

I. ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ (НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ) ЖИВОТНЫХ

МАТЕРИАЛЫ ПО АНАЛИЗУ НАСЛЕДОВАНИЯ ВОЗБУДИМОСТИ ДВИГАТЕЛЬНЫХ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

Г. Д. Головачев

Возбудимость, т. е. способность отвечать на внешние воздействия той или иной реакцией, есть один из основных признаков живого вещества. Поэтому генетическое изучение возбудимости или, другими словами, установление характера наследования этого свойства живых систем чрезвычайно важно. Однако в данной проблеме имеются существенные пробелы, главным образом в области эврикосновения общей физиологии и генетики.

В общей физиологии успехи в изучении возбудимости в значительной степени связаны с исследованиями на таком классическом объекте, как нервно-мышечный препарат. В связи с этим очевидно значение изучения характера наследования параметров возбудимости нервных волокон. Между тем исследования такого рода не проводились.

Работами М. Е. Лобашева и его сотрудников (Лобашев, 1956; Лобашев, Касимов, Маршин, 1962; Маршин, 1962) показано, что свойства высшей нервной деятельности и сложный характер их наследования зависят от безусловнорефлекторной деятельности, природы наследования безусловных рефлексов и уровня их возбудимости. С этой точки зрения, модельные эксперименты по изучению характера наследования возбудимости нервных волокон представляют определенный интерес.

В настоящей работе рассматриваются результаты экспериментов по характеру наследования порога долгосрочной возбудимости (реобазы) двигательных нервных волокон у двух линий кур породы леггорн и австралорп и их гибридов первого поколения и анализирующего скрещивания.

Для характеристики возбудимости нервных и мышечных волокон в ответ на одиночные стимулы Д. Н. Насоновым (1962) было предложено определять константы a , b и n зависимости «напряжение—время»:

$$V = \frac{a}{t^n} + b,$$

где V — пороговое напряжение в милливольтгах, t — время действия тока в миллисекундах, a , b и n — константы.

Если t достаточно велико, то $\frac{a}{t^n} \rightarrow 0$ и $V=b$. Практически констан-

ту b (порог долгосрочной возбудимости) определяют как пороговое напряжение таких стимулов, когда увеличение их длительности не сказывается более на величине порога. В наших экспериментах для определения константы b оказались достаточными стимулы длительностью в 6,0 и 10,0 мсек. Генератор стимулов был собран по схеме, предложенной Д. Н. Насоновым и Д. Л. Розенталь (1953). Последовательного объекту сопротивления мы не применяли, т. е. мы использовали принцип «генератора напряжения» (Веренинов, 1959, 1960).

Порог долгосрочной возбудимости определялся на двигательных нервных волокнах левого седалищного нерва по минимальному сокращению мышц ноги. Платиновые электроды с межэлектродным расстоянием в 6,0 мм непосредственно накладывались на отпрепарированный нерв. Все опыты проводились под эфирным наркозом и при строгой фиксации животного. Согласно данным Д. Н. Насонова и Д. Л. Розенталь (1956), в таких методических условиях опыта определяется собственная (конституционная) возбудимость нерва, и субординационные влияния центров на периферические нервные волокна подавляются.

Эксперименты по генетическому анализу константы b были произведены по методике, разработанной М. Е. Лобашевым с сотрудниками (Лобашев, Касимов, Маршин, 1962; Пономаренко, 1959, и др.), позволяющей изучать характер наследования условных и безусловных рефлексов при межпородном и межвидовом скрещиваниях.

В 1960 г. было исследовано по одной линии пород леггорн и австралорн. В 1961 г. изучено первое поколение потомства этих линий (F_1), полученное путем реципрокных скрещиваний: ♀ легг. × ♂ австр. и ♀ австр. × ♂ легг. Контролем для F_1 являлись чистопородные австралорны и леггорны от тех же родителей и того же вывода, как и при реципрокных скрещиваниях. В 1962 г. исследовалось потомство 1961 г. полученное путем анализирующего скрещивания (F_B): ♀ (леgg. × австр.) × ♂ легг. и ♀ (леgg. × австр.) × ♂ австр. Контролем для F_B являлись чистопородные австралорны и леггорны от этого же вывода 1962 г. Всего было исследовано 250 особей, по 20-30 животных в каждой комбинации. Комбинации характеризовались по среднему значению порога долгосрочной возбудимости, взвешенному соответствующим числом измерений. На каждом животном было произведено одинаковое число измерений. Результаты опытов сведены в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что пороги возбудимости у леггорнов больше, чем у австралорнов. Различия статистически достоверны ($p \gg 0,99$) и стабильны, поскольку сохранялись в течение трех поколений. Степень трансгрессии порогов возбудимости больше 50%. Абсолютное значение константы b меняется в онтогенезе.

У гибридов F_1 средние абсолютные значения константы b не отличаются статистически от соответствующего значения у леггорнов ($p < 0,95$) и достоверно отличаются от таковых у австралорнов ($p > 0,99$). Различия между гибридами оказались несущественными. Таким образом, можно было предполагать, что доминирует признак константы b леггорнов. Действительно, анализ F_B показывает, что обратное скрещивание на предполагаемую доминантную форму (леггорн) дало комбинацию, в которой среднее значение константы b практически совпадало с таковой леггорнов. Обратное же скрещивание на предполагаемую рецессивную форму (австралорн) дало промежуточную комбинацию статистически отличающуюся от леггорнов, австралорнов и другой гибри-

Таблица 1

Величина порога долгосрочной возбудимости (в мв) — константа в седлищного нерва леггорнов, австралорпов и их гибридных комбинаций

| Комбинация | 1960 г.; возраст 2,5 мес. | | 1961 г.; возраст 3,5 мес. | | 1962 г.; возраст свыше 5 мес. (половозрелые) | |
|--|---------------------------|-------------|---------------------------|--------------|--|--------------|
| | число измерений | среднее | число измерений | среднее | число измерений | среднее |
| Чисто-породные { легг. × легг. австр. × австр. | 120 | 64,0 ± 2,82 | 114 | 99,0 ± 3,10 | 166 | 126,2 ± 2,71 |
| | 115 | 46,7 ± 2,12 | 126 | 59,8 ± 2,33 | 128 | 90,6 ± 2,72 |
| F_1 { легг. × австр. австр. × легг. | — | — | 117 | 95,2 ± 2,89 | — | — |
| | — | — | 148 | 102,6 ± 2,73 | — | — |
| F_{IV} { (легг. × австр.) × легг. (легг. × австр.) × австр. | — | — | — | — | 152 | 128,2 ± 2,91 |
| | — | — | — | — | 154 | 111,0 ± 2,53 |

ной комбинации F_{IV} . На основании изложенного можно с достаточным основанием утверждать, что высокий порог долгосрочной возбудимости леггорнов является доминантным признаком, а более низкий австралорпов — рецессивным.

Обращает на себя внимание, что константа b комбинации ♀ (легг. × австр.) × ♂ австр. занимает почти промежуточное значение. При обратном скрещивании это может быть при расщеплении, близком к соотношению 1 : 1, если изучаемый количественный признак у родителей подчиняется закону нормального распределения Гаусса - Лапласа. Вычисление достоверности распределения методом Пирсона показало, что во всех комбинациях $\chi^2 < \chi_{0,05}^2$, за исключением комбинации ♀ (легг. × австр.) × ♂ австр., где $\chi^2 > \chi_{0,05}^2$, и, следовательно, здесь нулевая гипотеза (H_0) должна быть отвергнута (табл. 2). Таким образом, распределение константы b нормально во всех случаях, кроме последнего.

Таблица 2

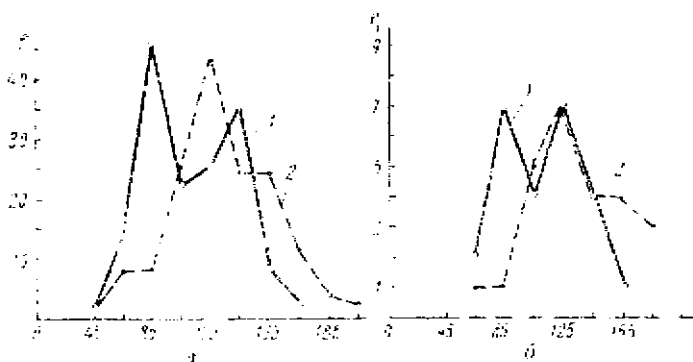
Распределение константы b

| Комбинация | 1961 г. | | | 1962 г. | | |
|--|----------|--------------|----------|----------|--------------|----------|
| | χ^2 | <i>d. f.</i> | <i>p</i> | χ^2 | <i>d. f.</i> | <i>p</i> |
| Чисто-породные { ♀ легг. × ♂ легг. ♀ австр. × ♂ австр. | 5,45 | 7 | > 0,50 | 5,31 | 7 | 0,50 |
| | 9,31 | 4 | > 0,05 | 6,94 | 6 | 0,30 |
| F_1 { ♀ легг. × ♂ австр. ♀ австр. × ♂ легг. | 3,44 | 6 | > 0,70 | — | — | — |
| | 6,57 | 7 | > 0,30 | — | — | — |
| F_{IV} { ♀ (легг. × австр.) × ♂ легг. ♀ (легг. × австр.) × ♂ австр. | — | — | — | 10,59 | 7 | 0,10 |
| | — | — | — | 31,30 | 6 | 0,01 |

Примечание. H_0 — нормальное распределение, p — вероятность χ^2 при данном числе степеней свободы (*d. f.*).

Для него показатель эксцесса оказался равным $-0,93 \pm 0,38$, т. е. он статистически достоверен и отрицателен. Это доказывает, что в потомстве комбинации, полученной путем скрещивания гибридов первого

поколения на рецессив, распределение константы b двумодальное, а вариационная кривая — двуворшинная (рис. 1, а). Поскольку животные всех комбинаций характеризовались одинаковым числом измерений, то появление эксцесса в группе \varnothing (легг. \times австр.) \times δ австр. следует отнести за счет расщепления особей по возбудимости в отношении, близком 1 : 1. Рис. 1, б подтверждает это предположение.



Подвижная частота (F) константы b для комбинаций F_B .

а — австр. \times легг. \varnothing — особь 1 — δ легг. \times австр. δ — особь 2 — \varnothing легг. \times австр. δ — δ легг.

Изложенный материал позволяет думать, что различие по величине порога долгосрочной возбудимости между леггорнами и австралорпами является результатом действия одного числа генов, возможно, одной пары аллелей.

ВЫВОДЫ

1. Порог долгосрочной возбудимости (константа b зависимости «сила — длительность») двигательных нервных волокон седалищного нерва кур породы леггорн достоверно превосходит таковой кур породы австралорн.

2. Анализ реципрокных гибридов первого поколения (F_1) показал, что по величине порога долгосрочной возбудимости леггорны являются доминантной формой по отношению к австралорпам. Обратные скрещивания (F_B) подтвердили это положение.

3. Различие по возбудимости между леггорнами и австралорпами зависит от ограниченного числа генов.

STUDIES ON THE ANALYSIS OF INHERITANCE OF THE EXCITABILITY OF MOTOR NERVE FILAMENTS

G. D. Golovachev

The character of inheritance of dependence "strength—continuity" in two lines of fowl of the breeds Leghorn and Australorp which differ from each other in the parameter of excitability was studied and the constant b was measured on n. ichiadicus nerve.

Analysis of excitability of reciprocal hybrids in the first generation (F_1) allowed us to suggest that the excitability character of Leghorn (which is comparatively lower) dominates. Back-cross on both parental forms (F_B) supported the results obtained from the hybrids of the first generation.

Analysis of the character of distribution of the value of constant b for different combinations of crosses allows us to suggest that this index of excitability depends upon the limited number of genes.

ЛИТЕРАТУРА

- Верещников А. А. 1959. «Цитология», 1, 4: 453—458.
Верещников А. А. 1963. «Цитология», 2, 1: 89—93.
Лебашев М. Е. 1956. Изв. АН СССР, сер. биол., 2: 29—33.
Лебашев М. Е., Р. Ю. Касимов, В. Г. Маршан. 1962. Изв. АН СССР, сер. биол., 1: 56—69.
Маршан В. Г. 1962. Зool. журн. СССР, 41, 5: 721—723.
Насонов Д. Н. 1962. Местная реакция протоплазмы и распространяющиеся возбуждения, 2-е изд. М.—Л.
Насонов Д. Н. и Д. Л. Розенталь. 1953. Физiol. журн. СССР, 39, 4: 405—422.
Насонов Д. Н. и Д. Л. Розенталь. 1955. Физiol. журн. СССР, 42, 1: 78—87.
Полодаренко В. В. 1959. Наука, сообщ. Инст. физiol. им. И. И. Павлова АН СССР, 2: 194—197.