

# ИССЛЕДОВАНИЕ ПО ФЕНОГЕНЕТИКЕ ПРИЗНАКОВ ПОВЕДЕНИЯ У СОБАК\*

## ВВЕДЕНИЕ

Дарвин, останавливаясь на инстинктивной деятельности животных, указывал на естественный отбор как на направляющую причину ее возникновения и развития. Подойдя к сложному и наиболее запутанному вопросу поведения животных, Дарвин применял к нему те же категории, какие применялись к признакам строения животных. Дарвин впервые со всей ясностью показал, что поведение подчиняется тем же закономерностям, что и организм животного в целом. И это положение, следующее из работ Дарвина, о том, что признаки поведения можно изучать теми же методами, какими изучаются все телесные особенности организма, было окончательно и блестяще доказано Павловым и его школой.

Школа Павлова дала четкий анализ закономерностей, наблюдающихся в коре больших полушарий животного. Но остается еще большая группа прирожденных особенностей поведения, которую нельзя всецело изучить физиологическими методами, которую необходимо изучать в ее историческом возникновении, а одним из таких методов является метод генетического анализа и изучения наследственного осуществления признаков поведения.

Настоящая работа ставит целью при помощи синтеза физиологического и генетического методов исследовать фенотипическое проявление и выражение оборонительных реакций у собак.

Несколько лет назад я столкнулся с интересным явлением. Речь идет о проявлении резко выраженной пассивно-оборонительной реакции (трусости) у гибридов первого поколения, получившегося от скрещивания гяляцких лаек с немецкими овчарками. Три кобеля гяляцких лаек, привезенные из районов р.Амур, не обладавшие пассивно-оборонительной реакцией (трусостью), скрещивались три последующих года с различными немецкими овчарками, также не обладавшими данной реакцией поведения (имевшими активно-оборонительную реакцию - злобность); они дали потомство в количестве 25 экз. с явно выраженной пассивно-оборонительной реакцией (родословная № 1) (рис. 1). Поведение получившихся гибридов весьма характерно: при подходе незнакомого лица собаки быстро убежали с поджатым хвостом и прижатыми ушами, забивались в темный угол; зрачки у них сильно расширились, мускулатура титанически напрягалась, наблюдался ясно выраженный тремор, температура тела поднималась, доходя в некоторых случаях до 40°.

Такое поведение характерно для большинства гибридов, но у некоторых из них все эти симптомы трусости выражены менее резко. Относить

\*Биол. журн. 1938. Т. 7, № 4. С. 869-892.

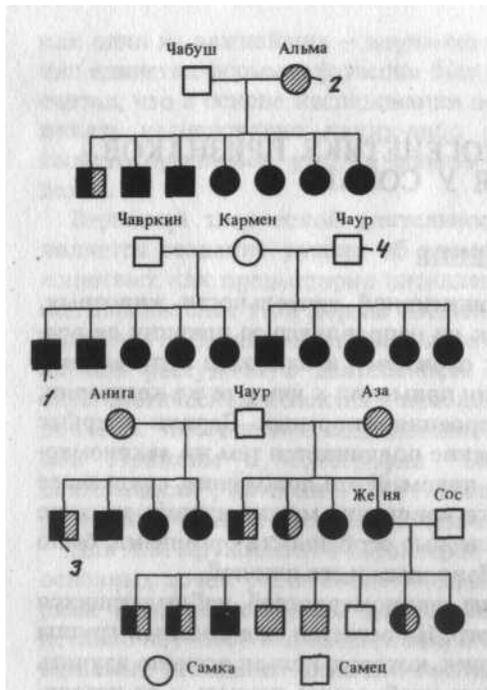


Рис. 1. Родословная № 1

Указанные в рисунке обозначения относятся ко всем родословным. 1 — пассивно-оборонительная реакция; 2 — активно-оборонительная реакция; 3 — одновременное наличие обеих оборонительных реакций; 4 — отсутствие обеих оборонительных реакций

данную реакцию поведения всецело за счет условий **воспитания** было трудно, так как собаки других пород, воспитывающиеся в тех же условиях, ею или не обладали, или обладали в менее резко выраженной форме. Подобное проявление резко выраженной трусости по отношению к человеку мне удалось наблюдать у гибридов волка с собакой, находящихся в Московском зоопарке. Эти гибриды были гораздо трусливее, чем обычные волки, находящиеся там же. Относительно гибридов волков с

собаками у практиков собаководов имеется совершенно определенное мнение о постоянном проявлении у них более резко выраженной трусости, чем у волков.

Адамец указывает также на наблюдение овцеводов Патагонии, что склонность к одичанию наиболее характерна для гибридов овчарок.

Все это наводит на мысль, что во всех этих случаях наблюдается возникновение в результате гибридизации какого-то типа нервной деятельности, обуславливающей наиболее резко выражение определенной реакции поведения.

В настоящей работе сделана попытка более подробно проанализировать причину возникновения оборонительных реакций у собак.

### РАБОЧАЯ ГИПОТЕЗА

Возникновение пассивно-оборонительной реакции в потомстве при скрещивании гиляцких лаек с немецкими овчарками, с одной стороны, и более резкое проявление трусости от скрещивания волка с собаками — с другой, наводят на мысль о том, что в обоих случаях мы имеем дело с явлением одного и того же порядка. В случае гибридов волка с собакой мы имеем все основания предполагать, что трусость унаследована ими от волков (так как сами волки обладают ею) и только каким-то образом усиливается в результате гибридизации. Общим, бросившимся мне в глаза при сопоставлении обоих типов скрещиваний, явилась малая возбудимость волков и гиляцких лаек по сравнению с обычными породами собак.

Описание возбудимых собак мы берем у **И.П. Павлова**: "Это животные в высшей степени суетливые, все обнюхивающие, все рассматривающие, быстро реагирующие на малейшие звуки при знакомстве с людьми, а знакомятся они очень легко, надоедливые своей навязчивостью, которых ни окриками, ни легкими ударами не удается усмирить". С этими свойствами сочетается чрезмерная легкость возникновения у этих собак голосовой реакции, малейшее возбуждение вызывает обычно взрыв визга, лая. Кроме того, следует отметить хаотичность, беспорядочность движений, возникающих у них при любом возбуждении. Противоположностью возбудимых собак являются спокойные, флегматичные животные, у которых трудно вызвать бурные взрывы возбуждения. Поведение таких животных характеризуется отсутствием общей экспансивности, присущей возбудимым собакам. Вот именно к этому (маловозбудимому) типу я отношу волка, и наиболее резко это выражено у гиляцких лаек. В случае скрещивания волков с собаками резкое выражение трусости у гибридов я объясняю тем, что от волков наследуется пассивно-оборонительная реакция, а от собак — повышенная возбудимость нервной системы происходит усиление ее выражения, что проявляется в большей трусости гибридов по сравнению с волками. При приложении этой схемы к случаю скрещивания гиляцких лаек с немецкими овчарками мы **сталиваемся** с некоторыми трудностями ввиду того, что ни у гиляцких лаек, ни у немецких овчарок, употреблявшихся в данном скрещивании, нет заметно выраженной пассивно-оборонительной реакции.

Малая возбудимость гиляцких лаек привела к предположению, что у них имеется в скрытом состоянии пассивно-оборонительная реакция, не выявляющаяся ввиду малой возбудимости этих собак. При их скрещивании с возбудимыми немецкими овчарками возникает такая же комбинация, как и в случае скрещивания волков с собаками: комбинация пассивно-оборонительной реакции с повышенной возбудимостью, что приводит к резкому выражению трусости у гибридов.

Обозначая пассивно-оборонительную реакцию (трусость) через Т, отсутствие трусости через т, повышенную возбудимость через В и малую возбудимость через в, имеем в случае скрещиваний:

Волков	собаками:
Волк	<b>Собака</b>
ввТТ	Х ВВтт
Малая возбудимость	Повышенная возбудимость
Незначительная трусость	<b>Отсутствие трусости</b>
	Гибриды
	ВвТт
	Повышенная возбудимость
	Резко выраженная трусость
	Гиляцких лаек с немецкими овчарками:
Гиляцкая лайка	Немецкая овчарка
ввТТ	Х ВВтт

Малая возбудимость

Нетрусливая

Повышенная возбудимость

Нетрусливый

Гибриды  
ВвТт

Повышенная возбудимость

Резко выраженная трусость

Итак, основными допущениями, сделанными в данной схеме, являются, по-первых, предположение о возможности наследования пассивно-оборонительной реакции и повышенной возбудимости, во-вторых, предположение, что определенная реакция поведения, в данном случае пассивно-оборонительная, в своем фенотипическом проявлении и выражении зависит от определенной степени возбудимости животного и в случае малой его возбудимости может совершенно не проявиться.

Для оправдания этой гипотезы была предпринята работа в трех направлениях: 1) проверка того, являются ли действительно гибриды от скрещивания гильяцких лаек с немецкими овчарками возбудимыми; 2) проверка того, может ли пассивно-оборонительная реакция быть обусловлена наследственностью и каков характер этого наследования; 3) проверка предложенной рабочей гипотезы, согласно которой гильяцкие лайки обладают пассивно-оборонительной реакцией путем искусственного изменения их возбудимости.

В следующей части изложен фактический материал и результаты проведенной работы в трех указанных направлениях.

#### МЕТОДИКА И РЕЗУЛЬТАТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗБУДИМОСТИ ГИБРИДОВ

Пассивно-оборонительная реакция гибридов гильяцких лаек и немецких овчарок выражена, как было указано выше, очень резко. Приближение незнакомого человека к клетке, в которой находится собака, вызывает резко выраженную пассивно-оборонительную реакцию, подавляющую проявление остальных реакций поведения животного, что чрезвычайно затрудняет определение общей возбудимости. Необходимо было преодолеть это затруднение. Замечено, что гибриды, как и вообще все собаки с пассивно-оборонительной реакцией, совершенно не боятся постоянно ухаживающего за ними человека. В его присутствии, если нет никого постороннего, они ведут себя как собаки, не обладающие пассивно-оборонительной реакцией. Поэтому было решено использовать хозяина в качестве раздражителя для определения возбудимости.

Большинство собак бурно встречают приход хозяина, впадая в сильное возбуждение, выражающееся в лае, визге, бегании, прыганий на него. В то же время имеются собаки, довольно спокойно реагирующие на приход хозяина, почти не впадающие в возбуждение. Конечно, можно предположить, что различная степень реакции собаки на приход хозяина зависит от ее привязанности к нему. Но мне кажется, что это имеет меньшее значение по сравнению со степенью возбудимости собаки, так как

Таблица 1. Наследование возбудимости у гибридов гильяцких лаек (отец) и немецких овчарок (мать)

Отцы		Матери		Гибриды		
Кличка	Возбудимость	Кличка	Возбудимость	Кличка	Пол	Возбудимость
Чаур	в	Аза	В <sub>1</sub>	Жук	♂	В <sub>2</sub>
				Женя	♀	В <sub>1</sub>
				Жилка	♀	В <sub>2</sub>
				Жамка	♀	В <sub>1</sub>
Чаур	в	Кармен	В <sub>1</sub>	Живчик	♂	В <sub>1</sub>
				Жужу	♀	В <sub>1</sub>
				Живая	♀	В <sub>1</sub>
				Жури	♀	В <sub>1</sub>
				Жучка	♀	Возбудима
Чаур	в	Анита	Возбудима	Ездок	♂	В <sub>1</sub>
				Ефрат	♂	В <sub>2</sub>
				Эпоха	♀	В <sub>1</sub>
				Эра	♀	В <sub>1</sub>
Чавркин	в	Кармен	В <sub>1</sub>	Зинка	♀	В <sub>1</sub>
				Зима	♀	В <sub>1</sub>
				Зара	♀	В <sub>1</sub>
				Закал	♂	В <sub>1</sub>
				Зер	♂	В <sub>2</sub>
				Журьба	♀	В <sub>1</sub>
				Жильда	♀	В <sub>1</sub>
Чабуш	в	Альма	В <sub>1</sub>	Жизнь	♀	В <sub>1</sub>
				Жар	♂	В <sub>2</sub>
				Занда	♀	В <sub>2</sub>
				Зюд	♂	В <sub>2</sub>
				Закал	♂	В <sub>2</sub>

возбудимые особи без оборонительных реакций бурно встречают приход даже незнакомого человека, впадая в сильное возбуждение.

Отсюда мне кажется возможным пользоваться хозяином в качестве раздражителя для определения возбудимости собаки. Так как гибриды не боятся хозяина и ведут себя с ним совершенно свободно, наблюдая за их поведением при приходе хозяина (из такого места, чтобы собаки не подозревали о присутствии наблюдателя), можно составить представление о степени их возбудимости.

Условно, по реакции на приход хозяина, мы разбили собак по возбудимости на три группы: 1) собак сильно возбудимых (обозначаемых В<sub>1</sub>); 2) собак средне возбудимых (обозначаемых В<sub>2</sub>); 3) собак мало возбудимых (обозначаемых в).

Конечно, метод такого определения возбудимости, основанный на субъективной оценке, являлся далеко не безукоризненным по своей точности, но он был возможным в тех условиях, в которых проводилась работа, и, кроме того, освобождал от тормозного влияния на поведение собаки со стороны пассивно-оборонительного рефлекса.

В табл. 1 приведены данные результатов определения возбудимости гиляцких лаек, немецких овчарок и их гибридов.

Из этой таблицы видно, что все гибриды оказались или подобно немецким овчаркам сильно возбудимыми, или средне возбудимыми, но все они были возбудимее своих отцов - гиляцких лаек. Этот факт вполне согласуется с рабочей гипотезой о том, что гибриды наследуют **возбудимость** от своих матерей - немецких овчарок. Что в данном случае имелось наследование повышенной возбудимости, кажется весьма вероятным, тем более что литературные данные согласуются с нашим материалом. Так, Адамец указывает на наследование у собаки повышенной возбудимости, нервозности как неполного доминантного признака. Ссылаясь на работы **Гофмана**, он отмечает, что горячий возбудимый темперамент у лошадей наследуется как доминантный признак.

Какой тип наследования был в нашем случае у гибридов гиляцких лаек и немецких овчарок, полного или частичного доминирования возбудимости, является для данной работы не столь актуальным. Для подтверждения рабочей гипотезы важно только, что гибриды оказались более возбудимыми, чем гиляцкие лайки.

Итак, на первый пункт принятой рабочей гипотезы о большей возбудимости гибридов, чем их отцов - гиляцких лаек, на основании приведенного материала можно ответить утвердительно.

#### ДАННЫЕ ПО НАСЛЕДСТВЕННОСТИ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ

Для доказательства второго положения нашей рабочей гипотезы о возможности наследования пассивно-оборонительной реакции было необходимо исследовать, наследуется ли пассивно-оборонительная реакция у собак и в положительном случае установить способ ее наследования.

Материалом для этого послужили 300 собак (главным образом немецкие овчарки и эрдельтерьеры, принадлежащие как ведомственным питомникам, так и частным лицам). Так как, согласно нашей рабочей гипотезе, у мало возбудимых собак пассивно-оборонительная реакция может не проявляться, что может очень затруднить картину наследования, нами были взяты наиболее возбудимые породы и пометы, чтобы избежать возможности непроявления **пассивно-оборонительной** реакции у мало возбудимых собак.

Как было сказано выше, несколько гибридов обладали наряду с явно выраженной пассивно-оборонительной и активно-оборонительной реакцией. Это наводило на мысль, что она была ими унаследована от их матерей - немецких овчарок, которые обладали этой реакцией.

Для проверки этого предположения учитывалось также при сборе генетического материала и наличие активно-оборонительного рефлекса.

При сборе генетического материала я столкнулся со следующим зат-

руднением; было трудно у очень трусливых особей обнаружить наличие **активно-оборонительной** реакции. И наоборот, у очень злобных особей трудно было обнаружить наличие пассивно-оборонительной реакции.

До сих пор, насколько мне известно, работ по наследованию безусловных рефлексов у собак очень мало, несмотря на то что у них имеется большое разнообразие различных реакций поведения. Можно указать на небольшую работу **Уитней** (Whitney, 1929), в которой исследовалось наследование гона (trail barking) собак. Работа произведена на очень небольшом материале, но все же автор считает, что тенденция к лаю на следу зверя **наследуется** как доминантный признак. Но, несмотря на то что от скрещивания с гончими всегда рождается лающее на следу зверя потомство, интонация лая, характерная для гончих, не **наследуется**.

Хемфри и **Уорнер** (Humphrey, Warner, 1934) изучали наследование признаков поведения, и в частности оборонительных реакций у собак. На основании своих данных они приходят к выводу, что боязнь сильных звуков (ear sensitivity) и сильных тактильных раздражителей (body sensitivity) являются независимыми наследственными признаками, определяющимися рецессивными факторами, зависимыми в значительной степени в своем проявлении от условий предшествующей жизни собаки.

На других животных по наследованию оборонительных реакций имеется также некоторое количество работ. В основном эти работы произведены на крысах и мышах. **Иеркс** (Yerkes, 1913), проводя работу на крысах, считает, что злобность, дикость и трусость являются наследственными признаками.

Кобурн (Coburn, 1922), работая на мышах и имея большой материал (1300 особей), пришел к выводу о возможности наследования "дикости" по менделевской схеме. Он считает, что этот признак определяется не одним, а несколькими наследственными факторами.

**Садовникова-Кольцова** (1925, 1928, 1931), работая с **крысами**, показала различное поведение в лабиринте животных, происходящих от диких и ручных крыс.

Даусен (**Dawson**, 1932) работал с наследованием "дикости" и "одомашненности" у мышей. На большом материале (3376 животных), применяя точную методику учета интенсивности реакций, автор показал, что "дикость" является у мышей обычным доминантным менделевским признаком, на выражение которого влияет несколько модификаторов. В этой работе получены цифры, столь близкие к ожидаемым, что не остается сомнения в правильности вывода автора.

Филиппс (Phillips, 1912), скрещивая различные породы уток, показал, что пугливость у них обуславливается генетически, но значительное влияние оказывают также и условия содержания. Таким образом, эти, хотя и немногочисленные, работы указывают на возможность наследования оборонительных реакций у различных животных, в частности у собак.