выражает сожаление, что ему еще не удалось собрать в Колтушах большую группу ученых-генетиков. Он разговаривает с наркомом здравоохранения Г. Н. Каминским (1933 г.), которого убеждает в необходимости ввести во всех медвузах курсы генетики. О значении генетики И. П. Павлов говорит и на похоронах своего сына Всеволода, умершего от рака. Эту болезнь он считал наследственной: «Всеволод, даю тебе слово, что мучительный конец твоей надломленной и рано оборванной жизни не пропадет даром. Я имею некоторый голос среди молодежи. Этим голосом я расскажу твою роковую историю. Она лишней раз толкнет людское внимание в сторону уже давно известной важнейшей научной истины законов наследственности Менделя. Воплотившись, сделается жизненным правилом, а истина освободит человека из-под груди скорбей и обеспечит ему здоровое и радостное существование» (Павлова 1967, 360). И. П. Павлов верил в генетику.

...С первых же шагов определение типов нервной системы, в частности — силы нервных процессов, встретило большие трудности.

Поначалу все трусливые собаки, проявлявшие особое беспокойство в камере для изучения условных рефлексов и в установке, были отнесены И. П. Павловым к собакам слабого типа. В то же время специальные тесты на силу нервных процессов показывали обратное. Трусливые собаки, вздрагивающие от каждого шороха, обладали сильными нервными процессами. В чем дело? Анализ такого рода фактов позволил Павлову прийти к заключению, что «кроме генотипа, то есть прирожденных свойств нервной системы, должно признавать фенотип — характер, то есть такие черты, которые создаются условиями воспитания» (Павлов 1951a, 457). И далее: «Сейчас у нас есть поразительный пример пса, у которого генотип резко расходится с фенотипом. С одной стороны, это очень сильный пес, он легко выдерживает сильные раздражители, великолепно демонстрирует повышенную пищевую возбудимость, а рядом с этим имеет неимоверно развитую пассивно-оборонительную реакцию, так что, когда он переводится из одной камеры в другую, то не может работать нормально до полутора месяцев. В последний раз с ним произошел чрезвычайно интересный позорный случай. В камере упала какая-то чашка и разбилась. Испуг собаки сопровождался мочеиспусканием и дефекацией. Это чрезвычайно интересная иллюстрация тюремной собаки и противоречий в отношениях генотипа с фенотипом» (Павлов 1949d, 119). Это положение И. П. Павлов считал возможным распространить и на человека. На одной из «сред» он говорит: «Мы теперь стоим на том, что имеются врожденные качества человека, а с другой стороны и привитые ему обстоятельства жизни. Это ясно. Значит, если речь идет о врожденных качествах, это будет тип нервной системы, а если дело идет о характере, то это будет смесь прирожденных наклонностей, влечений, впечатлений» (Павлов 1949f, 244).

Изучение роли воспитания, влияния среды на формирования характера можно считать вторым пунктом Программы исследований И. П. Павлова в области генетики высшей нервной деятельности.

Поначалу Павлов высказывал соображение о том, что на поведении сказывается воспитание, в то время как тип нервной системы (темперамент) остается неизменным. Это совершенно правильное и по современным меркам положение должно быть откорректировано. Была признана и экспериментально доказана возможность усовершенствования основных свойств нервных процессов (силы, уравновешенности и подвижности) под влиянием упражнения. В качестве

примера И. П. Павлов приводит эксперимент на собаке Пострел (Павлов 1949a, 140). В протоколе одной из «сред» записано: «Прежде Пострел считался возбудимым типом и часто давал срывы в сторону возбуждения. Однако тренировка укрепила его тормозную функцию и теперь его приходится считать сильнейшим из уравновешенных». И далее: «Пострел располагает тормозной функцией, которая будучи в начале недостаточной, при тренировке смогла развиваться до чрезвычайной силы и уравновесить сильный возбудительный процесс». И снова И. П. Павлов перекидывает «мостик» от собаки к человеку. В протоколе этого же заседания записано: «И. П. считает, что, если и нельзя говорить о свободе воли, но тем не менее тренировкой можно достигнуть большой степени управления своей волей».

Изучение способов тренировки, совершенствование врожденных свойств нервных процессов — третья большая задача Программы исследований И. П. Павлова в области генетики высшей нервной деятельности.

Изучение темпераментов животных и человека, которым Павлов занимался в последние годы, привело его к постановке проблемы экспериментальной патологии высшей нервной деятельности и нейро- и психопатологии человека. Первые Павловские клиники были организованы в сентябре 1931 года при Институте экспериментальной медицины. Нервная клиника была открыта на базе нервно-психиатрической больницы (на 15-й линии Васильевского острова). Ее заведующим был сначала проф. Б. Н. Бирман, а затем — проф. С. Н. Давиденков. Психиатрическая клиника была организована на базе психиатрической больницы им. Балинского (на 5-й линии Васильевского острова). Этой клиникой руководил проф. А. Г. Иванов-Смоленский. Клиники были тесно связаны с экспериментальными лабораториями Павлова. Родословные больных тщательно анализировались с целью выделения генетических детерминант и возможного влияния жизненных обстоятельств. А на животных ставились эксперименты с целью понять, какой именно тип нервной системы, какие свойства основных нервных процессов могут быть поставщиками в определенных условиях (и в каких именно) тех или иных нейро- и психопатологий человека (истерии, неврастении, астении и т. д. и т. п.).

Изучение наследственных и средовых факторов риска, условий воспитания можно считать четвертым пунктом Программы по исследова-

нию в области генетики высшей нервной деятельности.

Наблюдения за формированием условного рефлекса привели Павлова к необходимости выделить еще одно самостоятельно существующее свойство нервной системы, а именно ее тонус. «Значение тонуса коры больших полушарий — говорит И. П. Павлов, — факт хорошо нам известный, но его нужно подчеркнуть. Значение его настолько велико, что каждый из наших условников в каждый момент должен иметь его в голове» (Павлов 1949f, 207).

И, наконец, шестым пунктом Программы следует считать пожелание И. П. Павлова расширить видовой состав животных по изучению типов нервной системы и их генетики. Начало этим исследованиям было положено самим Павловым, который начал изучать высшую нервную деятельность шимпанзе, а его сотрудники использовали низших животных — асцидий (Е. М. Крепс), рыб (Ю. П. Фролов) и т. д.

Последнюю «среду» (за неделю до смерти) Иван Петрович Павлов провел 19 февраля 1936 года (Павлов 1949g, 415). На заседании, как обычно, обсуждались текущие дела, касавшиеся в основном уточнения способов определения врожденных типологических особенностей нервной системы у собак (о последовательном влиянии отношения ритма раздражителей и др.). Последние слова Ивана Петровича: «Тут одно обстоятельство нужно объяснить отдельно: почему раздражительный процесс в виде отношения держится дольше, чем тормозный. Это единственное еще затруднение. Теперь некогда уже. Я напомнил вам фактическую часть. А вы об этом подумайте. До свидания» (Павлов 1949g, 415).

27 февраля 1936 года Ивана Петровича Павлова не стало. Как же распорядились его наследием потомки? После смерти И. П. Павлова Биологическую станцию и Лабораторию экспериментальной генетики высшей нервной деятельности в Колтушах возглавил его ученик, 36 лет проработавший с ним, — Леон Абгарович Орбели. В 1939 году на базе Биостанции был создан Институт сравнительной физиологии высшей нервной деятельности, который вскоре был переименован в Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. Орбели стал директором Института, а также и Физиологического института им. И. П. Павлова АН СССР в Ленинграде. По воспоминаниям современников, Орбели так поставил дело, что коллектив обоих институтов представлял собой единую научную семью. Вспоминает А. В. Войно-Ясенецкий:

«Условия работы в Институте были идеальными. Лаборатории имели все необходимое по тому времени оборудование и преданный делу штат обслуживающих работников. Большой хорошо организованный виварий давал возможность содержать в нем в прекрасных условиях не только собак, требуемых для продолжения исследований генетики высшей нервной деятельности, начатых здесь еще Павловым, но и других разнообразных животных. В специальном заведении жили и работали на науку шимпанзе и низшие обезьяны, в других лабораториях вили гнезда птицы, и в инкубаторе ждали своей очереди попасть на эксперимент куриные эмбрионы. Не были забыты и насекомые, а амфибии и рыбы добывались в близлежащих озерах и болотах. В системе Института были и две клиники — нервная и психиатрическая — со своими физиологическими лабораториями. Все это давало возможность вести работу в широком эволюционном плане — от моллюска до человека, здорового и больного. Подобного Института не было в мире. Хотя в структуре Института значилось много лабораторий и заведующих ими, только в Лаборатории генетики высшей нервной деятельности было до десятка научных сотрудников, в остальных не больше двух-трех человек» (Войно-Ясенецкий 1983, 51).

В послевоенные годы исследования Института приобрели еще больший размах. Кстати, во время войны удалось сохранить часть собак из павловского генетического стада. В 1945 году Институт оказался в системе Академии медицинских наук, что очень благоприятствовало расширению исследований эволюции функций нервной системы от простейших ее механизмов до высшей нервной деятельности. Медики понимали их значение для теории медицины (Войно-Ясенецкий 1983).

В руководимых Л. А. Орбели Институтах генетика ВНД разрабатывалась в трех лабораториях. Рассматривая вопрос о наследовании типологических особенностей нервной системы как завещание великого учителя, Леон Абгарович взял на себя руководство этими исследованиями, оставив в неприкосновенности планы и методы исследования своего учителя. Продолжая в точном соответствии с планом Павлова исследования на собаках, Орбели считал возможным расширить исследования по проблеме наследственности типов высшей нервной деятельности, поручив Е. А. Ганике (давнему сотруднику Павлова) разработку на белых мышцах, а И. И. Канаеву — в нервной клинике. Не остались без внимания и плодовые мушки

дрозофилы (излюбленный объект классической генетики), у которых Р. А. Мазинг пыталась проследить наследование поведенческих особенностей при скрещивании особей с разным генотипом (Войно-Ясенецкий 1983, 55). Генетическими проблемами занимались и физиологи Л. В. Крушинский, В. К. Красусский, В. К. Федоров, А. Н. Промптов. В клинике продолжал работать известный невропатолог С. Н. Давиденков. Ими и другими исследователями продолжалась разработка стандартов по определению основных свойств нервных процессов — силы, уравновешенности, подвижности, а также характера их наследования. Ими впервые были выявлены некоторые закономерности в наследовании этих свойств нервных процессов, в частности явление матроклинии. Изучая родословную собак (виляцкие лайки) с той или иной формой оборонительного поведения, Л. В. Крушинский пришел к заключению, что оно имеет наследственную основу (Крушинский 1960). Л. В. Крушинский впервые показал значение уровня возбудимости (тонуса) нервной системы в реализации этих врожденных поведенческих программ. Клинические исследования были обобщены в книге С. Н. Давиденкова «Эволюционные и генетические проблемы в нейропатологии» (Давиденков 1947). Большое место в генетике высшей нервной деятельности отводилось изучению роли условных рефлексов в уточнении и перестройке врожденной безусловнорефлекторной базы. Вот как об этом пишет сам Орбели: «Работа Павлова по изучению условных рефлексов является аналогом работы химика-синтетика, в отличие от работы химика-аналитика, изучая процессы в нервной системе, И. П. взял за основу изучение вырабатывающегося нового рефлекторного акта и вскрыл те закономерности, которым подчинено формирование новых рефлексов и вклинивание этих новых рефлексов в ту врожденную деятельность, которая уже имелась налицо у животного, мало того, вклинивание новых рефлексов в совокупность тех безусловных врожденных и приобретенных условных рефлексов, которые животное накопило уже в своей индивидуальной жизни. Вот эти непрерывные возникновения новых реакций, их переплетение, их взаимное подавление, те противоречия, которые возникают в деле использования сравнительно ограниченного числа рефлекторных аппаратов, которыми располагает животное, вот это представляет собой картину того диалектического развития нервной системы, которое составляло центр внимания И. П.» (Орбели 1950, 168). И далее: «Условные рефлексы стро-

ятся на базе врожденных рефлексов, они с ними вступают в конфликт, они их перестраивают, и непрерывно в течение всей индивидуальной жизни идет эта перестройка. Приходится считаться с тем, что степень возможности этих перестроек не одинакова у разных представителей животного мира и на разных этапах онтогенетического развития» (Орбели 1950, 169). Эти мысли, основанные на анализе экспериментов, проводимых А. Н. Промптовым и Е. В. Лукиной (Промптов 1947), не только послужили прологом анализа инстинктов у насекомых с использованием метода условных рефлексов (Лопатина 1971), но и заложили основу эволюционно-генетическим подходам к проблемам высшей нервной деятельности, разработка которых началась отечественными учеными позднее. Леон Абгарович Орбели и работающие с ним по проблеме высшей нервной деятельности сотрудники занимали четкую позицию классической генетики. В беседах с сотрудниками Л. А. Орбели посмеивался над заявлениями Лысенко о том, что «если бы Л. А. захотел, он года за два бы смог показать изменения под влиянием средовых воздействий типа нервной системы собак» (Войно-Ясенецкий 1983, 98). Л. А. Орбели решительно заявил о своих взглядах в предисловии к книге С. Н. Давиденкова. Он писал: «Появление книги Сергея Николаевича Давиденкова “Эволюционные и генетические проблемы в нейропатологии” надо считать настоящим торжеством советской науки» (Войно-Ясенецкий 1983, 101).

Однако в 1948 году на августовской сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина классическая генетика была подвергнута, как известно, критике. Уступая просьбам некоторых сотрудников Института, Орбели согласился обсудить поднятые на сессии вопросы на общем собрании. На собрании выступило всего несколько человек, потребовавших увольнения генетиков Канаева и Мазинг. «После этих выступлений Орбели заявил, что он никого не уволит. Единственным, кого он согласился уволить, был бюст Г. Менделя. Уволенными оказались и дрозофилы. Их Мазинг (без ведома Орбели) выпустила на свободу. Они собрались в стайку и улетели в неизвестном направлении, однако вскоре были обнаружены на потолке башенки, венчающей дом И. П. Павлова. Это дало повод острословам для шуточного утверждения, что мушки хотели найти защиту у великого физиолога» (Войно-Ясенецкий 1983, 513).

Окончательно подвела черту под этими исследованиями печально известная сессия двух

академий АМН и АН СССР, состоявшаяся в июле 1950 года. Орбели был снят со всех своих должностей. Ему оставили лишь маленькую лабораторию с четырьмя сотрудниками в Естественно-научном институте им. П. Ф. Лесгафта. Колтушский институт был слит с Институтом физиологии им. И. П. Павлова АН СССР. Директором его стал К. М. Быков. Не можем не отметить «большой душевной стойкости великого физиолога, нашедшего в себе силы великодушно отнестись к временным слабостям отдельных коллег из его окружения» (Воино-Ясенецкий 1983, 156). Мы думаем, всем понятно, что это были за слабости. Последуем примеру Л. А. Орбели и мы — не станем называть фамилии тех, кто принял участие, мягко говоря, в критике работ своего учителя и, даже более того, попытался возродить исследования по наследованию приобретенных свойств нервных процессов, как это предписывала сессия двух Академий. Нет нужды говорить о том, что получилось в результате. Вскоре эти исследования были забыты даже их авторами. Сложившаяся ситуация не могла не затормозить исследований по генетике высшей нервной деятельности. Затормозила, но не прервала. Эстафету подхватил генетик Михаил Ефимович Лобашев. Опального генетика (он был уволен из Университета в 1948 году) для руководства создаваемой лаборатории физиологии низших животных (первоначально — лаборатории по переделке безусловных рефлексов) еще в феврале 1949 года в возглавляемый им Институт в Колтушах пригласил академик Л. А. Орбели. Так же, как и И. П. Павлов в свое время любил повторять, что он физиолог и не желает заходить в чуждые ему области науки, М. Е. Лобашев заявлял, что он не физиолог. Но он, на наш взгляд, как никто другой, проник в самую суть учения И. П. Павлова, в самую суть метода условных рефлексов, усмотрел глубокий биологический смысл в феномене условного рефлекса, показал его значимость для физиологии и генетики. То, что И. П. Павлов наметил, как говорится, пунктиром, М. Е. Лобашев сформулировал ясно и четко. Принцип условных рефлексов стал доминантой научного творчества М. Е. Лобашева, а метод условных рефлексов — основным орудием для исследования адаптивных процессов в организме — от регуляции событий на клеточном уровне до самых сложных форм поведения. По М. Е. Лобашеву (Лобашев 1964, 7–9), механизм временной связи мог возникнуть до образования специализированных нервных клеток на основе синхронной сопряженной адаптации недифференцированных

клеток к одновременно действующим факторам внешней среды. Напомним слова И. П. Павлова: «Временная нервная связь есть универсальное физиологическое явление в животном мире и в нас самих» (Павлов 1951b, 125).

По М. Е. Лобашеву, механизм временной связи приобрел в ходе эволюции несколько значений, закрепленных естественным отбором в генетической системе вида животных:

1) Временная связь могла играть роль механизма координации многоклеточного организма в процессе тканевой и клеточной дифференциации.

2) Временная связь (условный рефлекс) — механизм активного индивидуального приспособления к внешней среде.

3) Временная связь участвует в процессе онтогенетической адаптации к действию безусловных, и что особенно важно подчеркнуть, в том числе — экстремальных факторов внешней среды. Эта роль условного рефлекса, как нам представляется, еще недостаточно оценена современниками, хотя полученные Лобашевым и его учениками (В. Б. Савватеев, В. В. Пономаренко) факты полностью подтвердили справедливость этого положения (Лобашев, Савватеев 1959; Пономаренко 1976). Сочетание воздействия экстремального фактора среды (например, высокой температуры, сильного звука) с основным пищевым подкреплением приводило в эксперименте к устойчивому повышению резистентности организма. При этом условный рефлекс служил механизмом повышения уровня возбудимости (тонуса) нервной системы. Неспецифическая роль условного рефлекса в повышении уровня функциональной активности нервной системы, способствующего более быстрой и эффективной мобилизации защитных сил организма (Лопатина, Пономаренко 1987), в полной мере проявилась в экспериментах по адаптации животных, стоящих на разных ступенях филогенетического развития (гидра, пиявка, дрозофила, рыбы, куры), к разного рода экстремальным факторам среды (Пономаренко 1976). Такая адаптация приводит к глубокой перестройке не только поведения, но и функционирования органов и тканей, «глубоким изменениям в функциональных свойствах ЦНС, способным сохраняться длительное время» (Лобашев 1957, 39). «Механизм временной связи как бы увеличивает размах нормы реакции онтогенетических функциональных адаптаций, чем способствует повышению роли индивидуального приспособления и в какой-то мере выводит организм из-под контроля элиминирующих факторов среды» (Лобашев 1961, 7).

Добавим, что механизм условного рефлекса, согласно которому одновременно активируемые нейроны связываются друг с другом, лег в основу развития идеи нейропластичности и в настоящее время широко используется с практической целью восстановления функций травмируемого мозга (Дойдж 2011).

4) Возникновение и совершенствование временной связи явилось механизмом «сигнальной наследственности», «обеспечивающей функциональную преемственность опыта между поколениями, родителями и потомством, членами сообщества или стада, а для человека — преемственность цивилизации» (Лобашев 1961, 4). «Сигнальная наследственность может намного опережать генеративную наследственность. Темпы эволюции первой, вероятно, иные чем второй, так как накопление индивидуального опыта может осуществляться значительно быстрее» (Лобашев 1961, 10). «Сигнальная наследственность приобретает особое значение для понимания развития человека и его цивилизации. Возникновение речи, слова как “сигнала сигналов” могло создать наиболее благоприятные условия для прогресса и возрастания роли именно сигнальной или, как ее можно еще назвать, условной наследственности, обеспечивающей преемственность опыта между поколениями и членами общества на основе физиологического механизма временной связи» (Лобашев 1961, 10).

Сформулированные Лобашевым представления о сигнальной наследственности были для него не только научной концепцией, но и этическим принципом, побуждающим человека отдавать людям все свои способности для того, чтобы увеличивать общее духовное состояние и оставить свой неповторимый след в обществе.

И, наконец, последнее:

5) Индивидуальный опыт (временная нервная связь, условный рефлекс) участвует в регуляции генетических и цитогенетических процессов.

К этому заключению, положившему начало новому, чрезвычайно плодотворному направлению в науке — физиологической генетике и ее части — нейрогенетике, генетике высшей нервной деятельности, М. Е. Лобашев шел долгие годы. Подробное описание пройденного пути, фактов, полученных сотрудниками руководимых М. Е. Лобашевым и В. В. Пономаренко лабораторий, кафедры генетики ЛГУ и многими другими отечественными и зарубежными исследователями (Amir, Stewart 1998), позволивших прийти к такому заключению, содержится в работах В. В. Пономаренко (Камышев и др. 1981; Лопатина, Пономаренко 1978; Пономарен-

ко 1976). Здесь хочется отметить только, что первые шаги в этом направлении были сделаны М. Е. Лобашевым в 1947 году, впервые высказавшим в докторской диссертации гипотезу о системном (организменном) контроле генетических и цитогенетических процессов. А заключительным «аккордом», явившимся итогом проведенных исследований и доводящим теорию невизма И. П. Павлова до логического конца, прозвучало положение, высказанное ученицей М. Е. Лобашева В. В. Пономаренко в 1970-е годы: «Одной из важнейших функций нервной системы является регуляция активности генетического аппарата, в том числе — самих нейронов, по принципу обратной связи в соответствии с текущими нуждами организма, требованиями внешней среды и его индивидуальным опытом» (Пономаренко 1970).

Таким образом, М. Е. Лобашев сумел, ассимилировав идеи И. П. Павлова, объединить усилия физиологов и генетиков в решении общепроцессуальной проблемы — «как происходит адаптивная реализация наследственной информации у многоклеточного организма, каким образом эти сложно организованные системы могут влиять на генетические процессы» (Лопатина, Пономаренко 1978, 124), а также дочерних проблем — нейропластичности и памяти.

В 1960-х годах М. Е. Лобашев вернулся в Ленинградский государственный университет и возглавил кафедру генетики и селекции. В середине 1960-х был восстановлен памятник Грегору Менделю. По колтушской легенде его бюст был сохранен завхозом, поскольку имел инвентарный номер. Примерно в это же время была реабилитирована в качестве объекта исследования и плодовая мушка дрозофила.

Прошли годы...

Сбылась мечта И. П. Павлова о молекулярной генетике высшей нервной деятельности. Фундаментальные основы высших функций мозга (механизмов адаптивного поведения, процессов нейропластичности, обучения и памяти) исследуются на молекулярном уровне, генетическом и эпигенетическом в норме и при патологии.

Возникло новое направление исследований — нейрогеномика — изучение роли архитектуры генома, 3D-конформации ДНК и отдельных последовательностей ДНК при их сетевом взаимодействии в контроле функций нервной системы в норме и при патологии.

Используются экспериментальные модели животных филогенетического ряда от млекопитающих до беспозвоночных (обезьяна — крыса — пчела — дрозофила — моллюск), что

позволяет приблизиться к выявлению древних универсальных молекулярных механизмов адаптации/дезадаптации и специализированных молекулярных функций мозга, определению факторов риска нарушений в его работе и выявлению мишеней для их последующей профилактики, направленной коррекции.

Внедрены новые генетические методы исследования, в частности бинарная генетическая система GAL/UAS, что позволяет изучать влияние нокдауна гена в конкретных областях мозга, изменять активность определенных групп нейронов. Используются методы секвенирования ДНК, нозерн-блоттинга, ОТ-ПЦР в реальном времени, конфокальная микроскопия для изучения механизмов, определяющих влияние гена на поведение.

В настоящее время реализуют идеи И. П. Павлова и М. Е. Лобашева в Институте физиологии, который носит имя И. П. Павлова, три генетические лаборатории: 1) старейшая лаборатория, созданная И. П. Павловым, — лаборатория генетики высшей нервной деятельности, 90 лет которой исполняется в 2023 году (зав. лаб. — д. б. н. Н. А. Дюжикова); 2) лаборатория сравнительной генетики поведения, созданная М. Е. Лобашевым, 70 лет которой исполнилось в августе 2020 года (зав. лаб. — д. б. н. Н. Г. Камышев); 3) сравнительно молодая лаборатория нейрогенетики, созданная в 1997 году и возглавляемая д. б. н. Е. В. Савватеевой-Поповой. Генетические представления и методы исследования широко используются и другими лабораториями нашего института для решения физиологических проблем.

Прошло более века с того момента, когда Иван Петрович Павлов произнес свою знаменитую Мадридскую речь (1903), на которой впервые прозвучало понятие «условный рефлекс». С течением времени все больше и больше осознаешь величие этого человека, который дал исследователям универсальный метод познания

живой материи, позволяющий изучать интимнейшие механизмы и устанавливать связи между сложнейшими формами поведения и молекулярно-генетическими явлениями.

Учение И. П. Павлова об условных рефлексах уже давно получило мировое признание, давно вышло за пределы нашего Отечества и широко используется в анализе теоретических генетических, биологических и физиологических проблем и в практике сельского хозяйства, медицины и педагогики.

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

Н. Г. Лопатина: разработка концепции обзора, написание рукописи.

А. В. Медведева: обсуждение и редактирование рукописи.

М. Б. Павлова: подготовка рукописи для публикации.

Н. А. Дюжикова: обсуждение концепции, окончательная подготовка рукописи.

Author contributions

N. G. Lopatina: development of the concept of the review, writing of the manuscript.

A. V. Medvedeva: discussion and editing of the manuscript.

M. B. Pavlova: preparation of the manuscript for publication.

N. A. Dyuzhikova: discussion of the concept, final preparation of the manuscript.

Литература

- Беляев, Д. К. (1968) Научный прогресс и старые заблуждения. *Природа*, № 11, с. 121–123.
- Войно-Ясенецкий, А. В. (1983) Главы из жизни Л. А. Орбели. В кн.: *Л. А. Орбели в воспоминаниях современников: К 100-летию со дня рождения*. Л.: Наука, с. 50–61.
- Давиденков, С. Н. (1947) *Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии*. Л.: Изд-во ГИУВ, 382 с.
- Дойдж, Н. (2011) *Пластичность мозга. Потрясающие факты о том, как мысли способны менять структуру и функции нашего мозга*. М.: Эксмо, 215 с.
- Камышев, Н. Г., Савватеева, Е. В., Пономаренко, В. В. (1981) О нейрогормональных факторах регуляции генетических и цитогенетических процессов. В кн.: В. Н. Черниговский (ред.). *Руководство по физиологии. Физиологическая генетика и генетика поведения*. Л.: Наука, с. 156–190.
- Кеннон, К. Дж. (1967) Дружба И. П. Павлова с У. Б. Кенноном. В кн.: Е. М. Крепс (ред.). *И. П. Павлов в воспоминаниях современников*. Л.: Наука, с. 285–288.
- Кольцов, Н. К. (1967) Труд жизни великого биолога. В кн.: Е. М. Крепс (ред.). *И. П. Павлов в воспоминаниях современников*. Л.: Наука, с. 111–116.

- Крушинский, А. В. (1960) *Формирование поведения животных в норме и патологии*. М.: Изд-во МГУ, 264 с.
- Лобашев, М. Е. (1957) О направленном формировании свойств высшей нервной деятельности в онтогенезе. В кн.: И. А. Барышников (ред.). *Вопросы физиологии сельскохозяйственных животных. Труды первого и второго совещаний*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 35–39.
- Лобашев, М. Е. (1961) Сигнальная наследственность. В кн.: *Исследования по генетике. Вып. 1*. Л.: Изд-во ЛГУ, с. 3–11.
- Лобашев, М. Е. (1964) О проблеме эволюции временной связи. В кн.: *Эволюция временных связей: материалы симпозиума*. Сухуми: Алашари, с. 7–9.
- Лобашев, М. Е., Савватеев, В. Б. (1959) *Физиология суточного ритма животных*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 259 с.
- Лопатина, Н. Г. (1971) *Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы (Apis mellifera L.)*. Л.: Наука, 156 с.
- Лопатина, Н. Г., Пономаренко, В. В. (1978) Новые главы в науке — биология и генетика условного рефлекса. В кн.: С. Г. Инге-Вечтомов (ред.). *М. Е. Лобашев и проблемы современной генетики*. Л.: Изд-во ЛГУ, с. 109–134.
- Лопатина, Н. Г., Пономаренко, В. В. (1987) Исследование генетических основ высшей нервной деятельности. В кн.: А. С. Батуев (ред.). *Руководство по физиологии. Физиология поведения. Нейробиологические закономерности*. Л.: Наука, с. 9–59.
- Орбели, Л. А. (1950) Выступление. В кн.: *Научная сессия, посвященная проблемам физиологического учения академика И. П. Павлова. 28 июня — 4 июля. Стенографический отчет*. М.: Изд-во АН СССР, с. 164–177.
- Павлов, И. П. (1949а) Пример исключительного значения тренировки тормозного процесса (Среда 29 апреля 1931 г.). В кн.: Л. А. Орбели (ред.). *Павловские среды. Протоколы и стенограммы физиологических бесед: В 3 т. Т. I. Стенограммы 1929–1933 гг.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 139–140.
- Павлов, И. П. (1949б) Вопрос о классификации типов нервной системы и характеристика отдельных проб по определению типа нервной системы. (Среда 27 сентября 1933 г.). В кн.: Л. А. Орбели (ред.). *Павловские среды. Протоколы и стенограммы физиологических бесед: В 3 т. Т. II. Стенограммы 1933–1934 гг.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 26–34.
- Павлов, И. П. (1949с) Генетическое значение чрезвычайной подвижности нервной системы у «Лиса» и «Змея». Преваляирование раздражительного процесса у «Лиса» и тормозного у «Змея» (Среда 30 мая 1934 г.). В кн.: Л. А. Орбели (ред.). *Павловские среды. Протоколы и стенограммы физиологических бесед: В 3 т. Т. II. Стенограммы 1933–1934 гг.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 408–410.
- Павлов, И. П. (1949д) Еще раз о фенотипе. Первичный биологический рефлекс осторожности, панический рефлекс детей, пассивно-оборонительный рефлекс и ориентировочный рефлекс (наблюдения и самонаблюдения) (Среда 14 ноября 1934 г.). В кн.: Л. А. Орбели (ред.). *Павловские среды. Протоколы и стенограммы физиологических бесед: В 3 т. Т. II. Стенограммы 1933–1934 гг.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 542–544.
- Павлов, И. П. (1949е) Вариации и промежуточные типы нервной системы (Среда 13 ноября 1935 г.). В кн.: Л. А. Орбели (ред.). *Павловские среды. Протоколы и стенограммы физиологических бесед: В 3 т. Т. III. Стенограммы 1935–1936 гг.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 264–267.
- Павлов, И. П. (1949ф) Замечания о книге Кречмера «Строение тела и характер». Черты типа и черты характера (Среда 23 октября 1935 г.). В кн.: Л. А. Орбели (ред.). *Павловские среды. Протоколы и стенограммы физиологических бесед: В 3 т. Т. III. Стенограммы 1935–1936 гг.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 244–246.
- Павлов, И. П. (1949г) О последовательном влиянии отношения (ритма) раздражителей (Среда 19 февраля 1936 г.). В кн.: Л. А. Орбели (ред.). *Павловские среды. Протоколы и стенограммы физиологических бесед: В 3 т. Т. III. Стенограммы 1935–1936 гг.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 414–415.
- Павлов, И. П. (1951а) Новые исследования по условным рефлексам. В кн.: *Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных: Условные рефлексы. Сборник статей, докладов, лекций и речей*. 7-е изд., с прил. М.: Медгиз, с. 469–472.
- Павлов, И. П. (1951б) Краткий очерк высшей нервной деятельности. В кн.: *Полное собрание сочинений: в 6 т. Т. 3. Кн. 2*. 2-е изд. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 125.
- Павлов, И. П. (1953) *Физиологическое учение о типах нервной системы, темпераментах тожд.* Киев: Госмедиздат УССР, 20 с.
- Павлов, И. П. (1954) Об инстинкте и темпераменте (Среда 29 ноября 1933 г.). В кн.: К. М. Быков (ред.). *Павловские клинические среды: Стенограммы заседаний в нервной и психиатрической клиниках (1931–1933 гг.)*. Т. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 618–619.
- Павлова, Е. С. (1967) Воспоминание о И. П. Павлове. В кн.: Е. М. Крепс (ред.). *И. П. Павлов в воспоминаниях современников*. Л.: Наука, с. 354–362.
- Пономаренко, В. В. (1970) О некоторых молекулярных и системных аспектах генетического контроля поведения. В кн.: *XI съезд Всесоюзного Физиологического общества им. И. П. Павлова: в 2 т. Т. 1*. Л.: Наука, с. 97–101.

- Пономаренко, В. В. (1976) Генетика поведения. В кн.: М. Е. Лобашев, С. Г. Инге-Вечтомов (ред.). *Физиологическая генетика*. Л.: Медицина, с. 350–381.
- Промптов, А. Н. (1947) Опыт классификации имитационных явлений на основе экспериментального изучения поведения птиц. *Физиологический журнал*, т. 33, № 5, с. 595–601.
- Amir, S., Stewart, J. (1998) Induction of Fos expression in the circadian system by unsignaled light is attenuated as a result of previous experience with signaled light: A role for Pavlovian conditioning. *Neuroscience*, vol. 83, no. 3, pp. 657–661. [https://www.doi.org/10.1016/s0306-4522\(97\)00514-9](https://www.doi.org/10.1016/s0306-4522(97)00514-9)

References

- Amir, S., Stewart, J. (1998) Induction of Fos expression in the circadian system by unsignaled light is attenuated as a result of previous experience with signaled light: A role for Pavlovian conditioning. *Neuroscience*, vol. 83, no. 3, pp. 657–661. [https://www.doi.org/10.1016/s0306-4522\(97\)00514-9](https://www.doi.org/10.1016/s0306-4522(97)00514-9) (In English)
- Belyaev, D. K. (1968) Nauchnyj progress i starye zabluzhdeniya [Scientific progress and old misconceptions]. *Priroda*, no. 11, pp. 121–123. (In Russian)
- Davidenkov, S. N. (1947) *Evolyutsionno-geneticheskie problemy v nevropatologii [Evolutionary and genetic problems in neuropathology]*. Leningrad: GIUV Publ., 382 p. (In Russian)
- Doidge, N. (2011) *The brain that changes itself: Stories of personal triumph from the frontiers of brain science*. Moscow: EKSMO Publ., 215 p. (In Russian)
- Kamyshev, N. G., Savvateeva, E. V., Ponomarenko, V. V. (1981) O nejrogormonal'nykh faktorakh regulyatsii geneticheskikh i tsitogeneticheskikh protsessov [About neurohormonal factors of regulation of genetic and cytogenetic processes]. In: V. N. Chernigovskij (ed.). *Rukovodstvo po fiziologii. Fiziologicheskaya genetika i genetika povedeniya [Manual of physiology. Physiological genetics and genetics of behavior]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 156–190. (In Russian)
- Kennon, K. Dzh. (1967) Druzhiba I. P. Pavlova s U. B. Kennonom [The friendship of I. P. Pavlov with W. B. Kennon]. In: E. M. Kreps (ed.). *I. P. Pavlov v vospominaniyakh sovremennikov [I. P. Pavlov in the memoirs of contemporaries]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 285–288. (In Russian)
- Kol'tsov, N. K. (1967) Trud zhizni velikogo biologa [The work of the life of a great biologist]. In: E. M. Kreps (ed.). *I. P. Pavlov v vospominaniyakh sovremennikov [I. P. Pavlov in the memoirs of contemporaries]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 111–116. (In Russian)
- Krushinskij, L. V. (1960) *Formirovanie povedeniya zhivotnykh v norme i patologii [Formation of animal behavior in norm and pathology]*. Moscow: Moscow State University Publ., 264 p. (In Russian)
- Lobashev, M. E. (1957) O napravlenom formirovanii svojstv vysshej nervnoj deyatel'nosti v ontogeneze [On the directed formation of the properties of higher nervous activity in ontogenesis]. In: I. A. Baryshnikov (ed.). *Voprosy fiziologii sel'skokhozyajstvennykh zhivotnykh. Trudy pervogo i vtorogo soveshchanij [Questions of the physiology of farm animals. Proceedings of the first and second meetings]*. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 35–39. (In Russian)
- Lobashev, M. E. (1961) Signal'naya nasledstvennost' [Signal heredity]. In: *Issledovaniya po genetike [Studies in genetics]. Iss. 1*. Leningrad: Leningrad State University Publ., pp. 3–11. (In Russian)
- Lobashev, M. E. (1964) O problem evolyutsii vremennoj svyazi [On the problem of the evolution of temporary communication]. In: *Evolyutsiya vremennykh svyazej: materialy simpoziuma [Evolution of temporary connections: Proceedings of the symposium]*. Sukhumi: Alashari Publ., pp. 7–9. (In Russian)
- Lobashev, M. E., Savvateev, V. B. (1959) *Fiziologiya sutochnogo ritma zhivotnykh [Physiology of the circadian rhythm of animals]*. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., 259 p. (In Russian)
- Lopatina, N. G. (1971) *Signal'naya deyatel'nost' v sem'e medonosnoj pchely (Apis mellifera L.) [Signaling activity in the honey bee colony (Apis mellifera L.)]*. Leningrad: Nauka Publ., 156 p. (In Russian)
- Lopatina, N. G., Ponomarenko, V. V. (1978) Novye glavy v nauke — biologiya i genetika uslovnogo refleksa [New chapters in science — biology and genetics of the conditioned reflex]. In: S. G. Inge-Vechtomov (ed.). *M. E. Lobashev i problem sovremennoj genetiki [M. E. Lobashev and the problems of modern genetics]*. Leningrad: Leningrad State University Publ., pp. 109–134. (In Russian)
- Lopatina, N. G., Ponomarenko, V. V. (1987) Issledovanie geneticheskikh osnov vysshej nervnoj deyatel'nosti [Study of the genetic basis of higher nervous activity]. In: A. S. Batuev (ed.). *Rukovodstvo po fiziologii. Fiziologiya povedeniya. Nevrobiologicheskie zakonomernosti [Manual of physiology. Physiology of behavior. Neurobiological regularities]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 9–59. (In Russian)
- Orbeli, L. A. (1950) Vystuplenie [Speech]. In: *Nauchnaya sessiya, posvyashchennaya problemam fiziologicheskogo ucheniya akademika I. P. Pavlova. 28 iyunya — 4 iyulya. Stenograficheskij otchet [A scientific session devoted to the problems of the physiological teaching of Academician I. P. Pavlov. 28 June — 4 July. Verbatim report]*. Moscow: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 164–177. (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1949e) Variatsii i promezhutochnnye tipy nervnoj sistemy (Sreda 13 noyabrya 1935 g.). [Variations and intermediate types of the nervous system (Wednesday, 13 November 1935)]. In: L. A. Orbeli (ed.). *Pavlovskie sredy. Protokoly i stenogrammy fiziologicheskikh besed: V 3 t. T. III. Stenogrammy 1935–1936 gg.*

- [Pavlov's Wednesdays. Protocols and transcripts of physiological conversations. In 3 vols. Vol. III. Transcripts of 1935–1936]. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 264–267. (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1949f) Zamechaniya o knige Krechmera “Stroenie tela i kharakter”. Cherty tipa i cherty kharaktera (Sreda 23 oktyabrya 1935 g.) [Remarks on Kretschmer's book “Body structure and character”. Type and personality traits (Wednesday, 23 October 1935)]. In: L. A. Orbeli (ed.). *Pavlovskie sredy. Protokoly i stenogrammy fiziologicheskikh besed: V 3 t. T. III. Stenogrammy 1935–1936 gg.* [Pavlov's Wednesdays. Protocols and transcripts of physiological conversations. In 3 vols. Vol. III. Transcripts of 1935–1936]. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 244–246. (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1949a) Primer isklyuchitel'nogo znacheniya trenirovki tormoznogo protsessa (Sreda 29 aprelya 1931 g.) [An example of the exceptional value of training the inhibitory process (Wednesday, 29 April 1931)] In: L. A. Orbeli (ed.). *Pavlovskie sredy. Protokoly i stenogrammy fiziologicheskikh besed: V 3 t. T. I. Stenogrammy 1929–1933 gg.* [Pavlov's Wednesdays. Protocols and transcripts of physiological conversations. In 3 vols. Vol. I. Transcripts of 1929–1933]. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 139–140. (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1949b) Vopros o klassifikatsii tipov nervnoj sistemy i kharakteristika otdel'nykh prob po opredeleniyu tipa nervnoj sistemy (Sreda 27 sentyabrya 1933 g.) [The question of the classification of types of the nervous system and the characteristics of individual samples to determine the type of the nervous system. (Wednesday, 27 September 1933)]. In: L. A. Orbeli (ed.). *Pavlovskie sredy. Protokoly i stenogrammy fiziologicheskikh besed: V 3 t. T. II. Stenogrammy 1933–1934 gg.* [Pavlov's Wednesdays. Protocols and transcripts of physiological conversations. In 3 vols. Vol. II. Transcripts of 1933–1934]. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 26–34. (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1949c) Geneticheskoe znachenie chrezvychajnoj podvizhnosti nervnoj sistemy u “Lisa” i “Zmeya”. Prevalirovanie razdrzhitel'nogo protsessa u “Lisa” i tormoznogo u “Zmeya” (Sreda 30 maya 1934 g.) [The genetic significance of the extreme mobility of the nervous system in “Fox” and “Snake”. The predominance of the irritable process in the “Fox” and the inhibitory process in the “Snake” (Wednesday, 30 May 1934)]. In: L. A. Orbeli (ed.). *Pavlovskie sredy. Protokoly i stenogrammy fiziologicheskikh besed: V 3 t. T. II. Stenogrammy 1933–1934 gg.* [Pavlov's Wednesdays. Protocols and transcripts of physiological conversations. In 3 vols. Vol. II. Transcripts of 1933–1934]. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 408–410. (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1949d) Eshche raz o fenotipe. Pervichnyj biologicheskij refleks ostorozhnosti, panicheskij refleks detej, passivno-oboronitel'nyj refleks i orientirovochnyj refleks (nablyudeniya i samonablyudeniya) (Sreda 14 noyabrya 1934 g.) [Once again about the phenotype. Primary biological reflex of caution, panic reflex of children, passive-defensive reflex and orientation reflex (observation and self-observation) (Wednesday, 14 November 1934)]. In: L. A. Orbeli (ed.). *Pavlovskie sredy. Protokoly i stenogrammy fiziologicheskikh besed: V 3 t. T. II. Stenogrammy 1933–1934 gg.* [Pavlov's Wednesdays. Protocols and transcripts of physiological conversations. In 3 vols. Vol. II. Transcripts of 1933–1934]. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 542–544. (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1949g) O posledovatel'nom vliyaniy otnosheniya (ritma) razdrzhitelej (Sreda 19 fevralya 1936 g.) [On the sequential influence of the attitude (rhythm) of stimuli (Wednesday, 19 February 1936)]. In: L. A. Orbeli (ed.). *Pavlovskie sredy. Protokoly i stenogrammy fiziologicheskikh besed: V 3 t. T. III. Stenogrammy 1935–1936 gg.* [Pavlov's Wednesdays. Protocols and transcripts of physiological conversations. In 3 vols. Vol. III. Transcripts of 1935–1936]. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 414–415 (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1951a) Novye issledovaniya po uslovnym refleksam [New studies on conditioned reflexes]. In: *Dvadsatiletnij opyt ob'ektivnogo izucheniya vysshej nervnoj deyatel'nosti (povedeniya) zhivotnykh: Uslovnye refleksy. Sbornikstatej, dokladov, leksij i rechej* [Twenty-year experience of objective study of higher nervous activity (behavior) of animals: Conditioned reflexes. Collection of articles, reports, lectures and speeches]. Moscow: Medgiz Publ., pp. 469–472. (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1951b) Kratkij ocherk vysshej nervnoj deyatel'nosti [A brief outline of higher nervous activity]. In: *Polnoe sobranie sochineniy* [Full composition of writings]: In 6 vols. Vol. 3. Pt 2. 2nd ed. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., p. 125. (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1953) *Fiziologicheskoe uchenie o tipakh nervnoj sistemy, temperamentakh tozh* [The physiological doctrine of the types of the nervous system, temperaments also]. Kiev: Gosmedizdat USSR, 20 p. (In Russian)
- Pavlov, I. P. (1954) Ob instinkte i temperamente (Sreda 29 noyabrya 1933 g.) [Instinct and temperament (Wednesday, 29 November 1933)]. In: K. M. Bykov (ed.). *Pavlovskie klinicheskie sredy: Stenogrammy zasedanij v nervnoj i psikiatricheskoy klinikakh (1931–1933 gg.)* [Pavlov's clinical Wednesdays: Transcripts of meetings in nervous and psychiatric clinics (1931–1933)]. Vol. I. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 618–619 (In Russian)
- Pavlova, E. S. (1967) Vospominanie o I. P. Pavlove [The memory of I. P. Pavlov]. In: E. M. Kreps (ed.). *I. P. Pavlov v vospominaniyakh sovremennikov* [I. P. Pavlov in the memoirs of contemporaries]. Leningrad: Nauka Publ., pp. 354–362. (In Russian)
- Ponomarenko, V. V. (1970) O nekotorykh molekulyarnykh i sistemnykh aspektakh geneticheskogo kontrolya povedeniya [On some molecular and systemic aspects of genetic control of behavior]. In: *XI s'ezd Vsesoyuznogo Fiziologicheskogo obshchestva im. I. P. Pavlova* [Proceedings of the XI Congress of the All-Union Physiological Society of I. P. Pavlov]: In 2 vols. Vol. I. Leningrad: Nauka Publ., pp. 97–101. (In Russian)

- Ponomarenko, V. V. (1976) Genetika povedeniya [Genetics of behavior]. In: M. E. Lobashev, S. G. Inge-Vechtomov (eds.). *Fiziologicheskaya genetika [Physiological genetics]*. Leningrad: Meditsina Publ., pp. 350–381. (In Russian)
- Promptov, A. N. (1947) Opyt klassifikatsii imitatsionnykh yavlenij na osnove eksperimental'nogo izucheniya povedeniya ptits [Experience of classification of simulation phenomena based on experimental study of bird behavior]. *Fiziologicheskij zhurnal*, vol. 33, no. 5, pp. 595–601. (In Russian)
- Vojno-Yasenetskij, A. V. (1983) Glavy iz zhizni L. A. Orbeli [Chapters from the life of L. A. Orbeli]. In: *L. A. Orbeli v vospominaniyakh sovremennikov: K 100-letiyu so dnyarozhdeniya [L. A. Orbeli in the memoirs of contemporaries: To the 100th anniversary of his birth]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 50–61. (In Russian)