



© Н. Г. Лопатина

Институт физиологии
им. И. П. Павлова РАН,
Санкт-Петербург

✿ Освещен 10-летний (1949–1958) период работы М. Е. Лобашева в Институте физиологии, связанный с претворением в жизнь его весьма плодотворных идей относительно биологической адаптивной роли условного рефлекса как универсального механизма взаимодействия организма и среды, участвующего в регуляции реализации информации, заложенной в геноме особи; способствующего активному приспособлению животного к среде его обитания в онтогенезе; обеспечивающего функциональную преемственность между поколениями («сигнальная наследственность»).

✿ **Ключевые слова:** биология, физиология, генетика условного рефлекса, адаптация, эволюция

М. Е. ЛОБАШЕВ И НОВЫЕ ГЛАВЫ В НАУКЕ — БИОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА ¹

М. Е. Лобашев, будучи генетиком, с самого начала своей научной деятельности проявлял особый интерес к физиологическим процессам в их связи с генетическими явлениями. Первое взаимопроникновение генетики и физиологии состоялось в 1947 году, когда Лобашевым была сформулирована физиологическая гипотеза мутационного процесса. Поиски физиологических механизмов в организме, регулирующих события на хромосомном уровне в процессе его жизнедеятельности и формирующих адаптации, привели автора этой гипотезы к учению И. П. Павлова об условном рефлексе, как универсальном механизме взаимодействия организма и изменяющейся среды (Лобашев, 1951а). Всем своим научным опытом М. Е. был подготовлен к синтезу идей физиологии и генетики. Возможность возглавить работу лаборатории (физиологии низших животных) в физиологическом институте (Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН) была предоставлена М. Е. Лобашеву в 1949 году академиком Л. А. Орбели после почти годовой безработицы. Как известно, он был уволен из Университета в 1948 году после августовской сессии ВАСХНИЛ. Идеи М. Е., разрабатываемые в лаборатории, оказали чрезвычайно благотворное влияние на учение И. П. Павлова об условных рефлексах и заложили основу новых глав Науки — биологии и генетики условного рефлекса.

По убеждению М. Е., временная нервная связь, или условный рефлекс, должна выполнять следующие функции: осуществлять уравнивание организма с внешней средой, то есть активное приспособление к среде; участвовать в процессе онтогенетической адаптации к действию безусловнорефлекторных факторов внешней среды; обеспечивать функциональную преемственность индивидуального опыта в поколениях и, наконец, осуществлять регуляцию процессов на генетическом и цитогенетическом уровнях (Лобашев, 1964, 1973). Интенсивному выяснению справедливости высказанных М. Е. идей относительно биологической адаптивной роли условного рефлекса и была посвящена работа лаборатории.

Однако, представление об общебиологической значимости условного рефлекса в конце 40-х и начале 50-х было новаторским и признавалось очень немногими исследователями. В связи с этим первоочередной задачей лаборатории стало изучение способности беспозвоночных животных и низших позвоночных животных к выработке условных рефлексов различной модальности и мотивации, а также «изучение различных видов внутреннего торможения и аналитико-синтетической деятельности, как показателей уровня развития функций головного мозга, а также определения места замыкания условного рефлекса» (Лобашев, 1960). В исследованиях использовали тесты, разработанные в школе И. П. Павлова, адаптированные, естественно, к изучаемому объекту. Необходимо подчеркнуть использование экологически и физиологи-

¹ Доклад, прочитанный 13 ноября 2007 года на Международной школе-конференции, посвященной 100-летию юбилею М. Е. Лобашева (СПб — Колтуши).

чески адекватных объекту методических условий. Объектами исследований служили насекомые — шелкопряд, географические расы медоносной пчелы, близкие виды осетровых рыб (рис. 1), породы кур (рис. 2) и уток. Таким образом закладывались основы сравнительной генетики поведения (именно такое название и носит лаборатория в настоящее время). Проведенные исследования физиологии поведения насекомых и низших позвоночных животных подтвердили, что условный рефлекс, как основа приспособительной деятельности организма, свойствен не только высшим, но и низкоорганизованным животным. Наличие сходства по основным показателям высшей нервной деятельности у позвоночных и беспозвоночных говорит в пользу универсальности принципа временных связей в развитии свойств нервной деятельности. Принципиальная основа условного рефлекса у всех животных организмов одна и та же (Лобашев, 1955, 1959).

Обобщая накопленный в этом разделе работы экспериментальный материал, М. Е. впервые заключает о существовании параллельных аналогичных и гомологичных рядов в развитии свойств высшей нервной деятельности в филогенезе животных: 1) у высших представителей каждого филогенетического ряда основные функциональные свойства нервной деятельности могут быть сходственны-аналогичны; 2) различия в основных свойствах нервной деятельности животных внутри фило-

генетического ряда могут быть гораздо больше, чем между высшими представителями разных филогенетических рядов (М. Е. Лобашев. О параллельных-аналогичных рядах развития свойств высшей нервной деятельности в филогенезе животных, 1959); 3) существование аналогичных свойств высшей нервной деятельности на высших этапах эволюции в филогенетических рядах первично- и вторичноротых соблазнительно объяснить генетической гомологией, т. е. общей генетической основой у исходных предков обоих рядов (Лобашев, 1960).

Второе направление исследований лаборатории, непосредственно вытекающее из первого, было посвящено биологическому адаптивному значению условного рефлекса, значению условного рефлекса в процессе приспособления животного к среде. Как отмечал М. Е., «обычно физиологи в своих исследованиях касаются лишь механизма образования условных рефлексов, недооценивая перспективность приложения самого метода для изучения сложных актов поведения животных, их активной адаптации к изменяющейся среде обитания, взаимосвязей в семье, стаде, популяции». Наибольшее внимание при этом было уделено физиологическому ана-

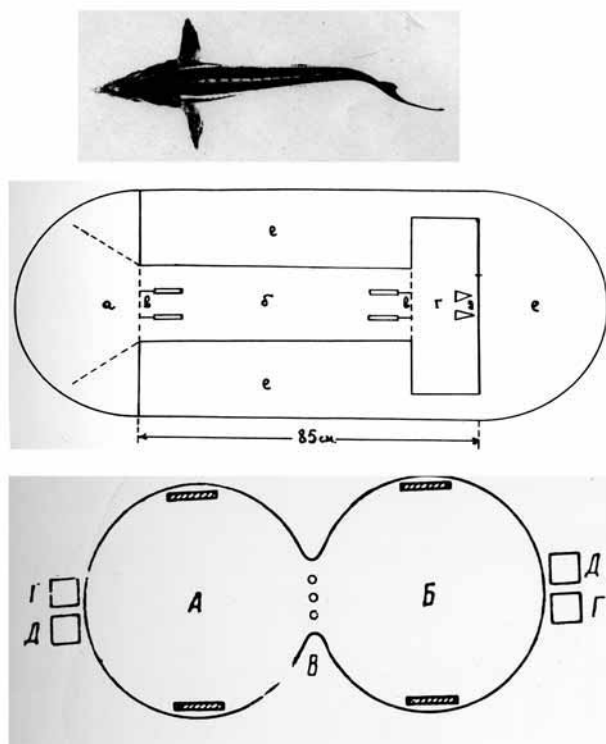


Рис. 1. Внешний вид установки по изучению свойств высшей нервной деятельности у близких видов осетровых рыб (Лобашев, 1959). На снимке — шип

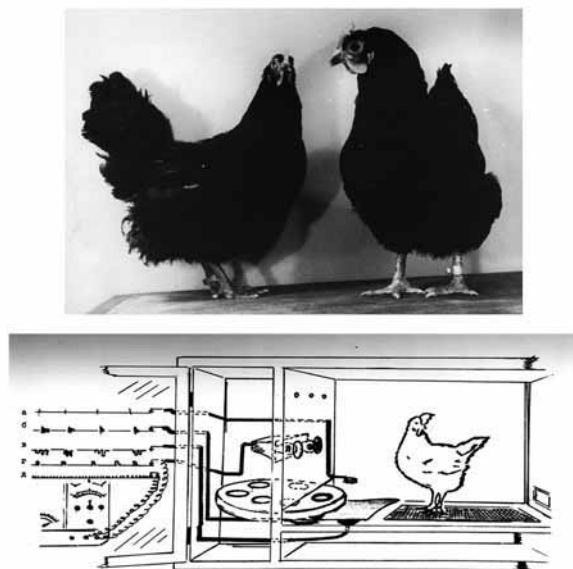


Рис. 2. Внешний вид установки по изучению свойств высшей нервной деятельности у кур породы леггорн (белые особи) и австролорп (черные особи) (Лобашев, 1955, 1956)

лизу сигнальной деятельности и ориентации медоносной пчелы в пространстве в поисках источника пищи и улья. Эксперименты проводили в природных условиях, в естественной для пчел среде обитания (рис. 3). Полученные в этих исследованиях факты, свидетельствующие о роли индивидуального опыта в жизнедеятельности медоносной пчелы, явились принципиально новыми (Лобашев, 1962). Они заставили пересмотреть бытующие в науке взгляды на поведение насекомых, как преимущественно

инстинктивное, и признать значительную роль индивидуального опыта в формировании сложных форм общественных насекомых (Лобашев, 1950, 1951, 1961).

Выявление роли условного рефлекса в распространении информации между особями пчелиной семьи в процессе сигнальной деятельности (о наличии, запахе, качестве и количестве источника пищи, о его месте расположения) (рис. 4) вкупе с исследованиями такого рода других авторов на других объектах дало возможность



Рис. 3. Иллюстрация к работе экспедиции в степных районах Адыгеи (1959) по изучению физиологических механизмов ориентации медоносной пчелы в пространстве (Лобашев, 1962). Справа первый (снимок 1) и в центре (снимок 3) — М. Е. Лобашев



а.

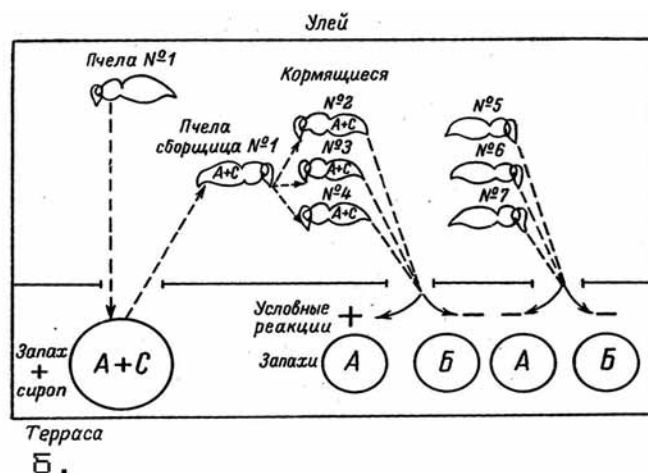


Рис. 4. а) Пчела на сотах в улье отбирает из зобика пчелы-сборщицы нектар (пищевой контакт).

б) Схема опыта, доказавшего возможность образования у пчелы в улье условного рефлекса на обонятельный раздражитель в процессе одноразового пищевого контакта (передача информации о запахе источника пищи) (Лопатина, 1971)

М. Е. «рассмотреть некоторые стороны процесса наследственности в физиологическом аспекте, в частности, осветить значение условного рефлекса как особого механизма, обеспечивающего функциональную преемственность в поколениях» и заключить: «возникновение и совершенствование механизма временной связи... создало качественно новый тип наследования — «сигнальной» — и сам термин можно не ставить в кавычки, если наследование понимать как механизм материальной и функциональной преемственности онтогенетических адаптивных реакций между поколениями. Сигнальная наследственность для понимания развития человека и его цивилизации приобретает особое значение. 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, с. 7). «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, с. 10). Стоит подчеркнуть, что в последние годы значение феномена сигнальной наследственности широко обсуждается в связи с эволюционными гипотезами о происхождении *Homo sapiens*.

Для подтверждения идеи о роли условного рефлекса в онтогенетической адаптации М. Е. предложил использовать условный рефлекс в качестве средства, с помощью которого можно подойти к изменению свойств нервной системы и деятельности животного, то есть найти пути управления развитием физиологических функций животных (Лобашев, 1953, 1954, 1957). Смысл предложения Лобашева заключался в том, чтобы использовать механизм выработки условного рефлекса, то есть сочетания биологически, экологически адекватного, но индифферентного раздражителя с врожденной безусловнорефлекторной деятельностью, например, пищевой с раннего онтогенеза с целью либо изменения характера осуществления физиологических функций, либо ускорения адаптации организма к неблагоприятным, возможно, экстремальным факторам среды.

В первом случае было предложено изменение суточного стереотипа, создание нового ритма жизнедеятельности в онтогенезе как прием, с помощью которого можно изменять врожденные (безусловные по терминологии И. П. Павлова) рефлексы в онтогенезе животных. Объектом исследования служили куры породы леггорн. В качестве биологически адекватного раздражителя был избран измененный режим освещения в течение суток. Вместо нормального чередования дня и ночи были созданы два «дня» по 8 часов и две «ночи» по 4 часа. Контролем служила группа, у которой световой

день был равен 16 часам, т. е. суммарно такой же, как и в подопытной группе. После проведения опытов оказалось возможным заключить о том, что выработка в онтогенезе кур условнорефлекторного двухфазного ритма суточной активности, изменяя поведение животных, вызывает глубокие изменения их жизненных функций, влияя на развитие полового рефлекса: скорость формирования яйцеклеток, времени кладки яиц, повышение общегодовой яйценоскости. Двухфазный ритм вызывает изменения скорости и формообразовательных процессов (смена оперения) у кур. Выработка двухфазного ритма жизнедеятельности в онтогенезе, изменяя соответственно поведение животного, оказывает глубокое влияние на развитие полового рефлекса кур. При двухфазном ритме ускоряется развитие первичных половых признаков петухов, увеличивается размер семенников (рис. 5) (Лобашев, 1953, 1954, 1957).

Во втором случае была применена условнорефлекторная тренировка к сверхсильным звуковым раздражителям у кур с момента вылупления цыпленка из яйца.

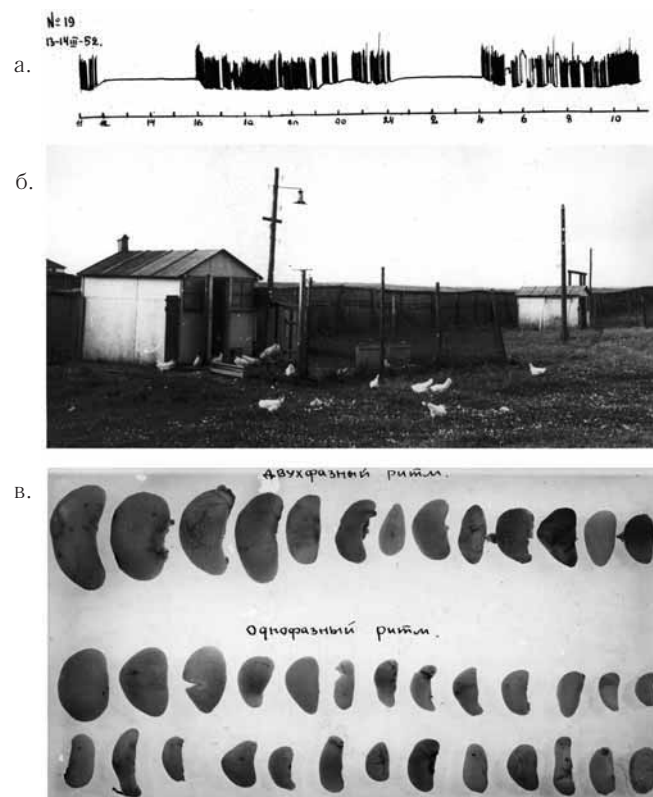


Рис. 5. а) У кур выработан двухфазный ритм суточной двигательной активности (запись на кимографе) (Лобашев, 1953). б) Ближний домик — куры активны в вечерние часы (опыт — двухфазный ритм освещения в течение суток). Дальний домик — контрольные особи «спят» (однофазный ритм освещения). в) Увеличение размеров семенников у петухов в опыте по сравнению с контролем

Проведенный эксперимент показал: тренировка свойств высшей нервной деятельности в раннем онтогенезе путем образования условных рефлексов на основном пищевом рационе на определенный стереотип раздражителей усиливает основные нервные процессы, вызывает глубокие изменения в функциональных свойствах коры головного мозга. Эти изменения способны сохраняться длительное время. Тренировка на изолированном применении раздражителя без преднамеренного сочетания с какой-либо врожденной деятельностью оказывается менее эффективной. В данном исследовании производили выработку приспособительной реакции на сильный шум трещотки, но тот же принцип можно применить к образованию приспособительной реакции в онтогенезе на любой другой агент и, как показала в дальнейшем В. В. Пономаренко в своей работе на гидре, носит универсальный характер (Лобашев, 1956). Глобальный вывод, который был сделан М. Е. на основании проведенных экспериментов, заключался в следующем: временная связь, условный рефлекс участвует в процессе онтогенетической адаптации к действию безусловных факторов внешней среды, вследствие чего увеличивается размах онтогенетической адаптации, способствуя выходу организма из-под контроля элиминирующих факторов среды (Лобашев, 1964). Для изучения физиологического механизма влияния внешних факторов на процесс приспособления животных к среде проведенное исследование, как нам кажется, имеет принципиальное значение. Предложенный М. Е. принцип направленного изменения в онтогенезе врожденных свойств живого организма явно недооценен. Он мог бы иметь большое практическое значение и в сельском хозяйстве, и в медицине, и даже в педагогике.

Звеном, объединяющим все предыдущие аспекты функции временной связи, явилось экспериментальное доказательство роли условного рефлекса в регуляции генетических и цитогенетических процессов, что позволило распространить принцип нервизма на регуляцию генетического аппарата как нейронов самой нервной системы, так и иннервируемых ею органов, а также сформулировать гипотезу системной регуляции генетических и цитогенетических процессов (Лобашев, 1973). По представлению автора гипотезы М. Е. Лобашева и его ученицы В. В. Пономаренко, регуляция состояния генетического аппарата в соответствии с текущими нуждами организма, влиянием среды и индивидуальным опытом является одной из существенных функций нервной системы. Это положение позволяет рассматривать нервную систему как важное звено в реализации генотипа, в котором конвергирует онтогенетическая и генетическая информация и которое замыкает петлю обратной связи между ними (Лобашев, 1973). Следует подчеркнуть, что наибольший вклад в развитие идеи М. Е. о системной регуляции генетических и цитогенетических процессов, в ее физиологической части, внесла В. В. Пономаренко, сформулировав гипотезу нервной регуляции реализации генетической

информации в отношении поведенческих признаков (Лобашев, 1973). Надо думать, что высказанные гипотезы, давно перешедшие в ранг теорий, оказали несомненное влияние на формирование новой дисциплины, каковой в свое время была физиологическая генетика.

Подытожим кратко вклад М. Е. Лобашева в развитие учения И. П. Павлова. В ходе эволюции механизм временной связи приобрел несколько значений, закрепленных естественным отбором в генетической системе вида животных: 1) условный рефлекс — индивидуальная лабильная форма активного приспособления животных к среде; 2) условный рефлекс участвует в дозревании в постнатальном онтогенезе безусловных рефлексов, в формировании и в реализации сложных инстинктивных форм поведения животных в естественной среде их обитания; 3) условный рефлекс ускоряет адаптацию организма к действию экстремальных факторов среды и увеличивает ее эффективность; 4) условный рефлекс участвует в функциональной преемственности индивидуального онтогенетического опыта между членами сообществ, стада, популяции и между поколениями («сигнальная наследственность»). «Сигнальная наследственность» по темпам эволюции намного опережает генеративную, или собственно наследственность; 5) условный рефлекс участвует в процессах микроэволюции на популяционном уровне, влияя на избирательность спаривания особей и на генетические, и на цитогенетические процессы как в соматических, так и в половых клетках.

Можно сказать, что столь глубокого понимания адаптивной роли этого элементарного физиологического механизма, каким является временная нервная связь, или условный рефлекс, до М. Е. не было и нет сейчас. Это позволяет заключить, что М. Е. ввел в Науку новые главы — биология и генетика условного рефлекса.

Литература

1. Лобашев М. Е., 1950. Объективный метод изучения поведения насекомых (шелкопрядов) // Ж. общ. биол. Т. 11. Вып. 3. С. 203–217.
2. Лобашев М. Е., 1951а. Принцип временных связей в поведении беспозвоночных животных // Усп. совр. биол. Т. 31. Вып. 1. С. 13–37.
3. Лобашев М. Е., Никитина И. А., 1951б. Временные связи у шелкопрядов // ДАН СССР. Т. 74. № 6. С. 1057–1059.
4. Лобашев М. Е., 1953. Изменение безусловных рефлексов в онтогенезе у кур методом условных рефлексов // Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова, Л. Т. 2. С. 504–521.
5. Лобашев М. Е., 1954. К вопросу об изменении безусловных рефлексов в онтогенезе // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 2. С. 75–90.

6. Лобашев М. Е., 1955. Изучение приспособления животных методом условных рефлексов // Ж. общ. биол. Т. 16. Вып. 2. С. 96–105.
7. Лобашев М. Е., 1956. Генетика и условный рефлекс // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 2. С. 30–38.
8. Лобашев М. Е., 1957. О направленном формировании свойств высшей нервной деятельности в онтогенезе // Сб. Вопр. физиол.с/хоз. жив., М.-Л. С. 35–39.
9. Лобашев М. Е., 1959. Биология условного рефлекса // Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова, Л. Т. 8. С. 134–141.
10. Лобашев М. Е., 1960. О параллельных аналогичных и гомологичных рядах развития основных свойств высшей нервной деятельности в филогенезе животных // Сб. Эвол. физиол. функц., М.-Л. С. 16.
11. Лобашев М. Е., 1961. Сигнальная наследственность // Сб. Иссл. по генетике, Л. С. 3–11.
12. Лобашев М. Е., Лопатина Н. Г., Никитина И. А., Чеснокова Е. Г., 1962. О физиологическом механизме ориентации медоносной пчелы в пространстве // Усп. совр. биол. Т. 53. Вып. 2. — С. 152–168.
13. Лобашев М. Е., Лопатина Н. Г., Никитина И. А., Пономаренко В. В., 1964. О проблеме эволюции временной связи // Сб. Эвол. врем. связей, Сухуми. С. 7–9.
14. Лобашев М. Е., Пономаренко В. В., Полянская Г. Г., Цапыгина Р. И., 1973. О роли нервной системы в регуляции генетических и цитогенетических процессов // Ж. эвол. биох. и физиол. Т. 9. № 4. С. 398–405.
15. Лопатина Н. Г., 1971. Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы, Л. 154 с.

M. E. Lobashev and the new chapters in the science — biology, physiology and genetics of conditioned reflex

N. G. Lopatina

✿ **SUMMARY:** This article covers the ten-year period (1949-1959) of M.E. Lobashev work in the Pavlov Institute of Physiology. During this time he realized his ideas about biological adaptive role of conditioned reflex. According to Lobashev, conditioned reflex is the universal mechanism of interaction between the organism and environment, regulating the realization of genetic information, promoting active adaptation to habitat in ontogenesis and providing the functional continuity between generations ("signal inheritance").

✿ **KEY WORDS:** biology, physiology, genetics of conditioned reflex, adaptation, evolution