

НАСЛЕДСТВЕННОЕ "ФИКСИРОВАНИЕ" ИНДИВИДУАЛЬНО ПРИОБРЕТЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ИНСТИНКТОВ*

ВВЕДЕНИЕ

Один из важнейших вопросов учения о поведении животных - происхождение сложно-безусловных, инстинктивных реакций организма. Ч. Дарвин в "Происхождении видов" (1896. С. 161) в главе об инстинктах указал на естественный отбор как на фактор, направляющий развитие этой формы поведения: "Естественный отбор, сохраняя и постоянно накапливая уклонения в **инстинктах**, может развить их до любой степени полезности". "Точно так же, как и морфологические признаки, инстинкты являются изменчивыми и наследственными, и путем медленного и постепенного накопления слабых, но полезных уклонений происходит развитие сложных инстинктов".

Вместе с тем Дарвин признавал и прямое наследование результата усиленного развития этой формы **поведения**. Так, говоря о возникновении стойки легавых собак, Дарвин указывал, что раз появились собаки, останавливающиеся на некоторый момент перед дичью, то систематический отбор и наследственная передача результатов усиленного развития этой способности в последовательных поколениях могли скоро окончить дело. Говоря об утрачивании ряда естественных инстинктов под влиянием одомашнения, Дарвин указывает, что легкую **приучаемость** домашнего кролика по сравнению с диким надо в основном приписать привычке и продолжительному содержанию в неволе. На основании разбора этого и некоторых других случаев Дарвин заключает, что под влиянием одомашнения некоторые инстинкты были приобретены, естественные же утрачены вследствие привычки, отчасти вследствие отбора, в большинстве случаев привычка и подбор, вероятно шли рука об руку.

Не только сходство, но и зависимость между привычкой и инстинктом была подчеркнута Ллойдом Морганом. Рассматривая параллельно инстинктивные и приобретенные действия животных, Морган указывает: "когда мы видим, что индивидуальные усилия принимают такое же направление, как и наследственное координирование... то чувствуем, даже признавая недостаточность доказательств наследственной передачи приобретенных привычек, что между **вариацией**¹ и модификацией существует какая-то связь, подтверждаемая фактами" (Морган, 1899. С. 277).

Согласно Моргану, зависимость между наследственными и ненаследственными изменениями сводится к следующему: изменение условий существования вызывает в силу "природной пластичности" ненаслед-

ственные адаптивные изменения. "Те экземпляры, природная пластичность которых соответствует данным условиям, видоизменяются и выживают. Те же, пластичность которых недостаточна для приспособления к данным условиям, вымирают". Однако будучи ненаследственными, результаты возникающей модификации "не передаются зародышевой субстанции". Совершающиеся в том же направлении, как и появившиеся модификации, наследственные изменения не будут уничтожаться естественным отбором, так как они подобны адаптивным ненаследственным **изменениям**. Однако всякие наследственные изменения, по направлению сходные с этими модификациями, стремятся поддержать и повлиять благоприятно на **организм**, в котором они находятся". Таким **образом**, происходит наследственное предрасположение к адаптивно возникшей модификации, "наследственное закрепление" результатов первоначально наследственно приспособительного изменения. "Чем дальше продолжить этот **процесс**, тем заметнее становится предрасположение и тем больше делается склонность к наследственным вариациям, во всех отношениях соответствующим постоянным пластическим модификациям".

Итак, по мнению Моргана, пластическая модификация "направляет" путь наследственного изменения организма, и в этом ее значение в образовании новых признаков.

Отсутствие фактического материала в построениях Моргана значительно снижает ценность его гипотезы. Однако *его*, взгляды на роль наследственных изменений в происхождении наследственных признаков организма чрезвычайно важны и нашли свое отражение во взглядах современных эволюционистов. Это направление получило дальнейшее развитие **преимущественно** в своей теоретической части. Особенно интересными являются исследования Кирпичникова, Лукина и Шмальгаузена по теории "косвенного" и "стабилизирующего" отбора, а также экспериментальные работы Гаузе и его сотрудников по этому кругу вопросов.

ЗАДАЧА ИССЛЕДОВАНИЯ

Основное положение, из которого мы исходим при рассмотрении вопроса о связи происхождения врожденных реакций поведения с приобретенными реакциями, - это утверждение, что не существует чисто приобретенных и чисто врожденных реакций поведения животных. Формирование каждой реакции поведения осуществляется в результате теснейшего взаимодействия "внешних" и "внутренних" факторов развития. Ответная реакция поведения на внешнее воздействие происходит в соответствии с врожденными возможностями организма, и наоборот, наследственное осуществление каждой реакции поведения происходит в соответствии с внешними условиями.

Из этого следует, что среди животных, у которых возникает какая-нибудь форма индивидуально приобретенной реакции, должна наблюдаться изменчивость в отношении быстроты и прочности образования этой реакции, обусловленная наследственными различиями отдельных **особей**. Особи, обладающие наследственными факторами, способствующими

*Журн. общ. биологии. 1944. Т. 5, № 5. С. 261—283.

¹Под вариацией Морган **понимает наследственное изменение**

щими быстроте и прочности выработки этой реакции, будут иметь преимущество в борьбы за существование. Это поведет к тому, что **отберутся** особи, имеющие более резко выраженные наследственные предпосылки к выработке данного индивидуально приобретенного поведения. Произойдет увеличение относительного значения внутренних факторов в его возникновении. Такое увеличение роли внутренних наследственных факторов может привести к тому, что данное индивидуально приобретаемое поведение будет возникать при минимальном участии внешних факторов. Поведение, которое возникло первоначально у предков как результат личного, индивидуального опыта, окажется через замену формирующих данное поведение факторов как бы наследственно зафиксированным. Индивидуально приобретенное поведение предков окажется у потомков врожденным, инстинктивным поведением.

Согласно этому взгляду, модификация является не "защитой" от устраняющего действия **естественного отбора** для возникающих в том же направлении наследственных изменений, как об этом писал Л. Морган, а активным "проявителем" всех имеющихся и возникающих наследственных особенностей **организма**, связанных в той или другой степени с выражением данной модификации. Ее значение в том, что она выявляет генотипические различия организмов, давая возможность естественному отбору выбирать те генотипы, которые наиболее способствуют возникновению данной адаптивной модификации.

Таковы теоретические построения. Задача заключается в том, чтобы показать, в какой мере эти построения соответствуют фактам.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

ВЫРАБОТКА УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА АППОРТИРОВКИ

Для освещения поставленного нами вопроса необходимо было найти такой пример поведения животного, в котором индивидуально приобретаемая форма поведения, имеющая значительную изменчивость в быстроте и прочности своего возникновения, в крайней своей степени проявлялась бы почти без всякого обучения, то, что называется "с места", причем это свойство обуславливалось бы наследственностью.

С подобным примером мы встречаемся при выработке у собак широко практикуемого в дрессировке навыка аппортировки. У собак вырабатывается условный рефлекс приносить брошенные или оставленные предметы. Условным раздражителем является словесная команда и жест рукой в сторону бросаемого или лежащего предмета. Безусловные раздражители, на которых строится данный прием: 1) стремление собаки схватить всякий движущийся или бросаемый предмет и 2) пищевое подкрепление исполненного действия.

Обучение исследованных собак производилось по следующим этапам.

1. Собаки обучались подносить к дрессировщику брошенные предметы.

Таблица 1. Изменчивость в быстроте выработки условного рефлекса аппортировки у немецких овчарок

№ п/п	Кличка	Пол	Возраст, годы	Число занятий, необходимых для закрепления				Примечание
				1-й этап	2-й этап	3-й этап	4-й этап	
1	Чанг	♂	1	1	1	—	—	Обучался только первому этапу
2	Альфа	♀	4	2	5	7	10	—
3	Волчок	♂	5	1	5	7	12	—
4	Джюльбарс	♂	4	1	3	7	15	—
5	Дозор	♂	3	1	4	7	15	—
6	Джек	♂	5	1	5	8	15	—
7	Букет	♂	3	7	10	15	20	—
8	Боевой	♂	2	5	15	20	25	—
9	Серка	♂	3	5	15	15	30	—
10	Каро	♂	3	14	20	25	30	—
11	Джим	♂	4	10	15	23	35	—
12	Код	♂	4	10	30	30	50	Не обучился 4-му этапу в течение 50 занятий
13	Астик	♂	4	15	30	45	50	То же
14	Отлин	♂	4	30	45	45	50	"
15	Альма	♀	3	20	—	—	—	Выбыла (выбракована)

2. Собаки обучались при команде "аппорт" брать в зубы висящий на шее удобный для схватывания предмет, так называемый бринзель.

3. Собаки обучались, прибежав по команде на определенное место, по команде же брать в зубы бринзель.

4. Собаки обучались, прибежав по команде на определенное место, без команды схватывать в зубы бринзель.

Таким образом, перед собаками ставились последовательно все более и более усложняющиеся задачи, являющиеся модификациями основного приема подносить в зубах предметы.

Обучение всех собак было начато одновременно. Занятия с ними проводились ежедневно в одно и то же время. Собаки изучались различными лицами под непосредственным руководством одного и того же опытного дрессировщика.

Ясно видна огромная изменчивость в быстроте выработки данного условно-рефлекторного навыка. Возможно предположение, что она зависит от различия в технике обучения отдельных собак. Однако, как уже

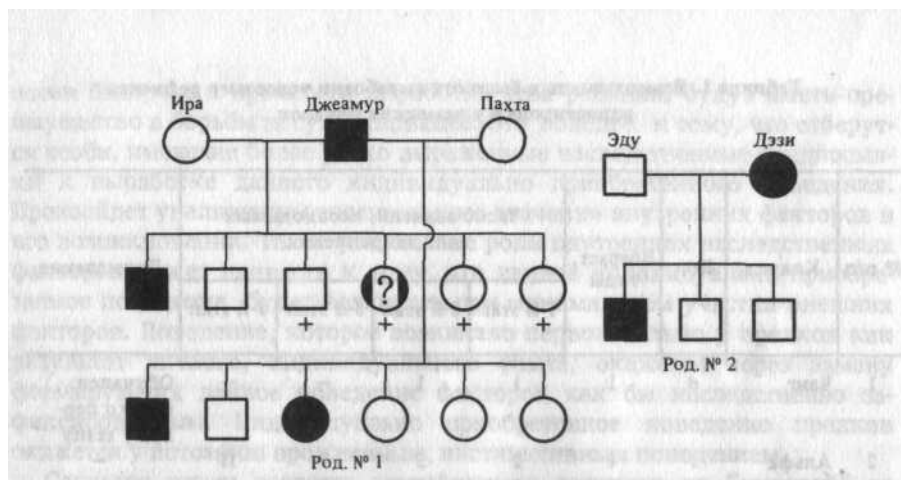


Рис. 1. Родословные собаки

указано выше, все эти собаки, кроме одной, обучались хотя и различными людьми, но под руководством одного и того же опытного дрессировщика. Ускорить обучение плохо дрессируемых собак не мог и он. Другое предположение, что собаки, предшествующая жизнь которых (кроме одной) нам была неизвестна, уже раньше могли дрессироваться аппортировке, не могло бы объяснить различий, которые наблюдались в обучении можно объяснить только различие в обучаемости первому этапу. Все же три последующие этапа обучения настолько специальные, что никакой любитель-собаковод не мог обучать этим приемам своих собак. Однако, как видно из табл. 1, имеется четкая зависимость в быстроте обучаемости всем четырем этапам.

На основании двенадцатилетнего наблюдения в различных ведомственных школах и питомниках служебных собак я убедился, что встречаются особи, имеющие стремление без всякого предварительного обучения носить во рту различные предметы. Поведение таких собак весьма характерно. Почти постоянно они держат какой-нибудь предмет во рту. Предметы эти могут быть весьма разнообразными, начиная от соломинки или стружки и кончая большими камнями или бачками, служащими для кормления собак.

Стремление к ношению предметов может быть весьма резко выражено. Если у такой собаки отнять предмет, который она держит в зубах, она тотчас же схватывает какой-нибудь другой.

Необходимо подчеркнуть индивидуальные особенности данного свойства у наблюдавшихся мною собак. Каждая собака обладала характерными наклонностями к ношению определенных предметов.

Обусловлены ли эти особенности поведения наследственностью или являются результатом приобретенной привычки, образовавшимся под влиянием тех или других внешних причин стойким (типа навязчивого движения) поведением? Для выяснения этого вопроса были поставлены скрещивания немецкой овчарки Дже-Амура, обладавшего этой особенностью поведения, с двумя самками.

Первое скрещивание было произведено с немецкой овчаркой Ира (рис. 1, род 1), не проявлявшей склонности к аппортировке. В результате этого скрещивания родились шесть щенят. В 4-месячном возрасте один щенок из этого помета начал проявлять некоторое стремление к ношению во рту предметов. Однако трудно было еще точно дифференцировать данную реакцию поведения от щенячьей игры, во время которой щенки нередко носят в зубах различные предметы. Вскоре четыре щенка из этого помета пали, среди них пал и этот щенок. Из оставшихся двух щенков один, по кличке Чанг, в возрасте 8 мес. без всякого обучения начал проявлять ясно выраженное стремление сначала хватать, а затем держать в зубах различные предметы. Свойство это было настолько резко выражено, что, когда приступили к дрессировке собаки, необходимо было сначала затормозить это поведение, так как оно мешало ходу обучения. Второй из оставшихся в живых потомков от этого скрещивания, Чум, никакого стремления к аппортировке не проявил. Он находился под наблюдением в течение 2 лет.

Второе скрещивание Дже-Амура было проведено с туркменской овчаркой по кличке Пахта (рис. 1, род 1), тоже совершенно не обладавшей стремлением к аппортировке. От этой собаки в питомнике уже был помёт (пять щенков), полученный от ее скрещивания с кавказской овчаркой. Ни один из потомков от этого скрещивания стремлением к аппортировке не обладал. От скрещивания Дже-Амура с Пахтой родились шесть щенят. В возрасте 8-9 мес. один из щенков по кличке Вак начал проявлять ясное стремление к аппортировке, которое постепенно усилилось и достигло такой же степени, как у Дже-Амура. Собака почти постоянно держала во рту различные предметы. В возрасте 10 мес. у второго потомка этого помета, Волги, также проявилось стремление к аппортировке.

Помимо этих двух намеренно поставленных скрещиваний, мне известен еще один помёт немецких овчарок, полученный от немецкой овчарки по кличке Дези, обладавшей ясно выраженным стремлением носить во рту предметы (рис. 1, род 2). В этом помете один из трех потомков по кличке Лазурь проявил выраженное стремление постоянно носить в зубах, так же как и мать, различные предметы. Интересно отметить, что как Дези, так и Лазурь держали во рту по преимуществу мелкие предметы (стружки, соломинки, мелкие щепки).

Как ни мал приведенный материал, все же он позволяет сделать заключение о наследовании данного свойства поведения. Анализируемое свойство встречается у собак исключительно редко. Среди нескольких тысяч собак это свойство было обнаружено всего у 11 особей. Из этих 11 собак 4 принадлежали к одному семейству и 2 - к другому. При столь редком распространении данного свойства поведения вряд ли можно считать случайностью возникновение у потомков такого же поведения, каким отличались их родители. Возможность подражания в пометах, происходящих от Дже-Амура, совершенно исключается, так как его потомки никогда ни в какое общение с ним не **вступали**. Остается заключить, что стремление к ношению во рту предметов было наследственным.

Следующий вопрос, который требовал выяснения: какова обучаемость аппортировке у собак, обладающих стремлением носить предметы до всякого **обучения**.

Три собаки с подобным поведением (Чанг, Альфа, Джульбарс) были дрессированы аппортировке. Эти собаки чрезвычайно легко дрессировались этому приему. Две из них, Джульбарс и Чанг, с первого дня занятий начали подносить предметы. Третья собака, Альфа, хватала предметы с первого дня обучения, однако подносить их по команде начала со второго занятия. Дальнейшим этапам обучения дрессировались только две собаки (Альфа, Джульбарс). Обе эти собаки очень легко выдрессировались всем четырем этапам. Альфе понадобилось всего 10 занятий (наименьшее число занятий из всех дрессированных собак). Джульбарс выдрессировался на 15-й день занятий.

Таким образом, собаки, имеющие стремление носить предметы, обучаются и самой аппортировке и всему, что с ней связано, чрезвычайно легко.

По данным Шама, среди охотничьих собак имеется специально выведенная в Англии порода - **ретриверы** - для аппортировки убитой дичи. Собаки этой породы - великолепные **аппортировщики**, обладающие, помимо этого свойства, еще умением совершенно не мять подносимую дичь, качеством, особенно ценным охотниками у ретриверов.

Ретривер был выведен путем скрещивания некоторых пород охотничьих собак и Лабрадора, породы собак, которая еще в начале XIX столетия была ввезена в Англию и известна **охотникам** как очень хороший **аппортировщик**, который, согласно Хагену, должен был передать эти способности ретриверу. Данные о большой легкости, с которой ретривер дрессируется аппортировке, мы находим у Дарвина.

Эти данные полностью согласуются с нашим выводом о наличии у собак наследственно обусловленного различия в быстроте выработки такого условного рефлекса, как подношение хозяину тех или других предметов.

Может возникнуть вопрос: не является ли данное поведение собак, обучающихся легко аппортировке и имеющих стремление носить предметы, результатом общих свойств их нервной системы, связанных с повышенной способностью к выработке условных рефлексов вообще, и не является ли быстрая обучаемость аппортировке лишь одним из проявлений этого свойства? Полученные мною данные говорят против такого предположения.

Одна из упомянутых выше собак, Дже-Амур, обладавшая стремлением носить предметы, была исследована мной в условно-рефлекторной камере по обычной слюнно-секреторной методике.

Работа в камере показала, что Дже-Амур вырабатывал условные рефлексы со средней скоростью. Так, например, первый условный рефлекс на метроном, 120 ударов в минуту (отставление 30 с.), начал вырабатываться на **6-м опыте (25-30 сочетаний)** и достиг значительной прочности на **10-м опыте (58-64 сочетаний)**. Второй условный рефлекс на звонок (**совпадающий**) выработался после 20 сочетаний. **Дифференцировка** оказалась хорошей,

Таблица 2. Быстрота выработки условного рефлекса "сидеть" у собаки, обладающей склонностью к аппортировке, по сравнению с собакой, не обладающей этим свойством

Кличка	Пол	Возраст, год	Наличие стремления к аппортировке	Латентный период первых 5 исполнений	Первое самостоятельное исполнение возникло на	Количество самостоятельных исполнений в течение 55 первых сочетаний
Чанг	♂	1	+	1-2,4	25-м сочетании	16
Пилот	♂	1	-	1-2,2	29-м сочетании	11

Примечание. В обоих случаях рефлекс выработался на 9-м опыте.

давая частые 0. По типу нервной деятельности собака может быть отнесена к сангвиникам с довольно хорошим тонусом коры головного мозга. Никаких особенных отклонений в **условно-рефлекторной** деятельности не было обнаружено.

Вторая собака, Чанг, обладавшая стремлением носить предметы и начавшая почти без всякого обучения аппортировать, была дрессирована приему садится по команде "сидеть" с точной реакцией хода обучения. В табл. 2 приведены данные хода обучения этой собаки по сравнению с собакой, не обладающей стремлением носить предметы. Безусловный раздражитель: нажим рукой на крестец и рывок за поводок.

Как видно из табл. 2, выработка двигательных условных рефлексов у обеих собак происходила довольно сходно. Несколько более быстрый ход выработки рефлекса у Чанга не настолько велик, чтобы его можно было принять во внимание. Таким образом, у собак, обладающих стремлением к аппортировке, вырабатываются условные рефлексы, не связанные с ней, в пределах обычной нормы. Условные рефлексы, связанные с аппортировкой, вырабатываются у них исключительно легко.

Итак, приведенные нами данные показывают следующее. У собак имеется значительная изменчивость в быстроте и легкости выработки двигательного условного рефлекса аппортировки предметов. В крайней форме выражение этого свойства проявляется в стремлении собак без предварительного специального обучения носить в зубах различные предметы. Данное свойство обуславливается генотипически. Стремление к **аппортировке** и легкость выработки условных рефлексов, связанных с ней, **по-видимому**, не являются выражением повышенной легкости и быстроты выработки у таких собак всех рефлексов. Данное свойство является специфической особенностью собаки, проявляющейся на фоне нервной деятельности, в остальном обычной.

ФОРМИРОВАНИЕ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ У СОБАК

В формировании оборонительного поведения тесно переплетаются влияния внешних и внутренних факторов, что и создает возможность использовать это формирование для освещения вопроса о зависимости между врожденными и приобретенными формами поведения.

Как показали опыты Майорова (1933), собаки, выращенные в изолированных условиях содержания, отличаются значительно выраженной пассивно-оборонительной реакцией (трусостью). Согласно Павлову, у таких собак сохраняется щенячий рефлекс "естественной осторожности", который у собак, живущих в условиях свободы, затормаживается еще в щенячьем возрасте при знакомстве со всем многообразием внешнего мира.

Отсюда, казалось бы, следовало, что пассивно-оборонительная реакция является чисто приобретенным свойством, возникающим в ответ на определенные условия воспитания.

Однако в дальнейшем мной было показано, что в возникновении данной формы поведения большую роль играет и наследственность. Оказалось, во-первых, что при скрещивании двух собак, отличающихся преобладанием пассивно-оборонительной реакции, подавляющее число потомков отличается такой же формой поведения; во-вторых, что при скрещивании таких собак с собаками, не отличающимися преобладанием данной формы поведения, процент потомков с пассивно-оборонительной реакцией гораздо меньше, чем в первом случае; в-третьих, что при скрещивании собак, не отличающихся пассивно-оборонительной реакцией, большинство потомков также не отличается данной формой поведения (Крушинский, 1938).

На первый взгляд казалось, что имеются две сходные по своему проявлению оборонительные реакции: врожденная и приобретенная. Однако дальнейшие данные показали, что изолированные условия воспитания вызывают преобладание пассивно-оборонительного поведения в тесной зависимости от генотипа собаки.

Оказалось, что различные породы собак обладают весьма различной степенью выражения пассивно-оборонительной реакции при их воспитании в условиях изоляции. На рис.2 сопоставлены данные о степени выраженности пассивно-оборонительной реакции у эрдельтерьеров и немецких овчарок, воспитывающихся в условиях изоляции (питомник).

Как видно из рис.2, у эрдельтерьеров процент собак с пассивно-оборонительной реакцией невелик; у немецких же овчарок пассивно-оборонительной реакцией отличается подавляющее большинство особей.

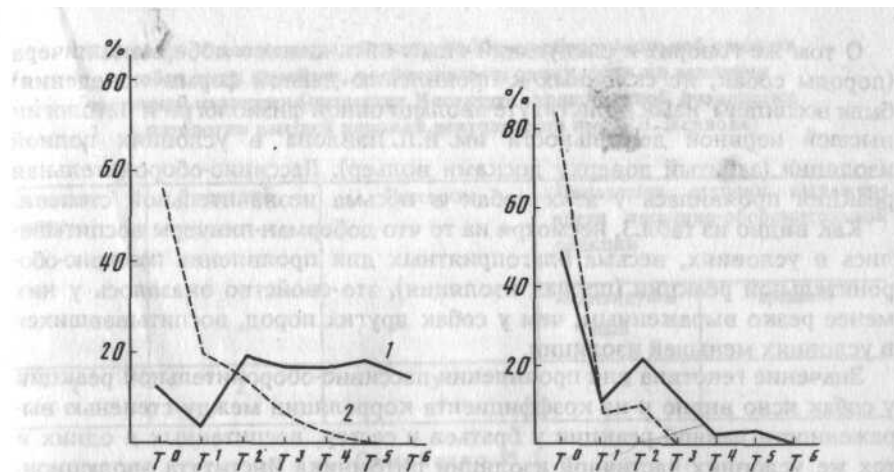


Рис. 2. Пассивно-оборонительная реакция при воспитании в условиях изоляции
По оси ординат — процент особей с пассивно-оборонительной реакцией, по оси абсцисс — степень выраженности пассивно-оборонительной реакции; 1 — эрдельтерьеры; 2 — немецкие овчарки

Рис. 3. Пассивно-оборонительная реакция при свободном воспитании
Обозначения те же, что и на рис. 2

Таблица 3. Пассивно-оборонительная реакция доберман-пинчеров (все самки, полная изоляция) по сравнению с пассивно-оборонительной реакцией собак других пород, воспитанных при частичной изоляции

Кличка	Показатель степени выраженности пассивно-оборонительной реакции (индивидуальный)	Средний показатель степени пассивно-оборонительной реакции	Кличка	Показатель степени выраженности пассивно-оборонительной реакции (индивидуальный)	Средний показатель степени пассивно-оборонительной реакции
Волга	2*	1,75	Популяция собак питомника Института им. И.П. Павлова	—	2,06±0,28
Онега	2				
Вычегда	1				
Кама	2				
Висла	2		Популяция немецкой овчарки	—	3,38±0,24

*Показатели 1-4 обозначают возрастающую степень выраженности пассивно-оборонительной реакции. Методика определения описана подробно в моих статьях: "Роль наследственности и условий воспитания в проявлении и выражении пассивно-оборонительной реакции у собак" и "Наследование пассивно-оборонительного поведения (трусости) в связи с типами нервной системы у собак".

О том же говорит и следующий опыт: пять щенков доберман-пинчера (породы собак, не склонных к проявлению данной формы поведения) были воспитаны нами в Институте эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова в условиях полной яции (забитый доверху досками вольер). Пассивно-оборонительная реакция проявилась у этих собак в весьма незначительной степени.

Как видно из табл.3, несмотря на то что доберман-пинчеры воспитывались в условиях, весьма благоприятных для проявления пассивно-оборонительной реакции (полная изоляция), это свойство оказалось у них менее резко выраженным, чем у собак других пород, воспитывавшихся в условиях меньшей изоляции.

Значение генотипа для проявления пассивно-оборонительной реакции у собак ясно видно и из коэффициента корреляции между степенью выраженности данной реакции у братьев и сестер, воспитанных в одних и тех же условиях частичной изоляции питомника Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова ($r = +0,54 + 0,06$).

Далее, резко различной оказалась выраженность пассивно-оборонительной реакции у двух семейств собак, воспитанных в одних и тех же условиях этого питомника (табл. 4).

Эти данные свидетельствуют о большой роли генотипа в проявлении и выражении пассивно-оборонительной реакции, возникающей у собак в ответ на изолированные условия воспитания. Данная реакция в своем проявлении и выражении находится в тесной зависимости как от условий воспитания, так и от генотипа собаки.

Возникает вопрос: может ли пассивно-оборонительная реакция у собак, имеющих генотипическую склонность к ее проявлению, проявиться не только в изолированных условиях, но и при воспитании в обычных условиях свободы. Можно привести данные, которые это подтверждают.

Во-первых, немецкие овчарки - собаки, обладающие большей склонностью, чем эрдельтерьеры, к проявлению пассивно-оборонительной реакции в условиях изоляции, и при обычном воспитании на свободе >же резко проявляют эту реакцию, чем эрдельтерьеры (рис. 3). Во-вторых, собаки, принадлежащие к различным семействам, различаются степенью выраженности у них пассивно-оборонительной реакции при воспитании в условиях как изоляции, так и свободы.

Из табл. 5 видно, что существует явное соответствие между степенью выраженности пассивно-оборонительной реакции у собак сходных генотипов при их воспитании в условиях свободы и изоляции. Собаки, обладающие генотипом, способствующим значительному выражению пассивно-оборонительной реакции при изолированных условиях воспитания, отличаются и при свободном воспитании некоторой пассивно-оборонительной реакцией.

Таким образом, имеется различная норма реагирования у различных собак к проявлению пассивно-оборонительной реакции. С одной стороны вариационного ряда находятся собаки, обладающие генотипом, который

Таблица 4. Степень выраженности пассивно-оборонительной реакции у собак двух семейств, воспитанных в одних и тех же условиях частичной изоляции (питомник Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова)

Скрещивание	Родители	Потомки	Показатель степени выраженности пассивно-оборонительной реакции	
			индивидуальный	средний
1	2	3	4	5
Семейство № 1				
№ 1	Томбуш	Албанец	0	0,25
	Агути	Адай	0	
		Арак	0	
		Арфа	1	
№ 2	Томбуш	Арт-Том	4	1,00
	Арфа	Ак-Том	1	
	(дочь Томбуша)	Адьо-Том	0	
		Арка	1	
		Альма	0	
		Айва	0	
Семейство № 2				
№ 1	Орт	Симка	4	3,50
	Мелина	Матти	4	
		Мирри	4	
		Мусти	4	
		Пекка	3	
		Валка	2	
№ 2	Орт	Мар	4	3,60
	Мирри	Мак	4	
	(дочь Орта)	Мара	4	
		Мук	3	
		Молл	3	

обуславливает малую склонность к данной реакции поведения. Такие собаки проявляют пассивно-оборонительную реакцию только при строго изолированных условиях воспитания, да и то в незначительной степени.

С другой стороны вариационного ряда находятся собаки, обладающие генотипом, способствующим исключительно легкому проявлению пассивно-оборонительной реакции. Такие собаки проявляют эту форму поведения даже при свободном воспитании. Между этими крайними поло-

Таблица 5. Соотношение между степенью выраженности пассивно-оборонительной реакции потомков трех различных производителей при свободных и изолированных условиях воспитания

Производители	Степень выраженности пассивно-оборонительной реакции у потомков, воспитанных в условиях	
	свободы (частные лица)	изоляции (питомники)
1	2	3
Ферро — эрдельтерьер	0	1
Воспитан в условиях свободы.	0	1
Полное отсутствие пассивно-оборонительной реакции	0	1
Среднее	0	0,7
Камор — немецкая овчарка	3	5
Воспитан в условиях свободы.	1	4
В возрасте около 1 года проявил некоторую пассивно-оборонительную реакцию,	0	4
которая с возрастом почти исчезла	0	3
	0	2
	0	2
	0	1
Среднее	0,5	2,4
Абрек — немецкая овчарка	3	5
Воспитан в условиях свободы	3	5
Происходит от матери,	2	5
у которой была значительно выражена пассивно-оборонительная реакция.	1	4
Проявлял некоторую пассивно-оборонительную реакцию.	0	4
	0	3
Среднее	1,5	4,3

сами помещается непрерывный ряд особей, обладающих различными нормами реагирования в проявлении пассивно-оборонительной реакции.

Приведенный анализ формирования двух различных реакций поведения показал сходные явления. Во-первых, наличие значительной изменчивости в индивидуально приобретенном поведении, возникающем в ответ на сходные внешние воздействия. Эта изменчивость определяется различным генотипом животных. Во-вторых, наличие непрерывного ряда

переходов" от особей, у которых определенное поведение формируется под ведущим влиянием внешних факторов, до особей, у которых данное поведение возникает под ведущим влиянием внутренних, генотипических факторов. В-третьих, возможность исключительно легкого, почти без всякого предварительного опыта, формирования определенного поведения у тех особей, у которых имеются соответствующие генотипические предпосылки к его возникновению. В то же время у других особей такое поведение возникает только после длительного индивидуального опыта или очень сильного воздействия внешних факторов.

Проведенное исследование выработки условного рефлекса аппортировки и формирования оборонительного поведения у собак принесло ряд фактов, подтверждающих выдвинутые нами представления о соотношении между индивидуально приобретенными и врожденными реакциями поведения. Приведенные факты указывают, что при возникновении в популяции индивидуально приобретенной биологически полезной формы поведения могут создаваться условия для действия естественного отбора в направлении замены роли "внешних" факторов, определяющих возникновение этого поведения, "внутренними" факторами. Процесс такой замены можно понимать как фиксирование в популяции врожденного, инстинктивного поведения, развивающегося под действием отбора из материала, выявляемого индивидуально приобретенным поведением животного.

Рассмотрим на примерах исследованных нами реакций поведения ход этого, с нашей точки зрения неизбежного, процесса.

Предположим, что для какой-нибудь популяции собак (или других животных) биологически выгодно выработать условный рефлекс ношения или подноски тех или других предметов и особи этой популяции выработают соответствующий условный рефлекс. Быстрота образования этого рефлекса будет весьма различной у отдельных особей. Наличие изменчивости в этом отношении ясно видно из приведенного выше материала. Те особи, у которых этот рефлекс вырабатывается быстрее, будут иметь преимущество в борьбе за существование. Это поведет к положительному отбору соответствующих особей; отобравшиеся особи передадут по наследству своим потомкам соответствующие генотипические предпосылки. Начнется отбор из поколения к поколению особей, обладающих склонностью к выработке этого рефлекса.

Кривая изменчивости в популяции будет от поколения к поколению сдвигаться в сторону ускорения образования этого условного рефлекса. Так как крайние представители вариационного ряда, наиболее легко вырабатывающие рассматриваемый условный рефлекс, отличаются, как мы видели выше, генотипически обусловленным поведением даже без предварительного обучения носить во рту те или другие предметы, то естественный отбор поведет к постепенному увеличению процента таких собак, пока все особи популяции не будут обладать этим свойством поведения. Как только это осуществится, мы сможем сказать, что произошла замена внешних факторов, игравших ведущую роль в формировании

данного **поведения**, внутренними факторами, т.е. **условно-рефлекторное** поведение у особей этого вида заменилось **безусловно-рефлекторным** инстинктивным поведением.

Совершенно такой же процесс будет происходить с пассивно-оборонительной реакцией. Предположим, что какая-нибудь популяция собак одичала. Воспитываясь в условиях, где щенки не видят людей, вырастающие собаки сохраняют рефлекс естественной осторожности, который проявится в виде пассивно-оборонительной реакции. Степень ее выраженности, обусловленная различным генотипом отдельных особей, будет весьма различной. Предположим далее, что люди начнут уничтожать этих одичалых собак. В первую очередь уничтожат тех особей, которые обладают наименее резко выраженной пассивно-оборонительной реакцией. Начнется положительный **отбор** собак, **проявляющих пассивно-оборонительную реакцию** в наиболее резкой форме в ответ на данные условия существования, и потомки этих собак даже при домашнем воспитании сохраняют наследственно "зафиксированное" поведение.

Основной направляющей причиной развития врожденного **безусловно-рефлекторного** поведения из индивидуально приобретенного является, таким образом, естественный (или искусственный) отбор по наследственным наклонностям к возникновению тех или других индивидуально приобретаемых реакций поведения.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СООБРАЖЕНИЯ

Анализ приведенных выше фактов показывает, что при формировании различных реакций поведения переход ведущей роли от внешних факторов к внутренним может обуславливаться биологической необходимостью.

Биологическая необходимость замены внешних факторов, определяющих поведение, внутренними, врожденными факторами, проливает, как нам кажется, свет на вопрос о путях образования целесообразности инстинктивного поведения животных. Поражающая нас целесообразность, приспособленность врожденных инстинктивных форм поведения к тем условиям, в которых живет животное, делается понятной, если рассматривать данную форму поведения как эволюционирующую по пути, проложенному наследственно зафиксированным индивидуальным опытом.

Все многообразные пробы и ошибки, посредством которых каждое животное наилучшим образом приспособляется к условиям жизни, создавая материал для действия отбора, могут оказать тем самым формирующее влияние и на поведение потомков.

Одной из причин целесообразности инстинктивности поведения животных может явиться биологическая необходимость замены (под влиянием отбора) внешних факторов формирования поведения **внутренними**.

Хотя между условным и сложно-безусловным рефлексом и имеется глубокая качественная разница, однако эволюция сложно-безусловного

рефлекса из "наследственно-фиксирующегося" условного рефлекса могла идти по пути чисто количественного превращения. Путь этой эволюции нам представляется в следующем **виде**. Животные, попадающие в изменившиеся условия существования и выработавшие определенные условные рефлексы - привычки, приспособляющие их к новым условиям жизни, могут передавать своим потомкам некоторые наклонности к выработке этих условных рефлексов. На первом этапе это может происходить путем теснейшего переплетения передающихся путем подражания традиций и результатов начавшегося отбора. Ллойд Морган приводит следующий факт: "после того как через шотландские болота проведены были телеграфные проволоки, тетерева, ударявшиеся о проволоки, на первых порах умирали в больших **количествах**. Но спустя год или два это вымирание прекратилось". По этому поводу он задает вопрос: "Унаследовали ли молодые птицы привычку летать, избегая проволок? Или эта привычка была сообщена им с помощью традиций?" Мы полагаем, что на этот вопрос надо ответить так: возможно, что и традиция, и начавшийся отбор особей, научившихся наиболее легко избегать провода и воспринимать самую эту традицию, шли рука об руку, тесно переплетаясь друг с другом.

На этой стадии наследственная готовность к приобретению определенных навыков может быть еще и столь незначительной, что если исчезают новые условия, то сейчас же исчезает и начавшее приспособляться к ним поведение животных. Так, Вагнер указывает, что "фазаны, которых держали в полуневоле, отводя им определенные лесные участки и ставя кормушки, тетерева, которых из поколения в поколение держали в неволе, приобретали новые навыки вместо тех, которым следовали, руководясь инстинктом, но, вернувшись к свободной жизни, те и другие теряли приобретенное, и прежние инстинкты у них восстанавливались в своем первоначальном виде" (Вагнер, 1925. С.56).

Более длительное пребывание животных в новых условиях может закреплять наклонности к выработке специфических, необходимых в данных условиях навыков. На этой стадии наследственного фиксирования приобретаемых индивидуальным опытом навыков возможно развитие специальных наклонностей к более легкой выработке определенных рефлексов, помогающих животным в их борьбе за существование.

С подобным случаем легкой выработки определенного условного рефлекса мы встречаемся, очевидно, у гончих собак, обладающих наклонностью "сваливаться" в кучу по первому же сигналу, "ибо в течение сотен поколений особи, не усваивающие себе требуемых навыков, убивались доезжачими" (Вагнер, 1913).

Дальнейшая стадия "фиксирования" индивидуально -приобретенных реакций поведения может выражаться уже не только в легкости выработки определенных условных рефлексов, но и в том, что некоторые черты данного индивидуального рефлекса будут проявляться в последующих поколениях без всякого предварительного индивидуального опыта. Индивидуальный опыт в этом случае будет лишь развивать и усиливать

те черты поведения, которые уже оказываются наследственно закрепленными отбором.

Сюда относится, как мы полагаем, появление натурального рефлекса, когда собака исключительно быстро, "с места" начинает вырабатывать условный рефлекс на незнакомый ей до этого времени запах съедобного вещества (Цитович, 1911).

К этой же группе наследственно фиксирующихся условных рефлексов должно быть отнесено, возможно, и поведение гончих собак. Характерное поведение гончей собаки выражается в том, что собака с лаем преследует по следу зверя. Для развития данного поведения необходима так называемая "нагонка", т.е. особая тренировка. Однако характерное поведение гончих собак может проявляться и в отсутствии внешнего раздражителя, обычно его вызывающего: зверя и его следа. Проявление подобного поведения мне удалось наблюдать на стае очень породистых молодых гончих собак, еще никогда не бывших на охоте. Будучи выпущенными в большой отгороженный лесной выгул, некоторые из этих собак проявили совершенно характерное поведение гончей собаки, гонящей зверя по следу. Они нюхали землю и с совершенно типичной для гончих собак манерой с лаем "гнали" отсутствующего и никогда ими не виданного зверя. Притом эта мнимая охота носила весьма упорный характер. Собаки эти никогда до этого не были на охоте и никаких следов в выгуле не было. Щенки эти воспитывались с месячного возраста под моим наблюдением в вольерах около нашей лаборатории. Отсутствие следов в выгуле я специально проверял по только что выпавшему снегу.

В то время этот факт произвел на меня большое впечатление. В самом деле, при отсутствии раздражителя (зверя или его следа) у собак, которые никогда до этого не были на охоте, но только принадлежали к известной линии охотничьих собак, проявилась типичная реакция в отсутствие специфического внешнего раздражителя. Следовательно, аппарат, необходимый для данного поведения, созрел и готовность к нему настолько оформилась, что даже в отсутствии внешнего раздражителя эта созревшая готовность к реакции начинала неудержимо проявляться, обнаруживая результат того длительного искусственного отбора, которому в сотнях поколений подвергались предки современных высокосортных гончих собак.

Подобные проявления инстинктивных реакций при отсутствии специфических внешних раздражителей приведены и в литературе. Лоренц описывает, например, поведение скворца, выращенного в искусственных условиях, который в отсутствие мух производил мнимую на них "охоту" со всеми характерными для нее деталями поведения. Проявление подобного поведения при отсутствии специфического внешнего раздражителя Лоренц назвал "реакцией вхолостую". По его мнению, проявление подобных реакций характерно для "чистых инстинктов", порог раздражения которых делается настолько низким, что уже не нуждается в адекватных для своего проявления раздражителях (Lorenz, 1935, 1937).

Эти случаи проявления "фиксирующихся" в филогенезе реакций по-

ведения уже граничат с настоящими инстинктами, когда определенный комплекс поведения проявляется во всем своем готовом виде, не требуя уже никакого обучения для своего проявления. По Дарвину: "Если бы трехлетний Моцарт стал играть на фортепиано не после поразительно малой практики, а совсем без практики, то справедливо было бы сказать, что он это делает инстинктивно".

К группе строго фиксированных инстинктивных реакций поведения относятся многообразные, столь богато описанные в литературе инстинктивные формы поведения птиц, когда для выполнения того или другого, нередко весьма сложного действия уже не требуется индивидуального опыта, как мы это видим, например, в случае выполнения акта плавания только что вылупившимися водоплавающими птицами или акта полета молодыми ласточками.

Все подобные врожденные инстинктивные реакции поведения являются уже строго наследственно фиксированными видовыми формами поведения, приспособляющими животных к тем условиям жизни, в которых в течение сотен поколений обитали их предки, борясь за свое существование как своим индивидуальным, так и видовым опытом.

Таким образом, мы считаем, что индивидуально приобретенное условно-рефлекторное поведение и безусловно-рефлекторное инстинктивное поведение в своем происхождении отделены непрерывным рядом чисто количественных переходов, не позволяющих провести между ними строгой демаркационной линии. Однако это не значит, что между ними нет качественной разницы. Эта разница есть, и она чрезвычайно глубока, но ее глубина теряется, если рассматривать эти формы поведения в их историческом развитии.

Можно предположить, что развитие врожденных форм поведения по пути, проложенному индивидуально приобретенными реакциями, может идти по двум направлениям эволюции нервной системы.

Во-первых, различие в выработке того или другого условного рефлекса у различных особей может обуславливаться различными особенностями тех или иных подкорковых областей. В этом случае при положительном отборе особей с наибольшей склонностью к выработке определенного условного рефлекса в филогенезе будет происходить изменение подкорки, которое в свою очередь, будет обуславливать быстроту и прочность выработки данного условного рефлекса. Это путь на закрепление и дифференцировку определенных аппаратов мозгового ствола. Сама кора головного мозга в этом случае изменяться не будет.

Во-вторых, различие в выработке того или другого условного рефлекса у различных особей может обуславливаться различной функциональной активностью тех или иных систем в коре головного мозга. В этом случае при положительном отборе особей с наибольшей склонностью к выработке определенного условного рефлекса будет происходить отбор животных с наибольшей активностью тех функциональных отделов коры головного мозга, которые связаны с выработкой этого условного рефлекса. В этом случае через отбор определенного условного реф-

лекса в филогенезе будет изменяться сама кора головного мозга/ Это путь на **дифференцировку** и развитие функциональных систем коры головного мозга.

Мы полагаем, что филогенетическое закрепление индивидуального опыта идет по обоим указанным направлениям эволюции нервной системы.

Однако первый путь наследственного закрепления **индивидуального** опыта через отбор соответствующих **подкорковых** аппаратов нам представляется более ограниченным, открывающим меньше разнообразия возможностей, чем второй. По первому пути может идти отбор индивидуально приобретенных реакций поведения, совпадающих с филогенетически уже ранее существующими у данного вида животных безусловно-рефлекторными формами поведения.

Со вторым путем связано возникновение филогенетически новых реакций поведения, направление развития которых может идти в сторону приспособления коры головного мозга к легкой выработке специальных условных рефлексов, приспособляющих животных к многообразным и новым условиям среды.

Кора головного мозга, возникнув в филогенезе как орган высочайшей пластичности, великолепно приспособляющий животное в течение онтогенеза ко всем многообразиям внешнего **мира**, одновременно несет в себе и черты специализации приспособления к определенным условиям жизни, выражающейся в наклонности к выработке тех или других специальных условных рефлексов.

Являясь органом, ответственным в основном за возникновение временных, индивидуально приобретенных реакций поведения, кора головного мозга, быть может, способна обуславливать и некоторые черты безусловно-рефлекторного инстинктивного поведения как отражение результата наследственного фиксирования индивидуально приобретенного поведения.

Морфологическое отражение этого процесса можно видеть в том, что, поднимаясь по филогенетическому ряду, кора головного мозга оказывается все более и более дифференцированной в отношении корковых проекционных зон. "Идя от птиц к более высоко организованным существам мы видим все большее и большее расхождение проекционных зон, все большее и большее проявление локализации. Добравшись до уровня наших лабораторных животных, мы видим довольно хорошо обособленные проекционные зоны, но значительно переслаивающиеся, как это себе представляют Лючиани и И.П. Павлов. Переходя к еще более высоко организованным существам, мы видим еще большее уточнение локализации" (Орбели, 1938. С. 164).

Будучи, таким образом, органом, повышающим в филогенезе общую приспособляемость животных, т.е. выражением ароморфоза, по терминологии Северцова, кора головного мозга с ее функциональными центрами, возможно, является одновременно и **органом**, повышающим **приспособляемость** животных к специальным условиям жизни, т.е. способствующим идиоадаптации, по терминологии Северцова (1922).

Возможные пути происхождения наследственных и инстинктивных реакций поведения, намеченные в настоящей работе, являются не единственными возможными путями возникновения данных форм поведения. Пути наследственного фиксирования индивидуально приобретенного поведения возможны только у тех животных, у которых имеются большие возможности к возникновению индивидуально приобретенного поведения. Врожденные реакции поведения, по-видимому, возникают в филогенезе не только в результате "фиксирования" индивидуальных форм поведения, но и посредством эволюции реакций поведения, связанных с низшими отделами центральной нервной системы. Это уже самостоятельный путь возникновения врожденных форм поведения у животных, стоящих на низких ступенях филогенетической лестницы и имеющих ограниченные возможности к возникновению индивидуально приобретенного поведения. Возникновение инстинктов в результате наследственного фиксирования индивидуально приобретенного поведения должно иметь у них небольшое значение. Основной путь формирования **инстинктов** у таких животных - это непосредственная эволюция уже существующего инстинкта. Прекрасный пример подобного рода - эволюция инстинкта строительства у паукообразных, описанная Вагнером. Как показал этот исследователь, архитектуры построек паукообразных бывают, с одной стороны, сходными у близко родственных между собой групп, с другой стороны, пауки, далеко отстоящие друг от друга в **систематике**, имеют постройки различного типа. Это дает возможность Вагнеру сделать вывод, что "каждая черта, каждая частность постройки иногда может быть прослежена в целом ряде генетических, связанных между собой таксономических групп". В этом случае происходит непосредственный отбор от одной инстинктивной формы поведения к другой - непосредственная эволюция самого инстинкта.

Итак, мы полагаем, что филогенетическое возникновение и эволюция инстинктов может происходить:

во-первых, в результате наследственного фиксирования индивидуально приобретенных реакций поведения: а) путем отбора подкорковых аппаратов, способствующих скорости и прочности выработки определенного условного рефлекса; б) путем **дифференцировки** коры на морфо-физиологические корковые системы;

во-вторых, путем непосредственной эволюции подкорки в результате прямого отбора врожденных реакций поведения животных.

Нам представляется, что эволюция врожденных форм поведения в результате наследственного фиксирования индивидуально приобретенных реакций поведения имеет большие преимущества перед непосредственной эволюцией мозгового ствола путем прямого отбора врожденных форм поведения. Увеличенная возможность к наследственной изменчивости, лежащая в основе этого пути **эволюции**, прокладывает путь для наследственного закрепления адаптивных форм этой изменчивости, создает предпосылки для ускоренной эволюции безусловно рефлекторного поведения **животных**.

Филогенетическое развитие коры головного мозга с этой точки зрения является биологически выгодным не только в качестве органа, дающего возможность для высочайшего приспособления каждого **отдельного** индивидуума к среде его обитания, но также и в качестве **аппарата**, ускоряющего филогенетическую эволюцию видов.

Высказанный взгляд на роль коры головного мозга в эволюции врожденных, инстинктивных реакций поведения является частной иллюстрацией взаимоотношения врожденных и приобретенных признаков животных. Каждый ненаследственный **модификационный** признак, выявляя генотипические возможности организма, увеличивает тем самым как скорость, так и возможные направления эволюционного процесса. Модификации являются, по нашему мнению, теми "разведчиками", которые, постоянно следуя за изменениями внешних условий, "направляют" **генотипическую** изменчивость в наиболее выгодную для филогенетической эволюции сторону. Материалом для эволюции видов является, таким образом, постоянно изменяющийся мутационным процессом генотип животного, который направляется естественным отбором в русло модификационной изменчивости, создавая возможность для самой **модификационной** изменчивости давать биологически наиболее целесообразные ответные реакции на изменения внешних условий.

Во взаимоотношении врожденных (инстинктивных) и приобретенных реакций поведения наиболее ярко, как нам кажется, выступают все те закономерности, которые существуют между врожденными и приобретенными признаками организма вообще. Многие из существующих противоречий по вопросу определения понятия инстинкта, происхождения инстинкта и его зависимости от приобретенных реакций поведения сделались бы более понятными при рассмотрении этих вопросов в свете причин индивидуального и исторического развития данной формы поведения. Настоящая работа, являясь одной из немногих работ в этом направлении, пытается пролить свет на некоторые из этих вопросов.



НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ СВОЙСТВ ПОВЕДЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ*

Изучение изменчивости, наследственности и наследственного осуществления свойств поведения является важным вопросом в проблеме исследования поведения животных, и в частности их высшей нервной деятельности.

Не случайно, что создатель учения о высшей нервной деятельности И.П. Павлов выдвинул в качестве актуальнейшего вопроса изучение генетики высшей нервной деятельности, организовав для этого специальную лабораторию в **Колтушах**, возглавляемую ныне Л.А. Орбели.

Несмотря на важность этого вопроса как для физиологов, так и для генетиков и селекционеров (особенно служебных и охотничьих **собак**), в литературе, **кроме** небольшой, устаревшей сводки Бурлинггема (Burlingame, 1927), нет обзорных работ по данному кругу исследований. Задачей настоящей работы является попытка наиболее полного обзора литературы, касающейся изменчивости, наследственности и наследственного осуществления свойств поведения животных.

Основными объектами, на которых проводились эти работы, были крысы, мыши и собаки; некоторые работы проведены на птицах и насекомых (дрозофила).

Свойства поведения, на которых изучались закономерности их наследования, могут быть разбиты на три основные категории.

1. Специфические свойства **поведения**, как, например, злобность, пугливость собак, крыс и мышей, те или другие особенности поведения охотничьих собак и т.п. В основе этих специфических свойств поведения лежат, очевидно, сложные безусловные рефлексы поведения или инстинкты.

2. Общие свойства нервной системы, которые могут быть охарактеризованы как степень общей возбудимости нервной системы, проявляющейся в различной моторной активности животного.

3. Различная обучаемость животных (сюда должны быть отнесены работы по наследованию типов высшей нервной деятельности).

Наиболее удобно изложить весь фактический материал, разгруппировав его по отдельным объектам, выделяя при этом изучаемые свойства поведения по трем приведенным категориям.

Начнем с рассмотрения работ, проведенных на крысах и мышях - первых объектах систематического изучения изменчивости и наследственности свойств поведения.

Первая работа в этой области **исследований** принадлежит Иерксу (Yerkes, 1913), который изучал наследование комплекса - злобности, дикости и пугливости (savageness, **wildness**, timidity) крыс. Оценка данных свойств производилась визуально. Каждое **свойство** оценивалось по шестибальной шкале. При скрещивании диких крыс с лабораторными оказа-

*Успехи **соврем.** биологии. 1946. Т. 22, вып. 1 (4). С. 48-62.

лось, что гибриды первого поколения по данному комплексу поведения являются промежуточными между обеими родительскими линиями. Гибриды F_1 были более злобными, дикими и пугливыми, чем гибриды F_2 . В то время как гибриды первого поколения приближались по своей дикости и пугливости к диким крысам, гибриды второго поколения приближались по этому свойству к лабораторным животным. Во втором поколении наблюдалась большая изменчивость, чем в первом.

В результате своего исследования автор приходит к выводу, что комплекс злобности, дикости и пугливости, свойственный диким крысам, является наследственным признаком.

Вслед за этой пионерской работой в области изучения наследования свойств поведения был предпринят ряд исследований, подвергших генетическому анализу реакции поведения животных.

Кобурн (Coburn, 1922) исследовал наследование пугливости и дикости у мышей, скрещивая диких мышей с лабораторными. Автор придерживался методики Иеркса, примененной к крысам. Располагая большим материалом (1300 особей), он пришел к выводу о возможности наследования дикости и пугливости по менделевской схеме. Гибриды первого поколения проявляли меньшую пугливость и дикость, чем их дикие родители, однако большую, чем лабораторные мыши. Гибриды второго поколения были несколько менее пугливы по сравнению с гибридами первого поколения. Анализируя полученные данные, Кобурн приходит к выводу, что пугливость, дикость мышей определяются не одним, а несколькими наследственными факторами.

Даусон (Dawson, 1932) работал с наследованием "дикости" у мышей. На большом материале (3376 животных), применяя точную, объективную методику учета интенсивности реакции убегания при испуге, он показал, что пугливость наследуется у мышей как доминантный признак, на выражение которого влияет несколько модификаторов. Полученные цифры настолько близки к ожидаемым, что заставляют признать сделанные автором выводы правильными.

К этой же категории исследований могут быть отнесены работы Садовниковой-Кольцовой (1925, 1928, 1931). Поставив задачу исследовать наследственность свойств поведения, Садовникова-Кольцова произвела селекцию по обучаемости крыс в лабиринте Хамптон-Курт. Крысы обучались прохождению наиболее короткого пути к пище в довольно сложном лабиринте. Показателем быстроты обучаемости служило время, потраченное на прохождение лабиринта в течение 10 опытов. Проведенный инбридинг на большую и небольшую быстроту обучаемости позволил вывести две линии крыс. Одну, обладающую большой быстротой обучаемости, другую - малой. Разница индексов быстроты обучаемости (логарифмы времени, затраченного на 10 опытов обеих линий) оказалась статистически вполне достоверной. Разница между обоими индексами в 20 раз больше вероятной ошибки. Эти данные с несомненностью указывали на генотипически обусловленное различие в обучаемости обеих линий крыс.

Анализируя причину длительности обучения линии медленно обучающихся крыс, автор предположил, что это может обуславливаться значительной пугливостью особей этого семейства, а не медленностью выработки у них условных рефлексов. Для ответа на этот вопрос была предпринята работа с обучением представителей обоих семейств в стоновском аппарате. Характерной особенностью этого аппарата является то, что животное подгоняется: захлопыванием за ним ряда дверей по мере прохождения пути. При этом подсчитывалось число делаемых крысой ошибок за каждые 10 опытов. Обучение крыс в этом аппарате производилось, таким образом, на основе двух рефлексов: пищевого и оборонительного. Оказалось, что кривая обучения в стоновском аппарате для обеих линий крыс тождественна. Эти данные указывают на то, что причиной различия в скорости обучения двух отобранных линий является не различие в способности к выработке условных рефлексов, а различие в рефлексе на "свободу", или оборонительном рефлексе.

Крушинский (1946) предпринял работу по исследованию наследования и наследственного осуществления оборонительного поведения у крыс. Измерение степени оборонительного поведения производилось в 6-метровом коридоре. Учитывались время наступления реакции и быстрота пробежки при испуге сильным звуковым раздражителем. Было обнаружено, что при испуге у крыс наблюдается значительная экзофтальмия, измеряемая окуляр-микрометром под бинокляром и могущая служить показателем степени оборонительной реакции.

Исследование показало, что дикие крысы по степени оборонительной реакции резко отличаются от белых крыс. Метисы F_2 в возрасте до 2 мес приближаются по своей оборонительной реакции к диким крысам. Метисы F_1 (обратное скрещивание) обнаруживают большую изменчивость в поведении, указывающую на происходящее расщепление.

Большой размер надпочечников диких крыс по сравнению с белыми (Donaldson, 1924) привел к предположению, что одной из причин повышенной пугливости диких крыс может явиться большая функциональная активность их надпочечников.

Предпринятые для доказательства этого положения опыты с удалением надпочечника, гипофиза (как стимулятора надпочечников) и искусственным возбуждением крыс (инъекцией кокаина) дали достаточно убедительные данные, подтвердившие высказанное предположение.

Общий механизм формирования оборонительного поведения крыс, согласно исследованию Крушинского, можно себе представить следующим образом. У диких крыс существует наследственно обусловленная оборонительная реакция. Ее полное выражение возможно при достаточной степени общей возбудимости животного, которая поддерживается усиленным функционированием коры надпочечника, находящейся, в свою очередь, под стимулирующим воздействием гипофиза.

Метисы от скрещивания диких крыс и белых крыс наследуют, помимо оборонительной реакции диких крыс, еще и усиленно функционирующую

кору надпочечника, необходимую для поддержания высокой возбудимости нервной системы, которая необходима, в свою очередь, для проявления и выражения оборонительной реакции.

Эта работа дала, таким образом, новый материал не только по наследованию, но и наследственному осуществлению признаков поведения крыс.

Интересные исследования, указывающие на зависимость наследования свойств поведения и окраски шерсти, опубликованы Килером и Кинг (Keeler, King, 1942).

Изучая мутации окраски шерсти, возникшие в линии диких крыс, содержащихся в течение многих поколений в неволе, авторы обнаружили, что **мутантные** особи отличаются от диких крыс по поведению. Причем особи некоторых мутантных линий гораздо менее дики, чем крысы исходной серой линии.

Авторы считают, что полученные ими данные указывают на возможный путь domestikации диких крыс. Можно предположить, что лабораторные альбиносы возникли не в результате длительной селекции мелких мутаций, изменивших их дикое поведение, а в результате нескольких мутаций окраски шерсти, имевших **плейотропный** эффект и на поведение.

Значительную роль в снижении степени дикости серых крыс оказали, очевидно, гены "black" и "piebald", присутствующие в криптомержном состоянии у крыс большинства линий лабораторных альбиносов.

Подведя итоги приведенным выше работам по наследованию реакций поведения у мышей и крыс, можно сказать следующее. У этих животных изучались в основном оборонительные реакции поведения, доказавшие их генотипическую обусловленность. Проведенные исследования единогласно указывают на доминантный характер наследования дикости, пугливости у крыс и мышей. Нам кажется, что более точную картину наследования пока трудно определить; однако, очевидно, наследование данных реакций поведения происходит не монофакториально. Об этом же свидетельствуют исследования по наследственному осуществлению данных реакций поведения, вскрывающие сложную картину взаимоотношений, происходящих при формировании данного поведения.

Переходим к разбору наследования другого свойства поведения крыс и мышей, обозначаемого обычно как спонтанная активность, в основе которой лежит определенная степень общей возбудимости нервной системы животного.

Первой работой, в которой изучалась изменчивость спонтанной активности различных линий крыс, было исследование Утсурикава (Utsurikawa, 1917). Этот автор изучал различие в поведении между инбридированной и аутбридированной линией крыс. Регистрация спонтанной активности и активности в ответ на внешние раздражения показала, что аутбридированная линия крыс была более активной, менее дикой и менее реактивной в ответ на звуковые раздражители.

Рундквист (Rundquist, 1933) поставил задачу исследовать, наследуется ли спонтанная активность крыс, измерявшаяся во вращающихся колесах

(revolving drum). Измеряя в течение пяти генераций спонтанную активность двух линий крыс, автор установил наличие некоторого различия между ними: одна линия была несколько активнее другой. С пятой генерации начался систематический отбор на активность и правильный инбридинг. В более активной линии начался положительный, а в менее активной - отрицательный отбор по данному свойству. В результате сразу же произошло резкое расхождение в активности между обеими линиями. Наиболее резкий эффект отбора сказался на малоактивной линии. Проводившаяся в течение семи генераций селекция дала следующий результат: средняя суточная активность (исчисляемая в тысячах оборотов колеса) оказалась в активной линии для $\sigma\sigma$ - 123 ($\sigma = 53$), для 99 - 102 ($\sigma = 66$); в малоактивной линии для $\sigma\sigma$ - 6 ($\sigma = 5$), для ♀♀ - 20 ($\sigma = 24$). Разница между активной и неактивной линиями оказалась статистически вполне достоверной, более чем в 10 раз превышая свою вероятную ошибку. На основании большей изменчивости активной линии и более слабого эффекта селекции в ней автор считает, что она менее гомозиготна, чем неактивная линия, и делает вывод о неполном доминировании повышенной активности.

Броди (Brody, 1942) провела работу, сходную с исследованием Рундквиста. Она изучала влияние селекции на спонтанную активность (измеряемую во вращающихся колесах) белых крыс. Суточная активность каждой подопытной крысы измерялась в течение трех недель. Роль селекции в увеличении активности была изучена в течение 29 генераций и ее уменьшение - в течение 25 генераций. Селекция оказалась малоэффективной в линии активных крыс. В линии малоактивных животных, после элиминации в пятой генерации активных особей, спонтанная активность всех последующих генераций значительно снизилась.

Работа по выяснению наследования спонтанной активности крыс была предпринята также Садовниковой-Кольцовой (1933, 1934). Она измеряла во вращающихся колесах суточную активность диких и лабораторных крыс. Оказалось, что дикие крысы пробегают в сутки от 5,9 до 17,5 км. Лабораторные крысы оказались значительно менее активными, пробегая в среднем 1,22 км за сутки (малоактивный штамм) и 4,7 км за сутки (активный лабораторный штамм).

Гибриды первого поколения, полученные от скрещивания диких и лабораторных крыс, оказались промежуточными по своей активности между обеими родительскими формами; их средняя активность в одном случае оказалась равной 12,66 км, а в другом случае - 7,3 км за сутки.

Таким образом, эти работы с несомненностью указали, что степень общей возбудимости у крыс находится в тесной зависимости от генетических факторов. Нет никакого сомнения, что наследование степени возбудимости происходит полифакториально, причем повышенная возбудимость, очевидно, имеет неполное доминирование над малой возбудимостью.

Перейдем теперь к рассмотрению работ, в которых изучались изменчивость и наследственность различной обучаемости у крыс и мышей. Эти работы должны быть особенно интересны, так как они подходят к вопро-

су изучения высшей нервной деятельности как раз с той стороны, которая была намечена Павловым в последние годы его жизни.

Первые работы, посвященные вопросу изменчивости обучаемости у крыс и мышей, принадлежит Аде Иеркс (Yerkes, 1916) и Баггу (Bagg, 1916).

Иеркс изучала обучаемость двух линий крыс: одну, неинбридированную, и другую, разводимую в течение длительного периода в тесном инбридинге (линия из Вистарского института анатомии и биологии). Крысы обучались в круговом лабиринте Ватсона. Обучение считалось законченным, когда животное проделывало три пробежки подряд без ошибок. Оказалось, что **неинбридированные** крысы обучались немного быстрее, чем **инбридированные** (65,00 уроков требовалось для обучения инбридированных и 52,25 - неинбридированных). Поведение крыс у инбридированной линии оказалось более хаотичным, чем у крыс **неинбридированной** линии. Сходные результаты были получены при обучении крыс обеих линий в **дифференцировочной** камере Иеркса (Yerkes discrimination box). Здесь для обучения **инбридированных** крыс требовалось больше времени, чем для неинбридированных. Однако автор указывает, что при усложнении работы, т.е. в более трудных условиях, инбридированные крысы проявляли более четкое поведение, чем неинбридированные.

Багг поставил перед собой задачу исследовать индивидуальное и семейное различие в поведении мышей (нахождение правильной дороги к пище в довольно простом лабиринте). Наблюдалась большая изменчивость в быстроте обучаемости. Сравнивались линии белых и желтых мышей. Оказалось, что средняя быстрота обучаемости белых мышей за 15 последних опытов 27,5+2,0 сек с 9 ошибками за урок, желтых мышей - 83,0+7,0 сек и две ошибки за урок. Наблюдалось ясное сходство в обучаемости особей одних **и.тех** пометов. Обе эти работы впервые показали, что такое сложное и комплексное свойство, как способность к обучаемости, может определяться наследственными факторами.

Тольман (Tolman, 1924) провел селекцию в течение двух генераций у крыс, обучавшихся в лабиринте. Производился отбор наиболее хорошо и наиболее плохо обучающихся особей. В результате средняя способность к обучению в обеих группах сдвинулась в сторону проводившейся селекции. Эта работа впервые показала, что путем отбора можно сдвинуть способность к выработке индивидуально приобретенного опыта.

Наиболее детальной работой по изучению наследственности в способности к выработке условных рефлексов является исследование Викари (Vikari, 1929), проведенное на мышах.

Была изучена обучаемость японских танцующих мышей (*Mus wagneri asiatica*) и трех линий обычных мышей (*Mus musculus*): альбиносов, ослабленных коричневых (*dilute brown*) и **ненормальноглазых** (*abnormal-x-ray-eyed*). Оказалось, что каждая линия имеет характерную для нее кривую скорости обучения. Скрещивания, проведенные между представителями этих линий мышей, показали, что быстрая обучаемость **доминирует** над обучаемостью более медленной.

На основании расщепления, полученного во втором поколении, автор указывает, как на одну из возможностей, что различие в обучаемости

между коричневыми и белыми мышами обусловлено монофакториально. Однако не отрицается возможность и более сложной картины наследования. Различие в **обучаемости между** линией альбиносов и японскими танцующими мышами, представителями двух разных видов, обуславливается наличием нескольких факторов.

Большое количество подопытных животных (900 мышей), детальный анализ и обработка материала, проведенные в этой работе, с несомненностью указывают на большую роль наследственности в способности к обучаемости.

Подводя итог работам, в которых изучались изменчивость и наследственность такого общего свойства, как способности к выработке условных рефлексов у крыс и мышей, можно сказать, что эти работы впервые с несомненностью показали, что данное свойство находится под тесным контролем **генотипических** факторов.

Резюмируя работы, проведенные на мышах и крысах по изучению наследования свойств поведения, можно сказать, что эти исследования с несомненностью установили большую роль наследственных факторов в формировании различных свойств поведения. Однако относительная бедность в разнообразии и дифференцированности поведения этих животных ограничивает возможность более детального изучения наследования свойств поведения на данных объектах.

Для такой работы необходим объект с более высокодифференцированным и изученным поведением. И наиболее удобными для этого животными с несомненностью должны явиться собаки.

Перейдем к рассмотрению работ по изучению на собаках наследственности свойств поведения. Начнем с работ, посвященных наследованию отдельных реакций поведения.

Остановимся прежде всего на литературе по наследованию оборонительных реакций. Хемфри и Уорнер (Humphrey, Warner, 1934) приходят к выводу, что оборонительные реакции у собак являются наследственными признаками. По их мнению, боязнь сильных раздражителей (*body sensitivity*) и боязнь сильных, резких звуков (*ear sensitivity*) являются самостоятельными наследственными признаками, однако в своем проявлении и выражении они находятся в зависимости от предшествующей жизни собаки.

Интересные данные получены по гибридам волков с собаками. Относительно этих гибридов у практиков-собаководов имеется совершенно определенное мнение о постоянном проявлении у них резко выраженной трусости. Стефаниц указывает, что метисы между собаками и волками оказываются **трусливыми**. Помимо собственных наблюдений, он ссылается на английского заводчика Брука, который в течение долгого времени содержал волков, динго и **гиеновых** собак. Брук сообщил, что он предпочитает иметь дело с взрослыми **волками**, чем с гибридом волка с собакой. Далее Стефаниц указывает, что в записках *Danischen kennel klubs* сообщается о скрещивании волков с собаками.

Шмид (Schmidt, 1940) описал поведение гибридов волков с собаками. Он указал на проявление у этих животных пугливости и боязни новых

предметов. Во втором поколении произошло ясное расщепление по признакам поведения.

Хемфри и Уорнер указывают также на попытку дрессировать гибридов волков с собаками. Дрессировка продвигалась успешно до тех пор, пока гибриды находились на привязи. Но как только они спускались, невозможно было заставить их повиноваться.

Адамец (1930) указывает, что склонность к одичанию, которую можно поставить в известную связь с пассивно-оборонительной реакцией, **наиболее** характерна, по наблюдениям овцеводов Патагонии, для гибридов овчарок.

Наследование и наследственное осуществление оборонительных реакций у собак было изучено на большом материале Крушинским (1938). Было обследовано 278 потомков различных скрещиваний. Материал по наследованию пассивно-оборонительной реакции (трусости) был собран им на двух сериях собак. К первой относятся собаки, принадлежащие московским любителям и воспитанные в различных ведомственных питомниках; можно **сказать**, что условия воспитания этой группы собак были весьма неоднородными. Ко второй относятся собаки, воспитанные в однородных условиях питомника Института Эволюционной физиологии и патологии им. И.П. Павлова. Несмотря на различные условия воспитания, картина наследования в обеих группах была сходной. Оказалось, что в возникновении пассивно-оборонительной реакции большую роль играют генотипические факторы.

При скрещивании между собой трусливых собак подавляющее большинство потомков обладает так же, как и их родители, данной особенностью поведения. Так, у собак, воспитанных в ведомственных питомниках и у московских любителей, от подобных скрещиваний было получено 45 трусливых и четыре нетрусливых потомка. При скрещивании трусливых особей с нетрусливыми получены 61 трусливый и 53 нетрусливых потомка. И наконец, при скрещивании между собой нетрусливых собак были получены 52 нетрусливых и 9 трусливых потомка. Сходные результаты были получены на собаках, воспитанных в институте в Колтушах. Коэффициент корреляции, вычисленный у этих собак между братьями и сестрами в отдельных пометах, оказался $+0,54 \pm 0,06$. Таким образом, эти данные с несомненностью указывают, что генотип играет большую роль в происхождении пассивно-оборонительной реакции собак.

Анализ отдельных родословных указывает на вероятность того, что данное свойство поведения наследуется как доминантное или не полностью доминантное, однако картина этого наследования не может быть сведена к монофакториальной.

Помимо значения генотипа в формировании данного свойства, большое значение имеют внешние факторы.

Работа **Выржиковского** и Майорова (1933), проделанная в Колтушах, показала, что изолированное от внешнего мира воспитание собак **приводит** к значительному проявлению у них трусости. Павлов назвал эту трусость "неизжитым рефлексом естественной осторожности". При сопри-

косновении щенков со всем многообразием внешнего мира происходит, по его **мнению**, постепенное угасание этого рефлекса.

При воспитании щенков в изоляции, где они не имеют возможности встречаться с постоянно меняющимся многообразием окружающей среды, их рефлекс естественной осторожности не изживается, а сохраняется на всю жизнь - собаки оказываются трусливыми.

Таким образом, казалось, что существует две формы пассивно-оборонительной реакции: одна генотипически обусловленная, другая возникающая при неблагоприятных условиях воспитания. Однако дальнейший анализ, проведенный Крушинским, показал, что нельзя говорить о двух формах пассивно-оборонительной реакции: генотипически и паратипически обусловленных. Исследуя возникновение пассивно-оборонительной реакции у двух различных пород собак - немецких овчарок и эрдельтерьеров, воспитанных в условиях свободы (у частных лиц) и частичной изоляции (питомники), оказалось, что собаки этих пород дают различный процент трусливых особей как в свободных условиях, так и в изоляции. В условиях свободного воспитания среди эрдельтерьеров оказалось 17% трусливых особей, а среди немецких овчарок - **48,5%**. В условиях изоляции среди эрдельтерьеров оказалось 41,5% трусливых особей, а среди немецких овчарок - 88%.

Эти данные показали, таким образом, что собаки различных генотипов проявляют весьма различную степень трусости в ответ на сходные внешние условия, иллюстрируя тем самым тесное взаимодействие между врожденными и приобретенными факторами в формировании данной реакции поведения.

Полученные результаты указывают на наследование не самой пассивно-оборонительной реакции, а скорее определенной нормы реагирования животного на внешние условия его воспитания. Пассивно-оборонительная реакция возникает в результате теснейшего взаимодействия результата влияния внешних факторов с наследственными возможностями организма.

Торн (Thome, 1944) получил сходные с Крушинским данные по наследованию трусости у собак. Генетический анализ, проведенный на группе 178 собак, принадлежащих питомнику Станции экспериментальной морфологии Корнельского университета, показал, что из 82 трусливых собак 43 особи были потомками очень трусливой суки французской гончей (бассет).

Автор приходит к выводу, что трусость у собак наследуется в качестве доминантного признака, не меняющегося в результате обучения и тренировки.

Анализ наследования активно-оборонительной реакции (злостности) собак (Крушинский, 1938) показал, что возникновение этого поведения находится в тесной зависимости от генотипа животного.

Исследование 121 потомка различных скрещиваний показало следующее: при скрещивании злобных собак между собой родилось подавляющее большинство злобных особей (21 злобная и две незлобные); при скрещивании злобных собак с незлобными родились как злобные, так и

незлобные особи с численным преобладанием злобных потомков (64 злобных и 28 незлобных); от незлобных родителей все 28 родившихся потомка не проявляли активно-оборонительной реакции.

Как эти данные, так и анализ родословных с очевидностью говорят о том, что **активно-оборонительная** реакция собак - наследственно обусловленный признак, наследование которого, вероятно, имеет доминантный характер.

По форме проявления пассивно- и активно-оборонительные реакции существенно различаются. Первая выражается в убегании животного, вторая - в нападении на незнакомого человека. Нередко встречаются собаки, у которых проявляется и **активно-** и **пассивно-оборонительная** реакция одновременно.

Собранный нами генетический материал свидетельствует о большой вероятности независимого наследования этих двух признаков. Большинство злобно-трусливых особей рождаются при скрещивании злобных собак с трусливыми. Скрещивание злобно-трусливых собак с собаками различного поведения дает в потомстве трусливых, злобных и злобно-трусливых особей. Эти явления лучше всего объясняются при допущении независимого наследования активно- и пассивно-оборонительных реакций.

На самостоятельное существование каждой оборонительной реакции указывают также опыты с применением фармакологических веществ (морфий, кокаин), при помощи которых удалось расчленить оборонительное поведение злобно-трусливых собак на отдельные компоненты - активно- и пассивно-оборонительные реакции (Крушинский, 1945).

Анализ наследственного осуществления **оборонительной** реакции поведения собак показал, что их проявление и выражение находятся в тесной зависимости от степени общей возбудимости животного. Генетически обусловленные реакции (что было доказано для пассивно-оборонительного рефлекса) могут совершенно не проявляться в фенотипе животного при малой его возбудимости. Однако потомство, полученное при скрещивании таких животных с возбудимыми особями, проявляет ясно выраженное оборонительное поведение. Комбинации повышенной возбудимости, передавшейся от своего родителя, с оборонительной реакцией от другого дает в потомстве полное выражение данного свойства поведения.

Но не только путем генетического анализа может быть показана зависимость проявления оборонительных реакций от общей возбудимости. Искусственное повышение общей возбудимости нервной системы (инъекцией кокаина) тех собак, у которых на основании генетического анализа можно было допустить непроявление оборонительного поведения, приводило к проявлению у них данных реакций.

Дальнейший анализ показал, что повышение общей возбудимости нервной системы собак при помощи гипертиреоза, приводя к усилению общей моторной возбудимости нервной системы животного (измерялась при помощи шагомера), вызывает усиление проявления активно- и пассивно-оборонительных реакций. И наоборот, тиреоидэктомия, приводя к

снижению общей возбудимости, обуславливает ослабление или полное исчезновение этих реакций (Крушинский, 1938).

Таким образом, параллельные анализы генетическим и физиологическим методом показали сходные результаты, взаимно подтверждающие друг друга.

Полученные данные, подтвержденные также, как мы видели выше, и в опытах на крысах, позволили автору обобщить результаты своих опытов и допустить, что фенотипическое проявление и выражение реакций поведения находится в зависимости от общей возбудимости нервной системы. Чем выше общая возбудимость, тем интенсивнее выражение реакций поведения животного.

Переходим к генетическому анализу других реакций поведения собак. Уитней (Whitney, 1929) исследовал наследование гона (trail barking) у собак. В результате скрещивания особей, гоняющих зверя по следу с лаем и без лая, в первом поколении рождались всегда лающие на следу собаки. Однако интонация лая, характерная для гончих, не наследовалась. Во втором поколении произошло расщепление на лающих и нелающих на следу зверя собак. Собаки изучались при охоте на енотов.

Склонность легавых собак делать стойку (pointing instinct), т.е. останавливается перед дичью, привлекла внимание еще Дарвина. Говоря о возникновении этой особенности поведения, он указывал, что раз появились собаки, останавливающиеся на некоторый момент перед дичью, что является остановкой перед броском на добычу, то систематический отбор, который продолжается и теперь, усилил развитие этого признака.

Мархлевский (Marchlevsky, 1930), изучая наследование этого свойства, пришел к выводу, что резко выраженная способность к стойке, характерная для английского **пойнтера** и выражающаяся в чрезвычайно длительной стойке, имеет неполное доминирование над менее длительной и упорной стойкой, характерной для немецких легавых.

Автор указывает, что способность к так называемому **"секундированию"** (backing у англичан), выражающаяся в том, что собака делает стойку не только по запаху дичи, но и при виде другой собаки, стоящей на стойке, зависит от особого наследственного фактора, имеющего различное выражение в разных линиях охотничьих собак.

Мархлевский и Уитней указывают, что манера разыскивать птицу нижним чутьем, т.е. по следам и потому с головой, опущенной вниз (часто встречающаяся у немецких легавых), является рецессивной по отношению к свойству пойнтеров высоко держать голову во время поиска и использовать воздушные течения для улавливания запаха, исходящего от самой птицы, а не от ее следа.

Манера молодых собак преследовать добычу с подлаиванием наподобие гончих, свойство, которое проявляется у немецких **легавых**, является рецессивным по отношению к **"молчаливому"** способу охоты, который характерен для пойнтеров (Мархлевский).

Согласно данным Уитнея, большая склонность некоторых охотничьих собак залезать в воду наследуется как доминантное свойство.

Инстинкт охоты на птицу у легавых не полностью доминирует над его отсутствием у гончих и других пород.

Говоря о генетическом анализе охотничьего поведения у собак, надо иметь в **виду**, что приведенные выше данные еще не могут позволить установить истинную картину наследования этих свойств, которая, конечно, гораздо сложнее, чем монофакториальная. Говоря о рецессивном или доминантном наследовании **того** или другого признака поведения, авторы констатировали в основном только степень сходства гибридов с одним из родителей. Эти данные, несомненно, указывают на то, что отдельные реакции поведения охотничьих собак наследуются, однако для точного выяснения характера наследования требуется еще длительная работа.

Интересная работа по наследованию своеобразной реакции далматских собак сделана Килером и Тримбл. В течение более столетия главным образом в английских поместьях далматские или так называемые "экипажные" собаки селекционировались по признаку бежать под экипажем. В результате такой селекции современные далматские собаки имеют ясно выраженную склонность бежать под экипажем. Некоторые собаки, происходящие из семейства с резко выраженной склонностью к этой реакции, совершенно без всякой выучки бросаются и бегут под экипажем. Обычно эта реакция проявляется в 6-месячном возрасте, но в некоторых случаях значительно раньше. Авторы описывают 2,5-месячного щенка, который по собственному почину покидал своих товарищей по играм и бежал под повозкой на поляне, где проводились работы по уравниванию почвы.

Тенденция бежать под экипажем не исчерпывает всех особенностей данного свойства. Оказывается, что существует индивидуальное различие в положении, занимаемом собакой под экипажем. Одни собаки предпочитают положение у передних колес, другие - у задних. Любителями отдается предпочтение собакам, бегающим у передних колес, почти у самых задних ног лошади. Исследование данной особенности далматских собак показало, что стремление бежать в разном положении под экипажем является наследственным свойством.

Так, от скрещивания между собой собак с "хорошим" (т.е. передним) положением под экипажем (9 пометов) в потомстве оказалось 24 особи с хорошим положением, с "плохим" (т.е. задним) положением - три. От скрещивания между собой "хороших" собак с "плохими" (9 пометов) было получено потомство, в котором с "хорошим" положением было 7 особей, с "плохим" - три. От скрещивания между собой собак с "плохим" положением (два помета) оба полученные потомка имели "плохое" положение.

Эта интересная работа установила, таким образом, что своеобразное, ни с чем не сравнимое поведение далматских собак оказывается наследственным не только в целом, но и в своих деталях. Наследуется не только стремление бежать под экипажем, но также и то, как бежать под ним.

Крушинским (1944) было изучено наследование своеобразной реакции поведения собак, выражающейся в стремлении постоянно держать во

рту какой-нибудь предмет, начиная от большой металлической кормушки и кончая маленькой стружкой или соломинкой. Данное поведение собак, которое может быть охарактеризовано как близкое навязчивому движению, встречается в очень небольшом проценте случаев: кобель немецкой овчарки, обладающий ярко выраженным стремлением к ношению во рту различных предметов, был скрещен с двумя суками, совершенно не проявляющими данного свойства. В одном **помете**, полученном от скрещивания с немецкой овчаркой, было получено два потомка, один из которых проявлял резко выраженное стремление носить во рту различные предметы, у другого это свойство отсутствовало. От второго скрещивания, с туркменской овчаркой, было получено шесть потомков: два из них проявили данную особенность поведения, а у остальных ее не было.

Автор исследовал еще один помет немецких овчарок, у которого мать имела склонность постоянно держать во рту мелкие щепки или соломинки. Один из трех потомков, точно так же как и мать, носил во рту мелкие предметы.

На основании этих, хотя и немногочисленных, данных можно говорить об очевидности наследования указанного свойства поведения; полученные данные свидетельствуют также о доминантном характере наследования.

Наследственная обусловленность стремления носить во рту предметы подтверждается также тем фактом, что некоторые породы собак (например, **ретриверы**) обладают склонностью чрезвычайно легко обучаться аппортировке, поэтому и используются для подноса убитой дичи.

Килер и Тримбл указывают, что сиамские кошки также обладают склонностью к ношению предметов. Эти авторы ссылаются на наблюдение К. Келлера, который скрестил аппортирующую кошку с нормальной и получил котенка, носящего в зубах поноску.

Установление факта наследственности у собак таких специфических особенностей поведения, как стремление бежать под экипажем или носить во рту предметы, представляет большой интерес для изучения вопроса о происхождении инстинктов.

При генетическом анализе таких специфических свойств поведения, как указанные выше, мы имеем элементы инстинктивного поведения в их наиболее простом, еще не "осложненном" системой различных взаимоотношений состоянии. Изучение картины их наследования, и особенно наследственного осуществления, может значительно помочь в разрешении многих еще неясных сторон инстинктивного поведения животных.

Установление наследственности разобранных реакций поведения интересно еще и в том отношении, что эти исследования подводят к чрезвычайно существенному вопросу о взаимоотношениях и границах наследственного и индивидуально приобретенного. Ведь в большинстве разобранных случаев можно говорить о наследовании только склонности к обучению тому или другому специфическому поведению, причем окончательное его формирование происходит в результате теснейшего взаимо-

действия между врожденной склонностью и индивидуально приобретенным опытом.

Остановимся теперь на разборе работ по наследованию общей возбудимости нервной деятельности собак.

Адамец (1930) указывает, что чрезвычайно возбудимых английских пойнтеров, очень быстро работающих и потому скоро утомляющихся, скрещивают в Моравии с менее возбудимыми немецкими легавыми; получающиеся гибриды оказываются менее возбудимыми, чем пойнтеры, но более возбудимыми, чем легавые, и потому весьма пригодны для трудных условий охоты в данной местности.

Крушинский (1938), исходя из характеристики повышенно возбудимых собак, данной **И.П. Павловым**¹, показал, что гибриды в количестве 25 особей, полученные от скрещивания повышенно возбудимых немецких овчарок с маловозбудимыми гильяцкими лайками, оказались в первом поколении или подобно немецким овчаркам повышенно возбудимыми или **средневозбудимыми**, но все они были возбудимее гильяцких лаек.

Андерсон (**Anderson**, 1939), используя методику учета возбудимости собак при помощи шагомера, указывает, что различные породы имеют весьма различную суточную активность. Можно выделить три группы собак по этому признаку. К наиболее возбудимой, активной группе принадлежат немецкие овчарки, арабские борзые и спаниели. К среднеактивной группе относятся английские бульдоги, таксы и пекинские собаки. К группе малоактивных собак - французские гончие. Были получены следующие потомки: французские гончие х немецкие овчарки **F₁** и **F₂**; французские гончие х арабские борзые **F₁** и **F₂**; французские гончие х английские бульдоги **F₁** и **F₂**; арабские борзые х пекинские собаки **F₁** и **F₂**.

По возбудимости, активности гибриды первого поколения оказались промежуточными между крайними родительскими группами. Большинство гибридов второго поколения по этим свойствам приближались к гибридам первого поколения, однако отдельные особи давали очень высокие и очень низкие показатели, указывая на очевидность происшедшего расщепления. Таким образом, эти совпадающие данные, полученные различными авторами, с несомненностью свидетельствуют о том, что повышенная возбудимость, активность собак является в значительной степени наследственным признаком, причем она, очевидно, не полностью доминирует над меньшей возбудимостью.

Переходим к разбору работ, в которых исследовалось наследование различных способностей к выработке условных рефлексов у собак.

Хемфри и Уорнер производили селекцию по рабочим качествам слу-

жебных собак. Они показали, что селекция улучшила рабочие качества собак той популяции, с которой проводилась работа. Однако дрессировка служебных собак, построенная далеко не на одних свойствах коры, не дает возможности судить по суммарному результату улучшения рабочих качеств о том, какие свойства нервной системы подверглись в данном случае отбору.

Даусон и Катц сообщили предварительные данные об изменчивости способности к обучаемости у собак. Целью работы было создать основу для возможности дальнейшего изучения генетики поведения.

Перед подопытными собаками ставилась задача правильного выбора незапертой двери (одной из четырех). В этих опытах некоторые собаки быстро обучались выбору правильной двери. Всего было изучено 44 собаки нескольких пород. Проведенные опыты показали, что наблюдается большая изменчивость по обучаемости как между отдельными собаками, так и между отдельными породами. Скрещивание с собакой, давшей наиболее высокие показатели обучаемости, увеличило средние показатели обучаемости у ее потомков по сравнению с средними показателями для всей популяции, что показывает эффективность селекции по данному свойству.

Широкое изучение наследования типов высшей нервной деятельности было предпринято **И.П. Павловым** на собаках в Колтушах.

Некоторые результаты этой сложной и требующей длительного времени работы, проводившейся рядом сотрудников, были обработаны Крушинским.

Эти данные касаются наследования различной силы типа нервной системы и связи ее наследования с пассивно-оборонительной реакцией. Последний вопрос был важен потому, что возникновение этой реакции связывается нередко в павловской школе со слабым типом нервной деятельности.

Получившиеся данные по наследованию типов нервной системы показали следующее: от скрещивания собак сильного типа между собой (шесть пометов) было получено 20 потомков, из которых 16 оказались сильного типа и четыре слабого; от скрещивания собак сильного типа со слабыми собаками (три помета) было получено 12 потомков, из которых семь оказались сильного типа и пять слабого; от скрещивания между собой собак слабого типа (один помет) было получено шесть потомков слабого типа.

Коэффициент корреляции, вычисленный между братьями и сестрами в отдельных пометах, оказался равным **+0,34±0,1**. Эти данные показали, что различная сила типа нервной деятельности у собак является наследственным свойством.

На основании полученных данных даже может создаться впечатление о монофакторальном наследовании сильного типа, однако мы считаем, что такой вывод едва ли может быть сделан. Различие между сильным и слабым типами является чисто количественным, причем нередко трудно провести демаркационную линию между тем и

¹Это 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**

другим типом. Поэтому вероятнее всего допустить в данном случае более сложную, чем монофакториальная, картину наследования. Однако на основании приведенных данных создается впечатление о возможности доминирования более сильного типа над более слабым.

Анализ родословных и вычисление коэффициента корреляции, равно-го $+0,34 \pm 0,22$ между слабым типом и пассивно-оборонительной реакцией, показали, что эти два свойства наследуются в значительной степени независимо, однако у собак слабого типа имеются, вероятно, несколько большие возможности к возникновению данной реакции, чем у собак сильного типа.

Подводя итог работам, в которых изучалось наследование свойств поведения на собаках, мышах и крысах, можно сказать, что эти исследования показали большую роль наследственных факторов в формировании различных свойств поведения животных. Особенно большой интерес представляют работы, показавшие, что свойства коры головного мозга обуславливаются генотипом животного. Эти данные чрезвычайно важны для учения о типах высшей нервной деятельности, одной из молодых и относительно мало разработанных глав физиологии нервной системы.

Остается рассмотреть работы по изучению наследования свойств поведения, проведенные на других животных, в частности на птицах и насекомых.

Филиппс (Phillips, 1912), скрещивая различные породы **уток**, пришел к выводу, что пугливость у них обуславливается генотипически, однако значительное влияние оказывают также условия **содержания**.

Леопольд (Leopold, 1944) поставил задачу изучить наследственное различие между дикими и домашними индейками. Исследовались дикие индейки, домашние и гибридные популяции. Последние представляют собой свободно живущую гибридную популяцию в штате Миссури, полученную в результате скрещиваний диких индюков с домашними индейками.

Первым различием в поведении диких и гибридных индеек является различная численность образующихся стай. Дикие индейки образуют более мелкие стаи, чем гибриды.

Так, 47 диких птиц разбились на стаи численностью 10, 9, 8, 6, 6, 5 и 3 птицы; 51 гибрид разбился в стаи с численностью в 33, 11 и 7 особей. У диких индеек наблюдается ясное разделение на стаи по полу. Индюки отделяются от самок и молодых; нередко старые индюки остаются совершенно изолированными. В гибридной популяции такого разделения не наблюдается. Потому автор считает, что различие в размерах стай у диких и гибридных индеек обуславливается наследственной тенденцией самцов дикой популяции к разъединению, что и приводит к уменьшению размера стай.

Характерной особенностью диких индеек является способность к обнаружению опасности (**warness**). Обнаружив на большом расстоянии опасность, особи дикой популяции сейчас же улетают; особи гибридной популяции близко подпускают к себе пришельца; если их вспугнуть, улетают на две сотни ярдов, продолжая там спокойно пастись.

Поведение диких и гибридных индеек резко различно. Дикие птенцы имеют резко выраженную тенденцию к "затаиванию"; у гибридов и домашних индеек эта реакция ослабленная, они имеют тенденцию убежать или улететь при приближении к ним на близкое расстояние.

Авторы определяют "дикость" как наследственное свойство, позволяющее индейкам, как индивидуумам, так и целой популяции, адаптированно жить в естественных условиях. Гибридная популяция под влиянием скрещиваний и естественного отбора делается все более и более дикой. В 1920 г. в одном пункте штата Миссури была выпущена домашняя и гибридная популяции индеек. В настоящее время эта популяция под влиянием отбора и скрещиваний с дикой формой резко изменилась. В морфологическом отношении эта популяция несет в себе ряд признаков поведения дикой формы. Это наблюдение показало, таким образом, не только наследственную обусловленность изученных свойств поведения, но, очевидно, и огромное их значение для адаптации свободно живущих форм.

Токование диких индюков начинается в апреле и продолжается 1,5 мес. Домашние индюки начинают токовать на 2 мес раньше и кончают позднее, чем дикие. Гибридные индюки начинают токовать в середине марта и токуют несколько дольше, чем дикие индюки. Автор объясняет это различие в сроках токования различным, наследственно обусловленным ответом половой системы индюков на сходные внешние воздействия (свет и т.п.).

Эта работа, проведенная не совсем обычным для генетиков методом - изучения **дикоживущих** популяций, дала тем не менее интересные данные, показав наследственную обусловленность и адаптационное значение признаков поведения у птиц.

Интересны также различия веса желез внутренней секреции у диких, домашних и гибридных индеек, обнаруженные Леопольдом.

Отношение веса надпочечников к весу тела в два раза выше у диких индеек, чем у домашних; у гибридов данный индекс занимает промежуточное положение. Относительный вес гипофиза у диких индеек также выше, чем у домашних. Различий в весе щитовидных желез не обнаружено.

Автор непосредственно не связывает обнаруженных различий в железах внутренней секреции с поведением. Однако при сопоставлении этих данных с различиями, обнаруженными у диких, лабораторных крыс и их гибридов, невольно напрашивается аналогия. Как у диких индеек, так и у диких крыс надпочечники наиболее крупных размеров; наименьших размеров они у малопугливых домашних индеек и лабораторных крыс.

У гибридов, диких и домашних индеек и диких и лабораторных крыс надпочечники имеют промежуточные размеры между их размерами у родительских форм; по пугливости гибриды оказываются также проме-

жуточными между родительскими формами. У крыс, как показал Крушинский, надпочечники, очевидно, имеют непосредственное отношение к формированию оборонительного поведения. Весьма вероятно поэтому, что у индеек существует подобная же зависимость между функциональным состоянием надпочечника и пугливостью.

На вероятность связи эндокринной системы с пугливостью индеек указывают также данные Герстелля и Лонга (Gerstell, Long, 1939), показавших, что у цыплят более дикой по своему поведению линии индеек наблюдается более высокая температура тела, более высокий темп дыхания, более высокая двигательная активность и более высокий метаболизм.

Эти различия легче всего свести к различной активности желез **внутренней** секреции, и весьма вероятно, что последние обуславливают и различия в дикости, пугливости этих птиц.

Интересная работа по выяснению роли наследственных и индивидуально приобретенных свойств выполняется на различных видах певчих птиц **Промптовым** (1940, 1945) в Колтушах. Им установлено переплетение врожденного и индивидуально приобретенного поведения в формировании различных повадок изучаемых птиц, открывающее интереснейшие перспективы в изучении эколого-генетических закономерностей поведения.

В Колтушах Мазинг (1943) проводит работу по изучению наследования фотореакции на классическом объекте генетиков — дрозофиле.

Исследование показало, что нормальные мухи обладают положительной фотореакцией. У линии белоглазых мух фотореакция понижена; данная особенность поведения является рецессивной по отношению к реакции красноглазых мух. Особенность поведения белоглазых мух не связана с отсутствием пигмента в глазу и не является результатом плейотропного действия гена white, а связана с аутосомной наследственностью. Мухи с редуцированными глазами обладают положительной, **хотя** и несколько замедленной, реакцией.

Положительная фотореакция отсутствовала у мух с редуцированными крыльями (vestigial, dumpy). Это свойство является рецессивным по отношению к положительной реакции нормальных мух. Отсутствие фотореакции у мух с редуцированными крыльями не является результатом плейотропного действия гена vestigial и не связано с половой хромосомой. Отбором удалось выделить из линии Florida штамм с резко и слабо выраженной фотореакцией. Приведенное исследование имеет большой интерес не только в качестве работы, изучающей генетику поведения, но оно может дать много нового для изучения физиологической природы тропизмов.

В заключение остановлюсь на работе Коль и Ибсена (Cole, Ibsen, 1920), в которой изучалось наследование спазматического невроза у морских свинок, приводящего заболевшее животное к беспомощному состоянию. Заболевание протекало быстро и неминуемо приводило к летальному исходу.

Генетический анализ показал, что данное заболевание наследуется как рецессивный признак. Скрещивание гетерозиготных особей давало в потомстве расщепление на три нормальных особи и одно больное животное. При скрещивании заведомо **гетерозигота** с нормальным животным родилось 50% нормальных и **50%** гетерозиготных особей.

Подводя итог всем разобранным работам, можно сказать следующее.

1. Исследование, проведенное на представителях различных классов животных от насекомых до млекопитающих показало наследственную обусловленность таких сложных функций организма, как свойство **поведения**, причем картина этого наследования подчиняется законам Менделя, хотя едва ли может быть в большинстве случаев сведена к монофакториальной картине наследования.

2. Разобранные работы показали, что совершенно различные свойства поведения, начиная от довольно специфических реакций, как, например, фотореакция дрозофил или оборонительные реакции крыс и мышей, и кончая такими общими свойствами, как степень общей возбудимости нервной системы или типологические особенности поведения, обусловлены в определенной степени генотипически.

3. Изучение генетики поведения может дать много нового в вопросе о происхождении инстинктов и для выяснения взаимодействия внешних и внутренних факторов в формировании поведения.

4. Генетический анализ позволяет проникнуть в сущность тех или других особенностей поведения, так как при помощи этого метода можно наиболее четко дифференцировать отдельные прирожденные свойства поведения друг от друга и рассмотреть их взаимоотношения в различных соотношениях.

5. Изучение наследственности и особенно наследственного осуществления свойств поведения является тем мостом между генетикой и физиологией, на котором должен произойти плодотворнейший синтез добытых этими науками закономерностей.