

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ СВОЙСТВ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПРИ МЕЖПОРОДНЫХ И МЕЖВИДОВЫХ РЕЦИПРОКНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ

В. В. Пономаренко, В. Г. Маршин, М. Е. Лобашев¹

Несмотря на ряд интересных исследований по генетике сложных актов поведения и отдельных реакций животных типа пассивно-оборонительных, агрессивности и других (Крушинский 1959, 1960; Садовникова-Кольцова, 1933; Carr a. Williams, 1957; Fuller a. Thompson, 1960; James, 1939; Lindzey, Lykken a. Winston, 1960; Lockard, 1962; McClearn, 1959, 1960; Rodgers a. McClearn, 1962; Scott, 1942; Stockard a. oth. 1941, и др.), а также наследования способности к обучению (Кольцова, 1938; Bagg, 1916, 1920; Denenberg, 1959; Heron, 1935, 1941; Nacamura a. Anderson, 1962; Royce a. Covington, 1960; Searle, 1949; Thompson, 1954, 1956; Tryon, 1939, 1940; Vicari, 1929, и др.), проблема генетики поведения остается открытой. Создавшееся положение можно объяснить тем, что любой акт поведения животного представляет собой сложный процесс, обусловленный огромным числом взаимодействующих факторов и реакций. Вместе с тем очевидно, что для изучения наследования того или иного признака и свойства необходимым требованием является наибольшая дискретность его проявления и наследственной детерминации. Исходя из этого требования, самостоятельное изучение наследования отдельных сложных актов поведения хотя и необходимо, но мало продуктивно.

Поскольку в основе поведения, согласно рефлекторной теории И. П. Павлова, лежит динамика основных нервных процессов (возбуждения и торможения), очевидно, первоочередной задачей в генетике поведения является исследование их генетической детерминации.

Многолетние исследования генетики высшей нервной деятельности, сводившиеся в основном к изучению типов нервной системы, не привели к каким-либо определенным выводам как учеников, так и последователей И. П. Павлова. Типы нервной системы, согласно представлениям И. П. Павлова, основаны на определенном соотношении свойств нервных процессов, и изменчивость их, конечно, генетически обусловлена. Но для изучения наследования свойств нервных процессов необходимо было создавать селекционные линии. Между тем этого не было сделано, многие годы производились лишь поиски тестов определения типов и попытки доказательства наследования приобретенной в индивидуальной жизни тренировки нервной деятельности (Алексеева, 1953; Колесников и Трошихин, 1951; Комарова, 1960; Красуский, 1953а;

¹ Работа выполнялась совместно сотрудниками кафедры генетики Ленинградского университета и Лаборатории физиологии низших животных Института физиологии СССР.

Федоров, 1953а, 1954, 1957, 1962; Студенцов, 1924, и др.). В результате оказалось, что прямых фактов о наследственной детерминации и характере наследования основных нервных процессов нет или они противоречивы (Колесников, 1947; Комарова и Трошихин, 1953, Красуский, 1953б, 1959; Федоров, 1953б, 1954, 1959, и др.).

Конечно, свойства нервных процессов имеют сложную (полигенную) обусловленность, и проявление их в сильной степени зависит от онтогенетических факторов: воспитания, тренировки, влияния материнского организма и др. Кроме того, отсутствие консолидированных линий животных, различающихся элементарной характеристикой свойств нервных процессов, не позволяет применить гибридологический анализ для изучения их наследования. Такая специальная селекция по свойствам высшей нервной деятельности требует длительного времени.

Изучая изменчивость высшей нервной деятельности у нескольких пород кур и различных видов осетровых рыб, мы обнаружили породные и видовые различия по ряду особенностей нервных процессов (Касимов, 1958; Пономаренко, 1958). Это позволило нам, не создавая селекционных линий, применить для выяснения генетической детерминации свойств высшей нервной деятельности метод межпородных и межвидовых реципрокных скрещиваний. При этом мы исходили из положения, что наследственной базой особенностей условно-рефлекторной деятельности является характеристика врожденных рефлексов, т. е. генетическая дивергенция животных по безусловным рефлексам является причиной изменчивости свойств высшей нервной деятельности животных (Лобашев, 1955, 1959). Действительно, породные различия в свойствах высшей нервной деятельности у кур и межвидовые различия этих свойств у осетровых рыб оказались связанными с определенными характеристиками безусловных рефлексов, по которым шла дивергенция в процессах селекции пород кур и биологической специализации видов осетровых рыб (Касимов, 1958; Пономаренко, 1958, Лобашев, Касимов, Маршин, Пономаренко, 1961). В наших первых исследованиях с применением метода межпородных и межвидовых реципрокных скрещиваний были получены факты в пользу наследственной детерминации этой связи; нами было обнаружено закономерное наследование ряда безусловных рефлексов и биологических особенностей по материнской линии и такое же матроклинное наследование силы возбудительного процесса (Пономаренко, 1959а; Лобашев, Касимов, Маршин, 1962).

Представлялось важным провести анализ особенностей условно-рефлекторной деятельности в связи с реализацией эффекта матроклинного наследования безусловных рефлексов в онтогенезе первого поколения при межвидовых (близкие виды осетровых рыб) и межпородных (породы кур) реципрокных скрещиваниях.

ОСОБЕННОСТИ НЕРВНЫХ ПРОЦЕССОВ ПРИ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ РЫБ

Для скрещиваний было взято два вида осетровых рыб из реки Куры — осетр (*Acipenser güldenstädti* Br.) и шип (*Acipenser nudiiventris* Lov.), которые различаются между собой по биологической специализации и по ряду морфологических признаков.

Опыты по изучению особенностей высшей нервной деятельности у этих видов, а также у их прямых и реципрокных гибридов, проведенные в раннем онтогенезе (в возрасте до 1 года), показали, что осетр, по сравнению с шипом, обладает более сильным возбудительным и от-

носителем слабым тормозным процессами. Наследование этих особенностей у реципрокных гибридов носит матроклинный характер (Лобашев, Касимов, Маршин, 1962). При этом мы полагали, что такое наследование силы нервных процессов обусловлено не прямой генетической детерминацией этих свойств, а наследованием уровня возбуждения пищевого безусловного центра, который зависит от биологических особенностей изученных видов. Была показана зависимость динамики условных рефлексов изучаемых форм от уровня их пищевой возбудимости, связанного с температурным фактором (Касимов, Маршин, 1959).

Наследование же адаптационных возможностей к изменению температуры в раннем онтогенезе у гибридов осуществляется также по материнской линии.

Лабораторные температурные условия (13—15°) оказались более благоприятными для осетра и гибрида ♀ осетр × ♂ шип (прямое скрещивание), которые обладали в раннем онтогенезе более высокой пищевой активностью (по поедаемости корма на единицу веса) и связанным с ней высоким темпом роста, по сравнению с остальными формами. Как видно из приводимого здесь рисунка, осетр до двухлетнего возраста имеет более высокий темп роста, чем шип, а гибрид ♀ осетр × ♂ шип проявляет гетерозис по этому свойству: он обладает самым высоким темпом роста.

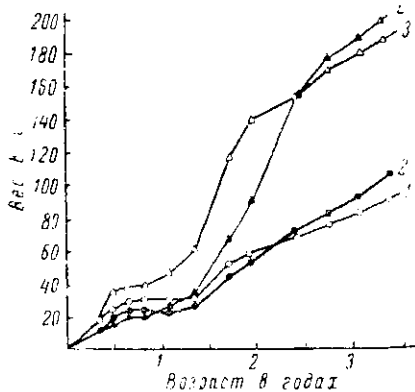


График темпа роста подошного материала

1 — осетр; 2 — шип; 3 — гибрид ♀ осетр × ♂ шип; 4 — гибрид ♀ шип × ♂ осетр.

Эти особенности зависят не только от термоадаптационных возможностей данных видов и их гибридов; они являются отражением общей их резистентности к неблагоприятным воздействиям внешней среды на данном этапе онтогенеза (колебаниям температуры, содержанию кислорода и др.), так как по выживаемости при прудовом выращивании эти формы располагаются в таком же порядке: ♀ осетр × ♂ шип, осетр, шип × ♂ осетр, шип.

С двухлетнего возраста у изучаемых видов происходит изменение темпа роста, который у шипа к 2,5 годам становится выше, чем у осетра. Гибриды по темпу роста в этот период превосходят обе родительские формы. Такое изменение темпа роста изучаемых форм, вероятно, связано с их биологией: осетр и шип являются морскими видами, нерестящимися в пресной воде, но молодь шипа задерживается в реках значительно дольше осетра и, таким образом, наследственно более адаптирована к длительному пребыванию в пресной воде, т. е. к тем лабораторным условиям, в которых выращивались и содержались подопытные рыбы. В этот период онтогенеза наблюдается не только повышенный темп роста у гибридных форм и шипа, но и большая их резистентность к другим неблагоприятным воздействиям (понижению содержания кислорода.)

Хотя обе гибридные формы превосходят по этим показателям, так же как и по темпу роста, исходные виды, между ними сохраняются различия, аналогичные материнским.

Если действительно существует корреляция свойств нервных про-

цессов с характером пищевого безусловного рефлекса, темпом роста, резистентностью и уровнем адаптационных возможностей различных форм, то с изменением их соотношения в онтогенезе должно происходить и соответствующее изменение характеристики и соотношения нервных процессов. Поэтому в данной работе мы предприняли сравнительное исследование скорости образования и динамики условных рефлексов в раннем онтогенезе (до 1 года) и в более поздний период онтогенеза (возраст 2,5—3 года), когда произошло изменение соотношения темпов роста у исходных видов и их гибридов (см. рисунок).

Скрещивания проводились путем искусственного оплодотворения икры на Куринском экспериментальном рыбозаводе.

Гибриды и родительские формы выращивались и содержались в одинаковых лабораторных условиях в ваннах с проточной водой. Выработка условных рефлексов, испытания на выявление свойств нервных процессов проводились в тех же условиях, при которых выращивались и содержались подопытные рыбы, т. е. при температуре 13—15°. Опыты проводились на 8—10 животных каждой формы.

Сила нервных процессов оценивалась на основании динамики выработки условных рефлексов и по изменению условных рефлексов при специальных испытаниях (повышении пищевой возбудимости голоданием, понижении пищевой возбудимости насыщением). Подробное описание методики выработки условных рефлексов и проведения испытаний приводится в работе М. Е. Лобашева, Р. Ю. Касимова и В. Г. Маршина (1962).

Таблица 1

Показатели силы возбудительного процесса у осетровых рыб разного возраста

Объект	Скорость образования рефлекса (к-во сочетаний)	Величина положительного условного рефлекса		
		в норме (10 опытов)	при голодании (5 опытов)	при насыщении (4 опыта)
В возрасте 1 года				
Осетр	16 ± 1,6	26,1 ± 1,62	27,8 ± 0,18	1,5 ± 0,30
Шип	30 ± 2,0	7,9 ± 0,14	26,4 ± 0,30	0
♀ осетр × ♂ шип . . .	16 ± 2,3	24,8 ± 2,16	27,6 ± 0,31	5,8 ± 1,48
♀ шип × ♂ осетр . . .	32 ± 2,1	20,8 ± 1,03	26,6 ± 0,26	0
В возрасте 3 лет				
Осетр	28 ± 2,2	11,7 ± 3,01	24,5 ± 0,40	0
Шип	19 ± 1,1	25,4 ± 1,90	27,1 ± 0,86	4,0 ± 0,79
♀ осетр × ♂ шип . . .	25 ± 2,1	18,9 ± 2,22	28,0 ± 2,33	1,6 ± 0,22
♀ шип × ♂ осетр . . .	17 ± 1,7	24,7 ± 2,88	27,3 ± 2,60	3,1 ± 2,80

Примечание. За величину условного рефлекса в опыте принята относительная величина, прямопропорциональная скорости ответной двигательной реакции (Пономаренко, 1959б).

Как видно из табл. 1, положительные условные рефлексы в возрасте одного года образуются у осетра и гибрида ♀ осетр × ♂ шип в два раза быстрее, чем у шипа и гибрида ♀ шип × ♂ осетр. Величины условных рефлексов в норме и при испытаниях с изменением пищевой возбудимости у осетра, по сравнению с шипом, также значительно выше. Реципрокные гибриды по этим показателям различаются так же, как их материнские формы. На первом этапе онтогенеза осетр и гибрид ♀ осетр × ♂ шип, обладающие более высокими пищевой возбуди-

костью, темпом роста и резистентностью, оказываются и наилучшими по силе возбудительного процесса.

Относительная сила тормозного процесса (табл. 2) оказывается также связанной с пищевой возбудимостью, скоррелированной с темпом роста. У осетра, имеющего большую пищевую возбудимость, чем шип и гибрид ♂ шип × ♂ осетр, отрицательный условный рефлекс образуется позднее и имеет меньшую прочность, а у гибрида ♀ осетр × ♂ шип, обладающего самой высокой пищевой возбудимостью, не удается укрепить тормозной рефлекс. Лишь понижением пищевой возбудимости посредством кормления до опыта можно было добиться концентрации торможения.

Таблица 2

Показатели силы тормозного процесса у осетровых рыб разного возраста

Осетр	Скорость образования тормозного рефлекса (квоты сочетаний)	Величина тормозного рефлекса		
		в форме (10 опытов)	при насыщении (5 опытов)	при насыщении (4 опыта)
В возрасте 1 год				
Осетр	48 ± 2,3	6,6 ± 0,81	20,5 ± 2,28	0
Шип	33 ± 1,9	9	18,9 ± 1,85	0
♀ осетр × ♂ шип	не укрепился до 20 сочетаний	17,2 ± 2,30	23,2 ± 0,76	0
♂ шип × ♀ осетр	38 ± 3,0	7,9 ± 0,47	21,2 ± 1,61	0
В возрасте 3 лет				
Осетр	34 ± 1,8	1,9 ± 0,66	16,4 ± 0,21	0
Шип	37 ± 2,0	3,9 ± 0,52	24,3 ± 1,62	0
♀ осетр × ♂ шип	57 ± 3,2*	10,9 ± 2,91	31,3 ± 2,30	0
♂ шип × ♀ осетр	62 ± 3,4*	15,0 ± 3,32	24,1 ± 2,81	1,9 ± 0,56

*Примечание. Визуальной отменены данные без учета тех рыб, у которых условный рефлекс не укрепился.

Рассмотрим показатели нервных процессов у рыб в трехлетнем возрасте, т. е. после изменения соотношений пищевой возбудимости и темпа роста.

Как видно из табл. 1, скорость выработки положительных условных рефлексов и характер изменения их величины при испытаниях у изучаемых форм изменяются на противоположные: в трехлетнем возрасте наиболее быстро вырабатываются положительные условные рефлексы у шипа, величины условных рефлексов при всех испытаниях у него также выше, чем у осетра. Матроклинный характер наследования этих показателей у гибридов остался прежним: положительные условные рефлексы лучше вырабатываются и сохраняются при испытаниях у комбинации ♀ шип × ♂ осетр, чем у гибрида ♀ осетр × ♂ шип. Пащедвигательные условные отрицательные рефлексы скорее вырабатываются у осетра, а у обоих гибридов вырабатываются значительно труднее, чем у родительских форм (табл. 2). При проверке пищевой возбудимости выяснилось, что гибриды в этот период поедали за сутки на 1 г живого веса значительно больше корма, чем исходные виды.

Таким образом, опыты, поставленные во второй период онтогенеза, подтвердили вывод о матроклинном характере наследования особенно-

стей силы возбудительного процесса и связи ее с темпом роста и резистентностью изучаемых форм. Скорость образования тормозного условного рефлекса по пищевой методике также оказалась зависящей от пищевой возбудимости и темпа роста.

Представлялось интересным выяснить, насколько различия между формами в особенностях нервных процессов находятся в специфической зависимости от характера безусловного рефлекса и не являются ли они следствием врожденных различий по пищевым двигательным условным рефлексам. Для выяснения этого вопроса проводилось параллельное изучение скорости образования и динамики условных рефлексов по методике оборонительных двигательных условных рефлексов на всех четырех формах в те же периоды онтогенеза.

Для исследования двигательных оборонительных условных рефлексов была разработана специальная методика (Маршин, 1962) применительно к осетровым рыбам. Результаты опытов по образованию двигательных оборонительных условных рефлексов приведены в табл. 3.

Таблица 3

Скорость образования оборонительных условных рефлексов в разные периоды онтогенеза рыб

Объект	К-во сочетаний, необходимое для укрепления рефлекса	
	положительного	тормозного
В возрасте 1 года		
Осетр	11 ± 1,7	69 ± 1,8
Шип	22 ± 1,6	46 ± 1,8
♀ осетр × ♂ шип	12 ± 2,0	58 ± 2,3
♀ шип × ♂ осетр	20 ± 2,1	55 ± 2,2
В возрасте 3 лет		
Осетр	23 ± 2,4	50 ± 1,3
Шип	9 ± 0,9	39 ± 1,5
♀ осетр × ♂ шип	30 ± 3,1	55 ± 2,6
♀ шип × ♂ осетр	11 ± 1,9	64 ± 3,0

Сопоставляя данные табл. 3 с описанными выше (табл. 1 и 2) можно заключить, что хотя положительные условные рефлексы по оборонительной методике образуются быстрее, различия в скорости образования между исходными видами и гибридами оказываются совершенно идентичными с выявленными при методике пищевых двигательных условных рефлексов.

На первом этапе онтогенеза (возраст 1 год) оборонительные условные рефлексы образуются скорее у осетра и прямого гибрида, а на втором этапе (возраст 3 года) — у шипа и гибрида ♀ шип × ♂ осетр. Таким образом, состояние безусловных центров (в частности, пищевого) оказывает влияние и на замыкательную функцию с оборонительного безусловного центра и обуславливает матроклинный характер наследования.

Скорость образования отрицательных оборонительных условных рефлексов у исходных видов также аналогична установленной для пищевых двигательных условных рефлексов, за исключением второго года онтогенеза (в трехлетнем возрасте), когда по данным, полученным посредством оборонительной методики, шип обладал по-прежнему

лее сильным тормозным процессом, по сравнению с другими формами.

У гибридов же, обладающих большим темпом роста, имелись существенные отличия в скорости укрепления оборонительных тормозных условных рефлексов и тормозных рефлексов, образованных по пищевой методике.

Пищевые тормозные условные рефлексы гибридов (♀ осетр X ♂ шип в возрасте 1 года и оба гибрида в возрасте 3 лет) укрепить было почти невозможно, так как у них вследствие чрезвычайно высокой пищевой возбудимости и иррадиации возбуждения с пищевого безусловного центра концентрация тормозного процесса затруднялась. Такое большое преобладание возбудительного процесса маскировало характер наследования силы тормозного процесса у гибридов, обследованных по пищевой методике. Оборонительные тормозные условные рефлексы у всех гибридов были прочными. Это позволило проследить характер их наследования и установить, что скорость образования оборонительных тормозных условных рефлексов у гибридов имеет промежуточный характер.

Таким образом, несмотря на имеющиеся существенные различия в характере проявления условнорефлекторной деятельности, данные, полученные при помощи методики оборонительных условных рефлексов, являются хорошим подтверждением связи особенностей нервных процессов с видовыми характеристиками безусловных рефлексов. Различия в особенностях безусловных, врожденных рефлексов оказывают влияние на характер возбудительного процесса как при образовании пищевых, так и оборонительных двигательных условных рефлексов.

Матроклинический характер наследования этих видовых различий у гибридов, вероятно, и определяет наследование особенностей возбудительного процесса по материнской линии.

ОСОБЕННОСТИ НЕРВНЫХ ПРОЦЕССОВ В РЕЦИПРОКНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ У КУР

Куры, относящиеся к породам белый плимутрок и австралорп, выбранные для изучения наследования свойств высшей нервной деятельности, различались по всем трем свойствам нервных процессов: силе, подвижности и уравновешенности. В одном скрещивании (прямое) материнской породой служили плимутроки, в другом (обратное скрещивание) — материнской породой были австралорпы. Оба скрещивания проводились одновременно и были повторены дважды в разные годы. Контролем к ним служили чистопородные австралорпы. Инкубация, выращивание гибридных и контрольных цыплят проводились в одинаковых условиях и без участия матери. Опыты проводились на курочках первого года яйценоскости. Условные двигательные пищевые рефлексы вырабатывались в специальной камере.

Показателем условнорефлекторной реакции служило специально выработанное движение — нажим клювом на подвижной диск (Бару, 1953; Пономаренко, 1958). Свойства нервных процессов (сила, подвижность и уравновешенность) определялись при помощи специальных испытаний, проводившихся на фоне стереотипа положительных и отрицательных двигательных пищевых условных рефлексов, выработанных на зрительные раздражители (Пономаренко, 1958, 1959 б). Сила возбуждательного процесса оценивалась на основании изменения положительных условных рефлексов: 1) при повышении пищевой возбудимости голоданием в течение 4 дней, 2) при понижении пищевой возбудимости

насыщенном перед опытом в течение 3 дней, 3) при применении сильного экстрараздражителя, 4) при увеличении физической интенсивности условного раздражителя. Об относительной силе тормозного процесса судили на основании величины отрицательного условного рефлекса в норме и при голодании. Подвижность нервных процессов определялась по скорости переделки сигнального значения ассоциированной пары раздражителей. Уравновешенность нервных процессов характеризовалась отношением величин тормозных условных рефлексов к величине положительных, выраженным в процентах. Для того чтобы проводить ежедневно опыты на 25—30 животных, употреблялись приборы—автоматы для ведения и регистрации опытов по условным рефлексам. Результаты всех испытаний обрабатывались статистически. Подробное описание методики и применяемых испытаний приведено в работе одного из авторов данной статьи (Пономаренко, 1959 б).

Таблица 4

Величина положительного условного рефлекса за опыт

Объект	К-во животных	Величина положительного условного рефлекса за опыт				
		в норме (10 опытов)	при голодании (4 опыта)	при насыщении (3 опыта)	при действии сильного постоянного раздражителя	При увеличении физической силы условного раздражителя
Матери:						
плимутрок	6	24,0 ± 0,9	26,5 ± 0,3	19,2 ± 2,2	23,8 ± 2,1	23,5 ± 2,3
австралорп	6	22,2 ± 0,9	20,2 ± 1,9	8,2 ± 2,6	21,5 ± 1,0	18,5 ± 4,7
Потомство:						
австралорп	16	22,1 ± 0,5	20,9 ± 1,0	5,8 ± 1,3	21,0 ± 2,9	20,8 ± 1,6
♀ плимутрок						
× ♂ австралорп	15	25,5 ± 0,14	26, ± 0,34	14,3 ± 0,93	23,7 ± 1,10	23,6 ± 0,98
♀ австралорп						
× ♂ плимутрок	23	22,0 ± 0,36	22,4 ± 0,62	4,2 ± 0,64	19,4 ± 1,23	22,9 ± 0,65

Из табл. 4 видно, что куры породы австралорп, по сравнению с плимутроками, имеют по всем испытаниям на силу возбуждательного процесса более низкие величины условных рефлексов, что свидетельствует о более слабом возбуждательном процессе. Подвижность нервных процессов у них ниже, чем у плимутроков. Но плимутроки имеют более слабый процесс торможения и поэтому являются более неуравновешенными животными.

Реципрокные гибриды по всем испытаниям на силу возбуждательного процесса резко различаются между собой. Гибриды прямого скрещивания (мать плимутрок) имеют такие же высокие показатели величин условных рефлексов, как плимутроки; гибриды обратного скрещивания (мать австралорп) имеют более слабый возбуждательный процесс, такой же, как у австралорпов. Гибридные формы статистически достоверно не отличаются по величине условных рефлексов от материнской породы и имеют достоверные различия между собой и с отцовской формой. Таким образом, наследование силы возбуждательного процесса так же, как и у межвидовых гибридов рыб, идет по материнской линии.

Показатели тормозного рефлекса в норме (табл. 5) у обоих гибридов не имеют достоверных отличий от кур породы австралорп (родительской формы, имеющей более сильный тормозный процесс), величины тормозного рефлекса при голодании являются промежуточными. Это свидетельствует о том, что относительная сила тормозного процесса имеет промежуточное наследование с неполным доминированием более сильного тормозного процесса.

Таблица 5

Показатели силы тормозного процесса, подвижности и уравновешенности нервных процессов

Объект	К-во животных	Величина тормозного условного рефлекса за опыт		К-во опытов, необходимое для переделки сигнального значения раздражителей		Отношение величины тормозного условного рефлекса к величине положительного в % (10 опытов)
		в норме (10 опытов)	при голодании (4 опыта)	отрицательного в положительное	положительного в отрицательное	
Материнский инкубатор	6	5,8 ± 1,3	11,8 ± 1,6	10,6 ± 2,0	21,3 ± 4,6	20,1 ± 2,1
австралорп	6	2,8 ± 0,9	9,2 ± 2,0	14,8 ± 2,7	18,0 ± 4,2	5,9 ± 1,0
Потомство инкубатора	16	1,9 ± 0,9	8,8 ± 1,6	14,1 ± 0,8	18,0 ± 1,8	9,4 ± 1,3
инкубатор австра-лорп	15	3,3 ± 0,3	12,1 ± 1,1	12,3 ± 1,7	19,3 ± 2,3	13,5 ± 1,3
инкубатор австра-лорп	23	2,6 ± 0,3	12,7 ± 1,0	15,2*	22,0*	14,0 ± 1,3

* Переделка производилась не на всех животных.

Скорость переделки ассоциированной пары раздражителей у гибридов имеет промежуточное значение. Уравновешенность нервных процессов, которая характеризуется соотношением величин тормозных и положительных условных рефлексов, также имеет промежуточное значение. Такое промежуточное наследование относительной силы тормозного процесса, подвижности и уравновешенности нервных процессов, по-видимому, обусловлено сложной полигенной детерминацией этих свойств высшей нервной деятельности.

Приведенный материал по реципрокным различиям между гибридами по силе возбуждательного процесса свидетельствует о том, что наследование этого свойства у кур также осуществляется по материнской линии.

У подопытных кур инкубация и выращивание потомства происходили без матери, т. е. влияние материнского воспитания было исключено. Поэтому следует полагать, что у кур так же, как и у рыб, это влияние матери осуществляется через цитоплазму яйцеклетки.

Надо заметить, что наиболее резко матроклия выступает в тестах с изменением пищевой возбудимости. Вполне возможно, что эта особенность обусловлена матроклинным наследованием характера пищевого безусловного рефлекса. Однако проверку этого предположения трудно провести, поскольку у кур пищевая возбудимость связана с текущей яйценоскостью и сезоном. Мы решили проанализировать наследо-

вание в данном реципрокном скрещивании характера некоторых безусловных рефлексов, с которым, как было показано прежними нашими работами, коррелирует сила возбудительного процесса (Лобашев, Касимов, Савватеев, Пономаренко, 1960; Пономаренко, 1958). Особенно нас интересовали врожденные элементарные характеристики возбуждения и торможения, поэтому изучалось безусловное охранительное поведение — животный гипноз (продолжительность) и характер возбудительного процесса в нервно-мышечном аппарате (реобазы).

Анализ данных табл. 6 четко и убедительно показывает, что наследование этих врожденных особенностей идет по материнской линии. Такой характер наследования делает вероятным предположение о том, что особенности высшей нервной деятельности могут наследственно детерминироваться через безусловнорефлекторную характеристику нервных процессов.

Таблица 6

Продолжительность состояния животного гипноза и величина электрической возбудимости нервно-мышечного аппарата (реобазы)

Объект	Продолжительность гипноза в сек	Реобаза в в
Матери:		
австралори	417 ± 88,5	4,4 ± 0,36
плимутрок	182 ± 36,2	2,8 ± 0,26
Потомство:		
♀ австралори × ♂ плимутрок	655 ± 27,3	5,9 ± 0,39
♀ плимутрок × ♂ австралори	330 ± 22,4	3,1 ± 0,33

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Приведенные данные по исследованию особенностей нервных процессов у межпородных гибридов кур и межвидовых гибридов осетровых рыб свидетельствуют о существовании некоторых общих закономерностей наследования особенностей нервных процессов в первом поколении.

Сила тормозного процесса и подвижность нервных процессов имеют промежуточный характер наследования.

Сила возбудительного процесса у кур и осетровых рыб и скорость образования положительных условных рефлексов у рыб наследуются по материнской линии. Такое наследование особенностей возбудительного процесса мы склонны объяснять корреляцией их с характером безусловных рефлексов, имеющих матроклинное наследование. Специальное изучение особенностей этой корреляции у рыб выявило зависимость скорости образования условных рефлексов от уровня возбуждения пищевого безусловного центра в связи с наследованием темпа роста. Уровень безусловного пищевого возбуждения в свою очередь может зависеть от генетических факторов, обуславливающих наследование адаптационных возможностей и резистентности, характерных для каждого из видов. Механизм такого матроклинного наследования этих свойств пока трудно объяснить, но он, по-видимому, является довольно общей закономерностью. Матроклинное наследование роста отмечалось и в ряде реципрокных скрещиваний у кур (Cock a. Morton, 1963; Hazel, a. Lamotteux, 1947; Yao, 1961), крыс (Jinks a. Broadhurst, 1963), мышей (Grumby, 1960), овец (Hunter, 1956) и других животных. У кур наблюдалось

6444721



также материнское влияние на наследование выживаемости (Allen, 1962; Moultrie, King a. Cottier, 1953) и особенностей газообмена (Алексеевич, 1961). Вполне вероятно, что безусловные рефлексы, как пищевые, так и оборонительные, определяются наследственной преддетерминацией цитоплазмы яйцеклеток генотипом материнского организма. Как известно, преддетерминация цитоплазмы в первую очередь сказывается на начальных фазах развития скорости дробления и дифференцировки зародыша, а также его резистентности к неблагоприятным факторам среды. Возможно, что она оказывает влияние на формирование особенностей нервной системы.

Анализируемые сейчас данные по наследованию ряда физиологических особенностей у рыб показывают, что проявления матроклинии неодинаковы на различных стадиях онтогенеза. Интересно отметить, что уменьшение или полное исчезновение матроклинии с возрастом наблюдалось у кур (Hazel a. Lamoreux, 1947; Kosin, Abplanalp, Gutierrez a. Ringrose, 1952; Krzanowska, 1959). Принципиально важное явление матроклинного наследования кардинальных механизмов приспособления организма представляет общебиологический интерес и требует дальнейшего исследования.

Итак, наши данные позволяют сделать следующие выводы:

1. Метод межвидовых и межпородных реципрокных скрещиваний является одним из возможных путей изучения наследования некоторых свойств высшей нервной деятельности в связи с характером реализации безусловных рефлексов в онтогенезе.

2. У межвидовых (близкие виды осетровых рыб) и межпородных (породы кур) гибридов наследование силы возбуждательного процесса в первом поколении осуществляется по типу матроклинии.

3. Наследование силы тормозного процесса носит промежуточный характер.

4. Специальное изучение скорости образования и динамики двигательных пищевых и оборонительных условных рефлексов в различные периоды онтогенеза рыб показало, что их проявление обусловлено матроклинным характером наследования особенностей возбуждательного процесса, определяемых видовыми свойствами безусловных рефлексов.

STUDIES ON THE INHERITANCE OF PROPERTIES OF HIGHER NERVOUS ACTIVITY IN INTERSPECIFIC AND INTERBREED RECIPROCAL CROSSES

V. V. Ponomarenko, V. G. Marshin and M. E. Lobashev

The inheritance of the properties of nervous processes (the strength of the excitatory and inhibitory process, their balance and lability) has been investigated in interspecific (closely related species of sturgeon., i. e. *Acipenser güldenstädy* Br. and *A. nudiiventris* Low.) and in interbreed (breeds of chicken White Plymouthrock and Australorp) reciprocal crosses.

In F_1 of interspecific reciprocal hybrids and interbreed hybrids the strength of excitatory process is inherited after the maternal type. It was shown that inheritance of strength of inhibitory process is intermediate in its character. This is the evidence of different genetic determination of the excitatory and inhibitory processes. The special study of the rate of formation and dynamics of alimentary and defensive conditioned reflexes at different period of ontogenesis shows that their expression is determined by maternal type inheritance of the properties of excitatory process determined by the specific properties of unconditional reflexes.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева М. С. 1953. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 2: 183—193.
 Алексеевич Л. А. 1961. Межвузовская конфер. по экспериментальной генетике. Тез. докл.: 6—7.
 Бару А. В. 1953. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 2: 449—454.
 Касимов Р. Ю. 1958. Изв. АН Аз. ССР, 1: 71—75.
 Касимов Р. Ю. и В. Г. Маршин. 1959. Совет. по экологич. физиол. Тез. докл.: 42—43.
 Колесников М. С. 1947. Рефераты научно-исслед. работ за 1946 г. АМН СССР, отд. медико-биол. наук, 1: 69—70.
 Колесников М. С. и В. А. Трошихин. 1951. Журн. высш. нервн. деят., 1, 5: 739—743.
 Кольцова М. М. 1938. Биол. журн., 7, 3: 559—570.
 Комарова Т. Ф. и В. А. Трошихин. 1953. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 2: 228—252.
 Комарова Т. Ф. 1960. Журн. высш. нервн. деят., 2, 6: 884—891.
 Красуский В. К. 1953а. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 2: 11—120.
 Красуский В. К. 1953б. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 2: 252—276.
 Красуский В. К. 1959. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 8: 60—69.
 Крушинский Л. В. 1959. Бюлл. МОИП, отд. биол., 64: 105—117.
 Крушинский Л. В. 1960. Формирование поведения животных в норме и в патологии. М.: Изд. МГУ.
 Лобашев М. Е. 1955. Журн. общ. биол., 26, 2: 95—105.
 Лобашев М. Е. 1959. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 8: 133—141.
 Лобашев М. Е., Р. Ю. Касимов, В. Б. Савватеев, В. В. Новомаренко. 1960. Филол. журн. СССР, 46, 9: 1083—1089.
 Лобашев М. Е., Р. Ю. Касимов, В. Г. Маршин. 1962. Изв. АН СССР, сер. биол., 1: 56—69.
 Лобашев М. Е., Р. Ю. Касимов, В. Г. Маршин, В. В. Новомаренко. 1961. Межвузовский конфер. по экспериментальной физиол. Тез. докл.: 80—82.
 Маршин В. Г. 1962. Зоол. журн., 41, 5: 721—723.
 Новомаренко В. В. 1958. ДАН СССР, 118, 3: 614—617.
 Новомаренко В. В. 1959а. Научн. сообщ. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 2: 67—69.
 Новомаренко В. В. 1959б. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 8: 179—185.
 Садовникова-Кольцова М. П. 1933. Биол. журн., 2: 184—195.
 Студенцов П. П. 1921. Русск. физиол. журн., 7, 1—6: 317—318.
 Федоров Викт. К. 1953а. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 2: 276—286.
 Федоров Викт. К. 1953б. Бюлл. экан. биол. и мед., 35, 6: 7—10.
 Федоров Викт. К. 1954. ДАН СССР, 94: 953—955.
 Федоров Викт. К. 1957. В сб.: Проблемы физиологии центральной нервной системы. М.—Л., Изд. АН СССР: 550—556.
 Федоров Викт. К. 1959. Журн. высш. нервн. деят., 9, 6: 809—822.
 Федоров Викт. К. 1962. ДАН СССР, 142, 6: 1432—1438.
 Федоров Викт. К. 1963. Тез. 20-го совет. по проблемам высш. нервн. деят. Л.: 244—245.
 Allen C. P. 1962. Poult. sci., 41: 825—839.
 Bagg H. I. 1916. Amer. naturalist, 50: 222—236.
 Bagg H. I. 1920. Arch. psychol., 6: 1—58.
 Brumby P. Y. 1960. «Heredity», 14: 1—18.
 Carr R. M. a. C. D. Williams. 1957. J. comp. psychol., 50: 621—623.
 Cock A. G. a. I. R. Morton. 1963. «Heredity», 18: 337—351.
 Denenberg V. H. 1959. «Science», 130, 3373: 451—452.
 Fuller J. L. a. W. R. Thompson. 1960. Behaviour genetics. New York—London, John Wiley and Sons, Inc.
 Hazel L. N. a. W. F. Lamoreux. 1947. Poult. sci., 26: 508—514.
 Heron W. T. 1935. J. comp. psychol., 19: 77.
 Heron W. T. 1941. J. genet. psychol., 59: 41—49.
 Hunter G. L. 1956. J. agric. sci., 48: 36—60.
 James W. T. 1939. J. genet. psychol., 54: 151—164.
 Jinks J. L. a. R. L. Broadhurst. 1963. «Heredity», 18: 319—337.
 Kozin I. L., H. Abplanalp a. oth. 1952. Poult. sci., 31: 247—254.
 Krzanowska H. 1959. Poult. sci., 38: 1446—1455.
 Lockard R. B. 1962. J. comp. psychol., 55: 1118—1124.

- Lindzey G., D. T. Lykken a. H. D. Winston. 1960. *J. abnorm. soc. psychol.*, **61**:7-14.
- McClearn G. E. 1959. *J. comp. physiol. psychol.*, **52**:62-67.
- McClearn G. E. 1960. *J. comp. physiol. psychol.*, **53**:142-143.
- Moultrie F., D. F. King a. G. I. Cottier. 1953. *Poult. sci.*, **32**:935-941.
- Nagamura C. V. a. M. H. Anderson. 1962. *J. comp. physiol. psychol.*, **55**:740-747.
- Rodgers D. A. a. C. McClearn. 1962. *General biology*, **39**, 1:23.
- Royce J. R. a. M. Covington. 1960. *J. comp. physiol. psychol.*, **53**:187-200.
- Scott J. R. 1942. «Heredity», **33**:11-15.
- Searle L. V. 1949. *Genetic psychol. monographs*, **39**:279-325.
- Stockard C. R., O. D. Anderson, W. T. James. 1941. *Genetic and endocrine basis for differences in form and behaviour*. Philadelphia, Wistar Inst. Press.
- Thompson W. R. 1951. *Proc. assoc. res. nerv. a. ment. dis.*, **33**:209-231.
- Thompson W. R. 1956. «Heredity», **47**:147-148.
- Tryon R. C. 1949. *J. comp. psychol.*, **28**:361-415.
- Tryon R. C. 1949. *The thirtysixth yearbook*. Bloomington, 111-119.
- Vigors G. M. 1929. *Exper. zool.*, **54**:31-88.
- Winnicott S. 1956. *Poult. sci.*, **40**:1048-1056.