

Факторы изменчивости мотивированной страхом реакции удаления от человека у мини-свиней селекции ИЦиГ СО РАН

В.С. Ланкин, С.В. Никитин, О.В. Трапезов

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

У четырех смежных поколений мини-свиней, созданных в ИЦиГ СО РАН, изучали реакцию удаления от человека в зависимости от влияния факторов наследственности и среды. Изменчивость реакции удаления определяли в четырех гетеротипных условиях тестирования, включавших в качестве стандартного авersive стимула присутствие человека при кормлении животных «в группе» или «индивидуально» после 14–16 или 2 ч пищевой депривации. Все изученные факторы ранжируются по относительному вкладу в общую фенотипическую изменчивость этой реакции в следующем порядке: пол (0,0–0,4 %), возраст (0,1–4,7 %), зоосоциальная изоляция (0,1–2,1 %), тип окраски (2,9–7,8 %), генотип хряков (10,8 %), пищевая мотивация (6,1–12,8 %) и взаимодействие «генотип – пищевая мотивация» (2,7–56,4 %). Впервые показано существование у мини-свиней наследственного полиморфизма этой адаптивной реакции, включающего три класса поведенческих фенотипов. Пол и возраст не влияют на реакцию удаления у поросят в период с 1,5 мес. до полового созревания. Установлено, что возрастные изменения поведения у свиноматок зависят от косвенного отбора особой спокойной фенотипа, частота которого увеличивается у них до 63 %, по сравнению с 29 % у ремонтного молодняка. Социальная изоляция и пищевая мотивация достоверно влияют на проявление этой реакции у поросят в возрасте 1,5 и 4,1 мес. и не влияют на нее у свиноматок в возрасте 10,4 и 22,5 мес. Неблагоприятным следствием средовых влияний пищевой мотивации и ее взаимодействия является высокая вариабельность (CV в пределах 95–120 %) реакции удаления. Полученные результаты необходимы для развития исследований по генетике пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку и коррекции метода определения этого селективно значимого поведения у мини-свиней ИЦиГ СО РАН.

Ключевые слова: мини-свиньи; реакция удаления от человека; факторы среды; взаимодействие «генотип – среда»; тип окраски.

Factors contributing to the variation of the fearful withdrawal response to humans in minipigs bred at ICG SB RAS

V.S. Lankin, S.V. Nikitin, O.V. Trapezov

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

The fearful withdrawal response to humans was studied with regard to the effect of hereditary and environmental factors in four consecutive generations of minipigs bred at the Institute of Cytology and Genetics. Variation in the withdrawal response was tested in four heterotypic settings. The standard aversive stimulus was the presence of a human as the animals were being given food either as a group or one by one after 14–16 or 2 h of food deprivation. All factors studied are ranged with regard to their contributions to the overall phenotypic variation of the response as follows: sex (0.0–0.4 %), age (0.1–4.7 %), social isolation (0.1–2.1 %), colour types (2.9–7.8 %), boar genotype (10.8 %), food motivation (6.1–12.8 %), and the genotype–food motivation interaction (2.7–56.4 %). That was the first demonstration of hereditary polymorphism of this behavioral reaction in minipigs, which includes three classes of behavioral phenotypes. Sex and age do not affect the withdrawal response in piglets from 1.5-month age to 4.1-month age. It was found that the age-related changes in the behavior of sows depend on the indirect selection of individuals with a quiet phenotype, and the frequency of this phenotype increases from 29 % (the rearing stock) to 63 %. Social isolation and food motivation significantly influence the response in piglets at ages of 1.5 and 4.1 months, but not in sows at ages of 10.4 and 22.5 months. An adverse consequence of the environmental influence of food motivation and its interaction is a broad variability (CV 95–120 %) of the withdrawal response. The results will contribute to the study of the genetics of the fearful-defensive response to humans and to correction of the method for evaluating this behavior, valuable for breeding, in ICG minipigs.

Key words: minipigs; human withdrawal response; environmental factors; genotype – environment interaction; coat colour.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Ланкин В.С., Никитин С.В., Трапезов О.В. Факторы изменчивости мотивированной страхом реакции удаления от человека у мини-свиней селекции ИЦиГ СО РАН. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(5):613–623. DOI 10.18699/VJ15.078

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Lankin V.S., Nikitin S.V., Trapezov O.V. Factors contributing to the variation of the fearful withdrawal response to humans in minipigs bred at ICG SB RAS. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(5):613–623. DOI 10.18699/VJ15.078

DOI 10.18699/VJ15.078

УДК 636.4:636.066

Поступила в редакцию 26.05.2015 г.

Принята к публикации 09.09.2015 г.

© АВТОРЫ, 2015

 e-mail: lankin@bionet.nsc.ru

Миниатюрные (мини-) свиньи представляют новый вид лабораторных животных, роль которых в качестве модельного объекта для медико-биологических исследований в последние годы существенно выросла (Lind et al., 2005; Ашуев и др., 2007; Тихонов, 2010; Sondergaard et al., 2012; Christoffersen et al., 2013; Никитин, 2014). Неслучайно поэтому проводится детальное изучение анатомо-морфологических, физиологических, биохимических и иммунологических признаков у мини-свиней отечественных и зарубежных пород, необходимое для накопления базальных сведений о биологии этих животных (Капанадзе, Ашуев, 2007; Simianer, Kohn, 2010; Тихонов, 2010; Станкова, Капанадзе, 2012). Однако сведения об эмоциональном поведении мини-свиней, в частности мотивированном страхом к незнакомому человеку, определяющему возможность их оптимального использования в экспериментах, практически отсутствуют (Kohn et al., 2009).

Литературные сведения о поведении мини-свиней ограничиваются данными, полученными на животных геттингенской породы. Известны несколько работ по изучению у них способности к дискриминантному обучению, спонтанного поведения и привыкания к производственным контактам с человеком, выполненных на небольшом числе животных (Tanida, Nagana, 1998; Tsutsumi et al., 2001; Lind et al., 2005; Sondergaard et al., 2007, 2012). Получены предварительные данные по сравнительному изучению у мини-свиней ИЦиГ СО РАН эмоционального поведения в тесте «открытое поле» и реакции удаления от человека, подтвердившие, во-первых, мотивационную обусловленность этой реакции страхом к человеку и, во-вторых, ее взаимосвязь с разнообразием окрасок (Ланкин, Буиссу, 2001; Kulikov et al., 2014). Более детальные сведения о поведении мини-свиней ИЦиГ отсутствуют.

Существенным препятствием к изучению у мини-свиней пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку, главным компонентом которого является мотивированная страхом реакция избегания/удаления от человека, оказывается отсутствие надежного метода его определения. За исключением анекдотического глазомерного (визуального) способа выявления темперамента у мини-свиней (Шатохин и др., 2013), среди большого числа этологических методов известен только один, разработанный специально для этих животных (Forkman et al., 2007; Kohn et al., 2009). Однако авторы последнего указывают на существующие у него значительные недостатки (низкие специфичность и точность) и подчеркивают необходимость создания более надежного и стандартизированного метода.

Важное значение для объективного определения фенотипического разнообразия пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку имеет задача изучения факторов его внутривидовой изменчивости у мини-свиней ИЦиГ. Особый интерес при этом представляет выяснение роли в регуляции этого поведения пищевой мотивации, линейно связанной со скоростью роста, сниженной у мини-свиней в результате длительной селекции на низкую живую массу в 10–15 раз, по сравнению с нормальными свиньями заводских пород (Rauw et al., 1998; Тихонов, 2010; Simianer, Kohn, 2010).

У разных видов продуктивных животных усиление пищевой мотивации является ведущим фактором возрастного угашения реакции страха и формирования адаптивного поведения по отношению к человеку (Ланкин, 1997; Ланкин и др., 2007). Известно также, что взаимодействие «генотип–пищевая мотивация» является существенным источником средовой (модификационной) изменчивости этого поведения, маскирующей фенотипическое проявление его генотипического разнообразия у свиней заводских линий (Ланкин, 2013). Можно поэтому ожидать, что заметным результатом селекционного снижения пищевой мотивации у мини-свиней должно быть, во-первых, уменьшение/отсутствие у них возрастных изменений в оборонительном поведении, ведущих к увеличению частоты особей спокойного фенотипа у продуктивных животных. Другим ожидаемым результатом может быть снижение/исключение неблагоприятных влияний взаимодействия «генотип–пищевая мотивация», являющегося обычной причиной получения смещенных индивидуальных оценок поведения и их низкой повторяемости (Фолкoner, 1985; Ланкин, 2013).

Цель настоящей работы – сравнительное качественное и количественное исследование внутри- и межгрупповой изменчивости реакции удаления от человека в зависимости от влияния факторов наследственности и среды у четырех смежных поколений мини-свиней, представляющих генеральную совокупность этих уникальных животных, созданных в Институте цитологии и генетики СО РАН.

Материалы и методы

Животные и экспериментальные условия. Исследования проводили на 6 разных по полу и возрасту группах мини-свиней, находившихся на экспериментальной свиноферме ЦКП ИЦиГ СО РАН (г. Новосибирск). Отобранное по продуктивности поголовье состояло из 22 свиноматок в возрасте 22,5 мес. (2011 года рождения) и 28 свиноматок в возрасте 10,4 мес. (2012 года рождения). Начиная с поколения 2011-го года рождения свиноматок отбирали по живой массе и по репродуктивным качествам (оплодотворяемость, многоплодие, сохранность поросят к отъему). Отбор мини-свиней по поведению не проводился. Неотобранный по продуктивности ремонтный молодняк включал 27 свинок и 23 хрячка в возрасте 4,1 мес. (2013 года рождения), а также 53 свинки и 55 хрячков в возрасте 1,5 мес. (2014 года рождения). Свинок и хрячков в 1,5 мес. возрасте тестировали по поведению через 2 нед после отъема от матерей и завершения перехода на самостоятельное кормление. Животные 2014 года рождения происходили от родителей (22 свиноматки и 9 хрячков) с известным фенотипом поведения.

Свинок и хрячков содержали в изолированных стандартных клетках (235 × 195 × 90 см) группами по 5–6 голов. Свиноматок и поросят кормили в 8:30 и 17:00 по нормам стандартного рациона.

Этологические тесты. Поведение изучали с помощью стандартного метода определения мотивированной страхом реакции удаления от человека у разных видов животных в производственных условиях (Ланкин, Буиссу, 2001). Тестирование мини-свиней всех возрастов проводили в их

«домашних клетках», в условиях свободного поведения, исключая проявление у них межвидовой агрессии по отношению к человеку. Всех животных тестировали 4 раза. Первое и второе тестирования (I тест «в группе») проводили на животных, находившихся в группе (по 3–4 особи) сверстников, сначала после 14–16 ч пищевой депривации и спустя 3–4 дня после 2 ч пищевой депривации. Третье и четвертое тестирования (тест II «индивидуально») проводили по той же технике, но уже на индивидуальных животных, в условиях кратковременной изоляции от сверстников.

Каждое тестирование выявляет у мини-свиней с заданным уровнем пищевой мотивации «частное» разнообразие фенотипов реакции удаления, отличающихся по числу отметок подходов к корму в присутствии незнакомого человека. Спокойные животные, без реакции удаления от человека, ели корм в течение всего времени тестирования (9–12 мин в тесте I и 3–5 мин в тесте II) и получали три отметки краской на спине. Трусливые особи сразу удалялись от экспериментатора и не получали таких отметок. Особи с промежуточным между этими контрастными фенотипами поведением получали 1 или 2 отметки. Все тестирования проводились между 9:00 и 13:00 в одинаковой последовательности тестов одним и тем же экспериментатором.

Качественные и количественные характеристики поведения. Структуру подопытных групп мини-свиней по реакции удаления характеризовали частными распределениями частот 4 фенотипов по 3 классам: двум крайним с отметкой 3 или 0 и среднему классу фенотипов промежуточного поведения с 1 или 2 отметками по выраженности у них этой реакции. Для количественного изучения использовали балл (= число отметок) по реакции удаления у индивидуальных животных.

Факторы наследственности. Наследственную обусловленность реакции удаления у мини-свиней оценивали дисперсионным анализом влияния разных по фенотипу поведения производителей, условно обозначенных как фактор «генотип хрюка», на изменчивость этой реакции у их потомков 2014 года рождения. Отбор хрюков по свойствам оборонительного реагирования на человека не проводили: 5 из них были спокойного, 2 – трусливого и 2 – промежуточного фенотипов поведения.

Влияние на изменчивость реакции удаления существующего у мини-свиней наследственного разнообразия четырех основных типов окраски, белой, черной, черно-пестрой и агути (Тихонов, 2010), также оценивали дисперсионным анализом.

Факторы среды. Влияние пола, возраста и типа окраски на реакцию удаления определяли сравнением качественных и количественных показателей ее изменчивости у отличающихся по данным признакам групп мини-свиней.

Уровень пищевого возбуждения/мотивации и эмоционального стресса у мини-свиней формировали контролируемым действием на них пищевой (14–16/2 ч) и социальной (3–5 мин) депривации. Оба воздействия являлись обычными элементами этологических тестов, влиянием которых часто пренебрегают (Forkman et al., 2007). В нашем эксперименте попарные сравнения четырех частных

распределений реакции удаления позволяют оценить простое и комбинированное влияние этих факторов среды на изменчивость данной реакции у подопытных групп мини-свиней.

Для обнаружения влияний взаимодействия «генотип – пищевая мотивация» проводили сравнение первого и четвертого тестирований реакции удаления у мини-свиней всех подопытных групп (Ланкин, 2013).

Статистическая обработка экспериментальных данных. Частные распределения сравнивали с помощью критерия идентичности (I) (Животовский, 1991), внутриклассовые частоты – с помощью 2×2 таблиц ($d.f. = 1$). Статистическую значимость влияния учтенных факторов определяли дисперсионным анализом, достоверность различий средних величин – по критерию Стьюдента. Достоверность влияния взаимодействия «генотип – пищевая мотивация» оценивали двухфакторным дисперсионным анализом действия фактора «средний генотип», учитывающего генотипическую разнородность особей в крайних классах анализируемых первого и четвертого распределений, и фактора «пищевая мотивация», представляющего ее комбинированное со стрессом социальной изоляции влияние на изменчивость реакции удаления у животных (Ланкин, 2013). Все этапы обработки данных проводили по пакету прикладных программ STATISTICA 6.1 для Windows.

Результаты

Наследственная обусловленность полиморфизма реакции удаления. Разнообразие реакции удаления от человека существует у мини-свиней всех изученных групп (табл. 1). Диапазон внутригрупповой изменчивости этой реакции включает три известных класса поведенческих фенотипов и не зависит от влияния факторов среды. Наследственную обусловленность наблюдаемого разнообразия реакции удаления доказывает его достоверная зависимость у самок и самцов в возрасте 1,5 мес. от генотипов хрюков (табл. 2, дисперсионный комплекс I).

Влияние пола, возраста и кратковременной социальной изоляции. В период до половой зрелости (6 мес.) изменчивость реакции удаления у самок и самцов мини-свиней не зависит от их пола (табл. 2, комплексы I, Ia). Возраст также достоверно не влияет на изменчивость этой реакции у неполовозрелых поросят (табл. 2, комплекс Ib). Это предполагает возрастную стабильность индивидуального проявления реакции удаления у молодняка мини-свиней в отмеченный период онтогенеза. В подтверждение такого заключения выясняется, что средняя величина этой реакции в тестах I и II практически совпадает у ремонтных самок и самцов обоих поколений.

Возраст является достоверным фактором изменчивости реакции удаления у свиноматок, ведущим к увеличению у них концентрации спокойного (с отметкой 3) фенотипа (табл. 1, 2, комплекс Iv). Особенностью возрастных изменений поведения у свиноматок оказывается «скачкообразное» увеличение частоты этого фенотипа, не пропорциональное их различиям в возрасте. Так, по сравнению с молодняком в возрасте 4,1 мес., увеличение частоты спокойного фенотипа при тестировании «в группе» у свиноматок младшего поколения (в возрасте 10,4 мес.)

Таблица 1. Изменчивость реакции удаления от человека у мини-свиней в разной среде этологических тестирований

Пол, возраст (n)	Среда тестов		Частные распределения (%) фенотипов по классам реакции удаления			За одно тестирование	За тесты I и II
	Пищевая депривация, ч	Социальный контекст	3	1 или 2	0	$\bar{X} \pm s_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm s_{\bar{x}}$ CV $\pm s_{CV}$, %
Ремонтное поголовье							
Самки, 1,5 мес. (53)	14–16	В группе	47,2	17,0	35,8	1,6 \pm 0,19	1,1 \pm 0,13
	2		15,1	7,5	77,4	0,6 \pm 0,15	123,4 \pm 11,98
	14–16	Индивидуально	20,8	9,4	69,8	0,8 \pm 0,17	0,7 \pm 0,12
	2		20,8	5,7	73,6	0,7 \pm 0,17	175,9 \pm 17,08
	Эффект среды: $\Delta(1-4)^1$		26,4**	11,3	–37,8**	0,9***	0,4*
Самцы, 1,5 мес. (55)	14–16	В группе	54,5	9,1	36,4	1,8 \pm 0,19	1,3 \pm 0,14
	2		21,8	12,7	65,5	0,8 \pm 0,17	109,1 \pm 10,39
	14–16	Индивидуально	25,5	9,1	65,5	0,9 \pm 0,18	0,8 \pm 0,12
	2		21,8	12,7	65,5	0,8 \pm 0,17	157,2 \pm 14,98
	Эффект среды: $\Delta(1-4)$		32,7**	–3,6	–29,1**	1,0***	0,5*
Самки и самцы, 1,5 мес. (108)	14–16	В группе	50,9	13,0	36,1	1,7 \pm 0,14	1,2 \pm 0,09
	2		18,5	10,2	71,3	0,7 \pm 0,11	115,8 \pm 7,88
	14–16	Индивидуально	23,1	9,3	67,6	0,8 \pm 0,12	0,8 \pm 0,08
	2		21,3	9,3	69,4	0,7 \pm 0,12	155,2 \pm 10,56
	Эффект среды: $\Delta(1-4)$		29,6**	3,7	–33,3**	1,0***	0,4**
Самки, 4,1 мес. (27)	14–16	В группе	44,4	22,2	33,3	1,7 \pm 0,26	1,4 \pm 0,18
	2		25,9	29,6	44,4	1,1 \pm 0,24	94,6 \pm 9,10
	14–16	Индивидуально	37,0	25,9	37,0	1,4 \pm 0,26	1,0 \pm 0,18
	2		18,5	7,4	74,1	0,6 \pm 0,23	131,7 \pm 12,68
	Эффект среды: $\Delta(1-4)$		25,9*	14,8	–40,8**	1,1**	0,4
Самцы, 4,1 мес. (23)	14–16	В группе	34,8	13,0	52,2	1,2 \pm 0,29	1,3 \pm 0,20
	2		30,4	21,7	47,8	1,3 \pm 0,28	105,6 \pm 11,01
	14–16	Индивидуально	21,7	39,1	39,1	1,1 \pm 0,24	0,9 \pm 0,18
	2		21,7	0,0	78,3	0,7 \pm 0,26	135,8 \pm 14,16
	Эффект среды: $\Delta(1-4)$		13,1	13,0	–26,1*	0,5	0,4
Самки и самцы, 4,1 мес. (50)	14–16	В группе	40,0	18,0	42,0	1,5 \pm 0,20	1,3 \pm 0,13
	2		28,0	26,0	46,0	1,2 \pm 0,18	103,3 \pm 7,31
	14–16	Индивидуально	30,0	32,0	38,0	1,3 \pm 0,18	1,0 \pm 0,13
	2		20,0	4,0	76,0	0,6 \pm 0,17	127,1 \pm 8,99
	Эффект среды: $\Delta(1-4)$		20,0*	14,0	–34,0**	0,9***	0,3
Самки и самцы, 1,5 и 4,1 мес. (158)	14–16	В группе	47,5	14,6	38,0	1,6 \pm 0,11	1,2 \pm 0,08
	2		21,5	15,2	63,3	0,9 \pm 0,10	114,6 \pm 4,53
	14–16	Индивидуально	25,3	16,5	58,2	1,0 \pm 0,10	0,8 \pm 0,07
	2		20,9	7,6	71,5	0,7 \pm 0,10	156,5 \pm 6,23
	Эффект среды: $\Delta(1-4)$		26,6**	7,0	–33,5**	0,9***	0,4***
Отселектированное поголовье							
Самки, 10,4 мес. (28)	14–16	В группе	82,1	14,3	3,6	2,6 \pm 0,16	2,5 \pm 0,13
	2		67,9	21,4	10,7	2,3 \pm 0,21	39,6 \pm 3,74
	14–16	Индивидуально	71,4	17,9	10,7	2,4 \pm 0,20	2,3 \pm 0,15
	2		67,9	14,3	17,9	2,2 \pm 0,23	49,7 \pm 4,70
	Эффект среды: $\Delta(1-4)$		14,2	0,0	–14,3	0,4	0,2

Окончание таблицы 1.

Пол, возраст (n)	Среда тестов		Частные распределения (%) фенотипов по классам реакции удаления			За одно тестирование	За тесты I и II
	Пищевая депривация, ч	Социальный контекст	3	1 или 2	0	$\bar{X} \pm s_{\bar{X}}$	$\bar{X} \pm s_{\bar{X}}$ CV $\pm s_{CV}$, %
Самки, 22,5 мес. (22)	14–16	В группе	50,0	9,1	40,9	1,6 \pm 0,31	1,6 \pm 0,21
	2		40,9	31,8	27,3	1,6 \pm 0,28	85,6 \pm 9,13
	14–16	Индивидуально	68,2	22,7	9,1	2,3 \pm 0,23	2,0 \pm 0,19
	2		40,9	27,3	31,8	1,6 \pm 0,28	62,4 \pm 6,65
	Эффект среды: $\Delta(1-4)$		9,1	–18,2	9,1	0,0	–0,4
По всем самкам (50)	14–16	В группе	68,0	12,0	20,0	2,2 \pm 0,18	2,1 \pm 0,12
	2		56,0	26,0	18,0	2,0 \pm 0,17	59,3 \pm 4,19
	14–16	Индивидуально	70,0	20,0	10,0	2,4 \pm 0,15	2,2 \pm 0,12
	2		56,0	20,0	24,0	2,0 \pm 0,18	54,3 \pm 3,84
	Эффект среды: $\Delta(1-4)$		12,0	–8,0	–4,0	0,2	–0,1

¹ Эффект среды, включающий комплементарное действие пищевой мотивации и эмоционального стресса изоляции на оборонительное поведение, оценивали разностью параметров распределений, обнаруженных в первом и четвертом тестированиях. *n* – объем выборки; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

составило 42,1 % ($p < 0,05$), а у свиноматок старшего поколения (в возрасте 22,5 мес.) – 10,0 % ($p > 0,05$) и уже 29,5 % ($p < 0,05$) при тестировании «индивидуально».

Причиной резкого прироста частоты спокойного фенотипа у свиноматок младшего поколения является косвенный отбор таких особей действием проводившейся только среди них селекции по репродуктивным качествам. Другим интересным результатом возрастных изменений поведения оказывается смена знака разности между частотами крайних (спокойного и трусливого) фенотипов: с отрицательного у ремонтного молодняка на положительный у свиноматок обоих поколений.

Социальная изоляция достоверно влияла на проявление реакции удаления у ремонтных самок и самцов в обоих возрастах (табл. 2, комплексы I, Ia). В возрасте 1,5 мес. средний балл этой реакции снизился в тесте II, по сравнению с тестом I, у самок – на 36,4 % ($p < 0,05$) и у самцов – на 38,5 % ($p < 0,05$). Однако в возрасте 4,1 мес. сходное снижение среднего балла на 28,6 и 30,8 % соответственно было недостоверным, возможно, из-за меньшей численности животных. Социальная изоляция не влияла на экспрессивность реакции удаления у свиноматок обоих поколений.

Эмоциональный стресс изоляции достоверно усиливает изменчивость реакции удаления у мини-свиней. Так, по сравнению с «фоновой» вариацией этой реакции при тестировании «в группе» (CV в пределах 95–120 %), ее коэффициент вариации в тесте II увеличился у самок и самцов в возрасте 1,5 мес. в среднем на 34,0 % ($p < 0,01$) и в 4,1 мес. – на 23,0 % ($p < 0,05$). Увеличение объема выборки при объединении поросят двух поколений не снижает вариабельность реакции удаления.

Влияние пищевой мотивации. Снижение пищевой мотивации во втором тестировании, по сравнению с первым, достоверно влияет на изменчивость и на распределение частот фенотипов реакции удаления у самок ($I = 19,9$;

$d.f. = 2$; $p < 0,001$) и самцов ($I = 13,0$; $d.f. = 2$; $p < 0,01$) в возрасте 1,5 мес. (табл. 2, комплекс Ig). Более того, простое действие этого фактора оказывается равносильным его комбинированному со стрессом изоляции влиянию: средняя величина реакции удаления у поросят не изменяется со второго по четвертое тестирование (табл. 1). Однако начиная с возраста 4,1 мес. изменчивость этой реакции у самок и самцов уже не зависит от простого действия ($F(1/98) = 0,80$; $p > 0,05$) пищевой мотивации. Тем не менее она достоверно зависит от ее комбинированного со стрессом изоляции действия при третьем и четвертом тестированиях (табл. 2, комплекс Id).

Поведение свиноматок обоих возрастов не зависит от простого действия ($F(1/98) = 0,57$; $p > 0,05$) пищевой мотивации и с пограничной достоверностью ($F(1/98) = 3,28$; $p = 0,073$) зависит от ее комбинированного с изоляцией действия.

У мини-свиней, так же как и у других видов животных, регуляторное влияние пищевой мотивации отрицательно взаимосвязано с вызываемыми им направленными и обратимыми изменениями в проявлении реакции удаления (Козловская, 1974; Ланкин, 1997, 2013). Бисериальный коэффициент корреляции между уровнем пищевой мотивации и баллом этой реакции в каждом из четырех тестирований у поросят в возрасте 1,5 мес. был равен 0,658 ($p < 0,05$; $N = 12$) и в 4,1 мес. 0,671 ($p < 0,05$; $N = 12$). Эта закономерная регуляторная взаимосвязь максимально выражена 0,951 ($p < 0,001$; $N = 12$) у всех поросят при первом и четвертом тестированиях, однако с возрастом становится недостоверной 0,455 ($p > 0,05$; $N = 12$) у свиноматок.

Влияние взаимодействия «генотип–пищевая мотивация». Частные распределения частот фенотипов реакции удаления при первом и четвертом тестированиях различались между собой у самок ($I = 16,1$; $d.f. = 2$; $p < 0,001$) и самцов ($I = 13,0$; $d.f. = 2$; $p < 0,01$) в возрасте

Таблица 2. Факторы изменчивости реакции удаления от человека у мини-свиней

Факторы вариации	Степени свободы	Средний квадрат	Сила влияния, %	F	p
I. Изменчивость индивидуальных отметок реакции удаления. Самки и самцы в возрасте 1,5 мес.					
1. Генотип хряка	2	41,31	10,8	26,62	0,001
2. Пол	1	3,18	0,4	2,05	нд
3. Социальная изоляция	1	9,52	1,2	6,13	0,050
Ошибка	420	1,55	85,1	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	11	9,55	13,7	6,15	0,001
Ia. Самки и самцы в возрасте 4,1 мес.					
1. Пол	1	1,22	0,4	0,71	нд
2. Социальная изоляция	1	7,20	2,1	4,19	0,042
Ошибка	196	1,72	97,6	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	3	2,83	2,4	1,63	нд
Iб. Самки и самцы в возрасте 1,5 и 4,1 мес.					
1. Пол	1	0,58	0,0	0,36	нд
2. Возраст	1	1,11	0,1	0,68	нд
3. Социальная изоляция	1	19,67	1,8	12,10	0,001
4. Тип окраски	3	10,89	2,9	6,70	0,001
Взаимодействие: 2 × 4	3	9,17	2,5	5,64	0,001
Ошибка	600	1,63	87,5	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	31	3,40	9,5	2,09	0,001
Iв. Свиноматки двух поколений					
1. Возраст (= селекционное поколение)	1	8,72	3,0	6,79	0,010
3. Социальная изоляция	1	0,33	0,1	0,26	нд
2. Тип окраски	3	7,65	7,8	5,95	0,001
Ошибка	184	1,28	80,1	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	15	3,01	15,3	2,35	0,050
Iг. Самки и самцы в возрасте 1,5 мес.					
1. Пол	1	2,72	0,7	1,60	нд
2. Пищевая мотивация	1	53,04	12,8	31,28	0,001
Ошибка	212	1,70	86,6	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	3	55,80	13,4	18,60	0,001
Ид. Самки и самцы в возрасте 4,1 мес.					
1. Пол	1	0,70	0,4	0,45	нд
2. Пищевая мотивация + стресс изоляции	1	9,70	6,1	6,29	0,014
Ошибка	96	1,54	92,5	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	3	3,77	7,1	2,45	нд
Iе. Самки и самцы в возрасте 1,5 мес.					
1. Генотип хряка ¹	1	2,92	0,7	1,80	нд
2. Тип окраски	3	3,22	2,3	1,99	нд
Взаимодействие: 1 × 2	3	7,32	5,3	4,51	0,004
Ошибка	208	1,62	81,3	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	7	4,93	8,3	3,04	0,010
II. Межгрупповое разнообразие частот фенотипов двух крайних классов реакции удаления. Самки и самцы в возрасте 1,5 мес.					
1. «Средний генотип»	1	838,34	21,6	111,51	0,001
2. Среда 1-го и 4-го тестирований	1	11,02	0,3	1,47	нд
Взаимодействие: 1 × 2	1	2973,60	76,6	395,51	0,001
Ошибка	8	7,52	1,5	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	3	1 274,32	98,4	169,46	0,001

Окончание таблицы 2.

Факторы вариации	Степени свободы	Средний квадрат	Сила влияния, %	F	p
IIa. Самки и самцы в возрасте 4,1 мес.					
1. «Средний генотип»	1	2 596,02	50,8	86,85	0,001
2. Среда 1-го и 4-го тестирований	1	146,30	2,9	4,89	0,058
Взаимодействие: 1 × 2	1	2 130,67	41,7	71,28	0,001
Ошибка	8	29,89	4,7	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	3	1 624,33	95,3	54,34	0,010
IIб. Самки и самцы в возрасте 1,5 и 4,1 мес.					
1. «Средний генотип»	1	3 192,43	35,5	170,67	0,001
2. Возраст	1	0,17	0,0	0,01	нд
3. Среда 1-го и 4-го тестирований	1	118,82	1,3	6,35	0,050
Взаимодействие: 1 × 2	1	241,93	2,7	12,93	0,010
1 × 3	1	5 069,23	56,4	271,00	0,001
Ошибка	16	18,71	3,3	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	7	1 242,30	96,7	66,40	0,001
IIв. Свиноматки двух поколений					
1. «Средний генотип»	1	4 282,74	69,2	20,39	0,010
2. Среда 1-го и 4-го тестирований	1	56,77	0,9	0,27	нд
Взаимодействие: 1 × 2	1	165,02	2,7	0,79	нд
Ошибка	8	210,01	27,2	нет	нет
Суммарное факториальное влияние	3	1 501,51	72,8	7,15	0,050

¹ Из-за отсутствия у потомков белой окраски отцов с трусливым фенотипом (0 отметок), градации по хрякам трусливого и промежуточного (1 или 2 отметки) фенотипов были объединены. Недостоверные взаимодействия факторов опущены. Силу влияния оценивали по Плохинскому; нд – недостоверно.

1,5 мес., у самок ($I = 9,5$; $d.f. = 2$; $p < 0,01$) и самцов ($I = 7,9$; $d.f. = 2$; $p < 0,05$) в возрасте 4,1 мес. и достоверно не различались у свиноматок в обоих возрастах (табл. 1). Так же, как у нормальных продуктивных свиней, у молодняка мини-свиней усиление пищевого возбуждения при первом тестировании повышает частоту спокойного фенотипа до максимального значения и снижает частоту трусливого фенотипа до минимального значения (Ланкин, 2013). Действие сниженного пищевого возбуждения было противоположным.

Достоверную зависимость представленных изменений реакции удаления у ремонтного молодняка от влияния взаимодействия «генотип – пищевая мотивация» доказывают результаты дисперсионного анализа (табл. 2, комплексы II, IIa). Относительный вклад (сила влияния) данного взаимодействия в общую фенотипическую изменчивость этой реакции был максимальным (76,6 %) у поросят в возрасте 1,5 мес., затем снизился до 41,7 % к 4,1 мес. и стал недостоверным у свиноматок обоих возрастов (табл. 2, комплекс IIв). Снижение силы влияния данного взаимодействия совпадает с достоверным уменьшением в среднем более чем в 2 раза коэффициента вариации реакции удаления у свиноматок.

Повторяемость реакции удаления. Возрастное снижение влияния взаимодействия «генотип – пищевая мотивация» сопровождается увеличением более чем в 3 раза вкладов различий «средних генотипов» у особей

двух крайних классов реакции удаления (табл. 2, комплексы II–IIв). Этот факт предполагает возраст-зависимое увеличение повторяемости реакции удаления, тем не менее, оставшейся практически одинаковой у самок и самцов в возрасте 1,5 мес. – 0,527 ($p < 0,001$; $N = 108$), в 4,1 мес. – 0,490 ($p < 0,001$; $N = 50$) и 0,494 ($p < 0,001$; $N = 50$) у свиноматок обоих возрастов. Обнаруженные значения повторяемости указывают на постоянное низкое фенотипическое проявление (24–28 %) генотипических различий по реакции удаления от человека у мини-свиней разного возраста.

Влияние типа окраски. Разнообразие реакции удаления присутствует «внутри» каждого основного типа окраски (белая, черно-пестрая, черная, агути) у мини-свиней (табл. 3). Диапазон такой «внутриокрасочной» изменчивости не отличается от обнаруженного у объединенных по типу окраски мини-свиней. Оказывается также, что дискретное разнообразие четырех окрасочных фенотипов является достоверным фактором внутригрупповой изменчивости реакции удаления у мини-свиней разного возраста (табл. 2, комплексы Iб, в).

Тип окраски связан с разной реактивностью поросят к социальной изоляции, изменяющейся у них с возрастом (табл. 2, комплекс Iб). Так, у особей в возрасте 1,5 мес. стрессовая реакция на изоляцию была достоверно выраженной только у поросят белой окраски; у них средний балл реакции удаления при тестировании «индивидуаль-

Таблица 3. Изменчивость реакции удаления от человека у мини-свиней разных типов окраски

Тип окраски (число наблюдений) ¹	Тестирование	Частные распределения (%) фенотипов по классам реакции удаления			$\bar{X} \pm s_{\bar{X}}$	$CV \pm s_{CV}$
		3	1 или 2	0		
Ремонтное поголовье						
Самки самцы в возрасте 1,5 мес.						
Белая (102)	1-е и 2-е	44,1	15,7	40,2	$1,5 \pm 0,14$	$94,3 \pm 6,60$
	3-е и 4-е	28,4	13,7	57,8	$1,0 \pm 0,13$	$131,3 \pm 9,19$
Черно-пестрая (42)	1-е и 2-е	23,8	2,4	73,8	$0,7 \pm 0,20$	$185,1 \pm 20,18$
	3-е и 4-е	16,7	2,4	81,0	$0,5 \pm 0,17$	$220,3 \pm 24,02$
Черная (52)	1-е и 2-е	17,3	7,7	75,0	$0,6 \pm 0,16$	$192,3 \pm 18,85$
	3-е и 4-е	9,6	5,8	84,6	$0,3 \pm 0,13$	$312,4 \pm 30,63$
Агути (20)	1-е и 2-е	55,0	20,0	25,0	$2,0 \pm 0,29$	$64,8 \pm 10,25$
	3-е и 4-е	35,0	10,0	55,0	$1,2 \pm 0,32$	$119,2 \pm 18,86$
Самки самцы в возрасте 4,1 мес.						
Белая (46)	1-е и 2-е	43,5	19,6	36,9	$1,6 \pm 0,20$	$84,8 \pm 8,84$
	3-е и 4-е	21,7	30,4	47,8	$1,2 \pm 0,19$	$107,4 \pm 11,20$
Черно-пестрая (14)	1-е и 2-е	50,0	28,6	21,4	$2,0 \pm 0,33$	$61,7 \pm 11,66$
	3-е и 4-е	28,6	7,1	64,3	$0,9 \pm 0,37$	$153,8 \pm 29,07$
Черная (26)	1-е и 2-е	23,1	15,4	61,5	$0,9 \pm 0,25$	$141,7 \pm 19,65$
	3-е и 4-е	23,1	15,4	61,5	$0,8 \pm 0,25$	$159,4 \pm 22,11$
Агути (14)	1-е и 2-е	7,1	35,7	57,1	$0,7 \pm 0,27$	$144,3 \pm 27,28$
	3-е и 4-е	7,1	21,4	71,4	$0,5 \pm 0,25$	$187,0 \pm 35,35$
В среднем по самкам и самцам в возрасте 1,5 и 4,1 мес.						
Белая (148)	1-е и 2-е	43,9	16,9	39,2	$1,5 \pm 0,11$	$90,7 \pm 5,27$
	3-е и 4-е	26,4	18,9	54,7	$1,1 \pm 0,11$	$120,1 \pm 6,98$
Черно-пестрая (56)	1-е и 2-е	30,4	8,9	60,7	$1,1 \pm 0,18$	$125,5 \pm 11,86$
	3-е и 4-е	19,6	3,6	76,8	$0,6 \pm 0,16$	$199,9 \pm 18,89$
Черная (78)	1-е и 2-е	19,2	10,3	70,5	$0,7 \pm 0,14$	$167,4 \pm 13,40$
	3-е и 4-е	14,1	9,0	76,9	$0,5 \pm 0,12$	$206,6 \pm 16,54$
Агути (34)	1-е и 2-е	35,3	26,5	38,2	$1,4 \pm 0,23$	$82,4 \pm 9,99$
	3-е и 4-е	23,5	14,7	61,8	$0,9 \pm 0,22$	$143,1 \pm 17,35$
Отселектированное поголовье						
Самки в возрасте 10,4 мес. ²						
Белая (60)	с 1-го по 4-е	88,3	6,7	5,0	$2,7 \pm 0,10$	$28,8 \pm 2,63$
Черная (36)	- " -	50,0	33,3	16,7	$1,9 \pm 0,20$	$62,8 \pm 7,40$
Самки в возрасте 22,5 мес.						
Белая (36)	с1-го по 4-е	58,3	22,2	19,4	$2,1 \pm 0,20$	$58,5 \pm 6,89$
Черно-пестрая (16)	- " -	43,8	25,0	31,2	$1,6 \pm 0,34$	$85,3 \pm 15,08$
Черная (20)	- " -	60,0	10,0	30,0	$2,0 \pm 0,31$	$69,8 \pm 11,04$
Агути (16)	- " -	25,0	37,5	37,5	$1,1 \pm 0,30$	$109,5 \pm 19,36$
В среднем по всем самкам						
Белая (96)	с 1-го по 4-е	77,1	12,5	10,4	$2,5 \pm 0,10$	$40,6 \pm 2,93$
Черно-пестрая (24)	- " -	58,3	16,7	25,0	$1,9 \pm 0,28$	$71,0 \pm 10,25$
Черная (56)	- " -	53,6	25,0	21,4	$1,9 \pm 0,17$	$66,2 \pm 6,26$
Агути (24)	- " -	29,2	37,5	33,3	$1,2 \pm 0,25$	$102,1 \pm 14,74$

¹ Выборочные частоты и средние величины рассчитывали по объединенному числу отметок реакции удаления за указанные тестирования.

² Из-за малочисленности черно-пестрого и агути фенотипов распределение поведения у них не считали. Остальные объяснения см. в тексте.

но» снизился на 33,3 % ($p < 0,01$). В возрасте 4,1 мес. уже только поросята черно-пестрой окраски реагировали на стресс изоляции снижением у них величины этой реакции на 55,0 % ($p < 0,05$) от теста I к тесту II. При этом стресс изоляции также изменял частные распределения реакции удаления у поросят белой ($I = 6,9$; $d.f. = 2$; $p < 0,05$) и черно-пестрой ($I = 6,1$; $d.f. = 2$; $p < 0,05$) окрасок.

Представленные различия по реактивности к стрессу изоляции в полной мере сохраняются при объединении поросят двух возрастов. Выясняется также, что увеличение объема выборки не снижает вариабельность реакции удаления у поросят разной окраски. По сравнению с фоновой вариацией этой реакции «в группе» (CV 82–167 %), стресс изоляции усиливает ее «внутриокрасочную» вариабельность на 32,4 % ($p < 0,001$) у поросят белой, на 59,3 % ($p < 0,001$) у черно-пестрой и на 73,7 % ($p < 0,01$) у поросят агуты окрасок.

У мини-свиней дискретное разнообразие окрасок и классы фенотипов по реакции удаления достоверно взаимосвязаны. Коэффициент взаимной сопряженности между окраской и поведением при тестировании «в группе» у самок и самцов в возрасте 1,5 мес. равен 0,244 ($p < 0,001$), в 4,1 мес. – 0,230 ($p < 0,05$) и 0,216 ($p < 0,001$) – у свиноматок обоих возрастов. Стресс изоляции снижает величину этой межгрупповой корреляции у поросят в 1,5 мес. до 0,184 ($p < 0,01$) и уже до недостоверного значения, 0,164 ($p > 0,05$), у поросят в возрасте 4,1 мес.

Для выяснения природы обнаруженной взаимосвязи оценили влияние фактора «генотип хрюка» на изменчивость реакции удаления у поросят разных типов окраски при тестировании «в группе», исключая отмеченное действие на них стресса изоляции (табл. 2, комплекс Ie). Оказалось, что лежащие в основе таких межгрупповых связей различия по средней величине этой реакции не являются генетически обусловленными, а «внутриокрасочная» изменчивость этой реакции в силу ее высокой вариабельности не отличается у поросят разных типов окраски.

Обсуждение

Как и у других видов сельскохозяйственных животных, наследственный полиморфизм реакции удаления является типичным признаком мини-свиней ИЦиГ (Ланкин, Буиссу, 2001; Ланкин и др., 2007). Независимо от влияний среды диапазон изменчивости этой реакции включает два крайних класса контрастных поведенческих фенотипов у всех половозрастных групп этих животных.

Другой заметной особенностью разнообразия реакции удаления у мини-свиней является разнонаправленность внутригрупповых различий в концентрации крайних фенотипов у ремонтного молодняка и свиноматок. В отличие от первых, типичным для свиноматок оказывается более высокая, в среднем на 34–48 %, концентрация спокойного фенотипа, создаваемая косвенным действием селекции по репродуктивным качествам, положительно связанным с отсутствием страха к человеку у свиней (Hemsworth et al., 1989). Поведение мини-свиней спокойного фенотипа отличает ряд селекционно желательных адаптивных признаков (отсутствие страха к человеку, толерантность к хендлингу, резистентность к социальной изоляции), ге-

нетически взаимосвязанных со сниженной реактивностью гипоталамико-надпочечниковой системы к стрессовым воздействиям (Ланкин, 1999; Veenema et al., 2003). Все это указывает на целесообразность отбора мини-свиней спокойного фенотипа для решения актуальной задачи селекционного создания генетически «добронравных» и стрессоустойчивых лабораторных линий этих животных (Kohn et al., 2009; Тихонов, 2010; Станкова, Капанадзе, 2012).

Необходимым условием для использования отмеченных признаков поведения в селекции является их достаточное аддитивное генетическое разнообразие (Фолкнер, 1985). Однако обнаруженная величина вкладов генотипов хрюков (10,8 %) предполагает низкую наследуемость реакции удаления у мини-свиней ИЦиГ, недостаточную для эффективной селекции. К такому же выводу приводят низкие значения наследуемости (8,9–21,6 %) реакции на хендлинг у геттингенских мини-свиней, родственных мини-свиньям ИЦиГ (Капанадзе, Ашуев, 2007; Kohn et al., 2009). По мнению авторов, причиной низкой наследуемости является преобладание вкладов среды, маскирующих проявление генотипических различий в поведении у животных. Очевидно, что решению задачи объективного описания фенотипического разнообразия поведения по отношению к человеку должно предшествовать изучение факторов его средовой вариации у мини-свиней ИЦиГ.

Пол и возраст достоверно не влияли на реакцию удаления у ремонтных самок и самцов в период до возраста 4 мес. (см. табл. 1, 2). Отсутствие влияния пола на эмоциональное поведение в тесте «открытого поля» у мини-свиней этого возраста уже было показано ранее (Kulikov et al., 2014). Более необычным, по сравнению со свиньями заводских линий, оказывается отсутствие возрастных адаптивных изменений в поведении у ремонтного молодняка. Типичным для первых является увеличение к возрасту 5 мес. концентрации спокойного фенотипа, направляемое усилением пищевой мотивации, линейно связанной у них с возрастным увеличением скорости роста (Bigelow, Houpt, 1988; Ланкин и др., 2007). Однако скорость роста и пищевая мотивация у мини-свиней не изменяются от рождения и до возраста 13 мес. (Simianer, Kohn, 2010). Одним из следствий такого постоянства пищевой мотивации, регуляторно отрицательно связанной с проявлением страха к человеку у мини-свиней, оказывается отсутствие влияния возраста на поведение у поросят.

Возрастное угашение реакции страха к человеку у свиноматок также не зависит от влияний пищевой мотивации (см. табл. 2). Обнаруженная у свиноматок старшего поколения низкая скорость увеличения концентрации спокойного фенотипа показывает, что причиной «медленного» формирования у них адаптивного поведения, как и у геттингенских мини-свиней, является привыкание к контактам с человеком (Tsutsumi et al., 2001). Фактором «быстрого» возрастного формирования адаптивного поведения у свиноматок оказывается косвенный отбор особей спокойного фенотипа, вызвавший «скачкообразное» увеличение его концентрации. Таким образом, в согласии с нашим первым предположением (см. введение), пищевая мотивация не участвует в возрастных изменениях реакции удаления у мини-свиней ИЦиГ.

В отличие от нашего второго предположения, селекционное уменьшение пищевой мотивации, снижающейся пропорционально уменьшению живой массы у отбираемых по этому признаку животных (Roberts, 1981; Simianer et al., 2010), не привело к отмене ее регуляторных влияний на оборонительное поведение у мини-свиней ИЦиГ. Относительный вклад пищевой мотивации в общую фенотипическую изменчивость реакции удаления был максимальным (12,8 %) у поросят в возрасте 1,5 мес., снизился в 2,1 раза к возрасту 4,1 мес. и стал недостоверным у свиноматок (см. табл. 2). Естественно предположить, что причиной прогрессирующего снижения силы влияния пищевой мотивации является привыкание мини-свиней к ее регулярным циркадным колебаниям, создаваемым режимом кормления. Действительно, пищевая депривация достоверно влияла на проявление реакции удаления у поросят только через 2 нед после отъема от матерей, с еще незакрепленными у них навыками пищевого поведения. Образование у поросят к возрасту 4,1 мес. устойчивого паттерна пищевого поведения, функционально автономного от внешних/внутренних раздражителей (Хайнд, 1975), привело к отмене у них поведенческой реакции на простое действие пищевой депривации и проявлению такой реакции только на ее комбинированное со стрессом изоляции действие, также затем «затухающей» у свиноматок.

Как и у свиней заводских линий, основным источником средовой вариации реакции удаления у мини-свиней служит взаимодействие «генотип–пищевая мотивация», индуцируемое неустраняемыми регуляторными влияниями пищевой мотивации (см. табл. 2) (Ланкин, 2013). Общим неблагоприятным результатом действия этих двух доминирующих по силе влияния факторов оказывается высокая фоновая вариабельность (CV 95–120 %) реакции удаления, существенно усиливаемая стрессом изоляции у мини-свиней (см. табл. 1, 3). Это означает, что действие на реакцию удаления других факторов (пол, возраст, тип окраски и др.), может искажаться (смещаться) векторизованными влияниями доминирующих факторов среды или, в частности, остаться незамеченным. Значительная вариабельность оказывается также характерной для популяционного разнообразия оборонительной реакции в тесте «на перчатку» (CV 135–436 %) у норок и соболей (Трапезов и др., 2008).

Примером, иллюстрирующим необходимость снижения высокой средовой (модификационной) вариабельности реакции удаления, служит анализ природы ее взаимосвязи с типом окраски. Обнаруженное при этом недостоверное влияние генотипов хряков на «внутриокрасочную» изменчивость реакции удаления у потомков предполагает отсутствие генетической связи этой реакции с окраской у мини-свиней, тем не менее показанной для других видов животных (Wilcock, 1969; Трут и др., 2000; Трапезов и др., 2008). Этому предположению также противоречит ранее установленное достоверное влияние генотипов хряков на внутригрупповую изменчивость реакции удаления (см. табл. 2, комплекс I). Вероятным объяснением противоречия служит высокая вариабельность этой реакции «внутри» окрасочных типов свиней, маскирующая действие генотипов отцов (см. табл. 3). Очевидно, для выявления возможных слабых плейотропных эффектов генов окраски

на реакцию удаления оказывается необходимым предварительно снизить отмеченные неблагоприятные влияния модификационной изменчивости этой реакции.

Таким образом, результаты работы впервые дают качественное и количественное описание внутри- и межгруппового разнообразия реакции удаления от человека, дополненное детальным анализом действия различных факторов ее изменчивости у мини-свиней ИЦиГ. Наследственный полиморфизм этой реакции формируется у мини-свиней в возрасте 1,5 мес. и не изменяется до полового созревания, что указывает на достаточность его однократного определения в этот период. Селекция на низкую живую массу не отменяет регуляторных влияний пищевой мотивации и взаимодействия «генотип–пищевая мотивация», определяющего в среднем более 50 % общей изменчивости поведения по отношению к человеку у мини-свиней (см. табл. 2, комплекс Пб). Такое превалирование средовых влияний существенно обесценивает использование известных методов определения этого поведения на одном уровне пищевого возбуждения у разных видов животных (Forkman et al., 2007), для проведения объективных этологических и генетических исследований. Сделан вывод, что необходимыми условиями для развития исследований по генетике пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку являются минимизация неблагоприятных влияний модификационной изменчивости и повышение точности метода определения этого селективно-значимого поведения у мини-свиней ИЦиГ.

Благодарности

Работа выполнена на базе ЦКП «Генофонды пушных и сельскохозяйственных животных» на средства федерального бюджета, выделенные на выполнение государственного задания. Бюджетный проект ИЦиГ СО РАН: VI.53.2.1.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Ашуев Ж.А., Кулаков А.А., Капаназе Г.Д. Использование мини-свиней в экспериментальной дентальной имплантации. Биомедицина. 2007;6: 81-88.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991.
- Капаназе Г.Д., Ашуев Ж.А. Светлогорская популяция мини-свиней. Биомедицина. 2007;6:70-80.
- Козловская М.М. Выявление психотропной активности на модели экспериментально вызванных сдвигов эмоционального состояния. Нейрофармакологическая регуляция системных процессов. Л.: Наука, 1974.
- Ланкин В.С. Доместикационное поведение овец. Генетика. 1997; 33(8):1119-1125.
- Ланкин В.С. Доместикационное поведение овец. Роль полиморфизма поведения в регуляции стрессовых реакций. Генетика. 1999;35(8):1109-1117.
- Ланкин В.С., Буиссу М.Ф. Факторы изменчивости доместикационного поведения у животных продуктивных видов. Генетика. 2001;37(7):947-961.
- Ланкин В.С., Буиссу М.Ф., Навю Ж., Бурлот Т., Сигнорет Ж.П. Факторы изменчивости доместикационного поведения свиней специализированных линий. С.-х. биология. 2007;4:34-52.
- Ланкин В.С. Генотипическая и модификационная изменчивость пассивно-оборонительного поведения домашних свиней по

- отношению к человеку. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013;17(3):452-468.
- Никитин С.В., Князев С.П., Шатохин К.С. Миниатюрные свиньи ИЦИГ – модельный объект для изучения формообразовательного процесса. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014; 18(2):279-293.
- Станкова Н.В., Капанадзе Г.Д. Селекционно-генетическая и экспериментальная работа с мини-свиньями светлогорской популяции. Биомедицина. 2012;1:49-53.
- Тихонов В.Н. Лабораторные мини-свиньи. Новосибирск, 2010.
- Трапезов О.В., Трапезова Л.И., Сергеев Е.Г. Влияние мутаций, затрагивающих окраску меха, на поведенческий полиморфизм в промышленных популяциях американской норки (*Mustela vison Schreber*, 1777) и соболя (*Martes zibellina Linnaeus*, 1758). Генетика. 2008;44(8):516-523.
- Трут Л.Н., Плюснина И.З., Прасолова Л.А. Мутации *hooded* и *nonagouti* у серых крыс (*Rattus norvegicus*): эффекты отбора по поведению и фотопериода. Генетика. 2000;30(6):813-822.
- Фолкнер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат, 1985.
- Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975.
- Шатохин К.С., Запорожец В.И., Гончаренко Г.М., Никитин С.В. Характеристика миниатюрных свиней по экстерьерным и поведенческим показателям. Сиб. вестн. с.-х. науки. 2013;4:32-36.
- Bigelow J.A., Houpt T.R. Feeding and drinking patterns in young pigs. *Physiol. Behav.* 1988;43:99-109.
- Christoffersen B., Golozubova V., Pacini G., Svendsen O., Raun K. The young Gottingen minipig as a model of Childhood and adolescent obesity: influence of diet and gender. *Obesity*. 2013;21(1): 149-158. DOI: 1038/oby.2012.176
- Forkman B., Boissy A., Meunier-Slaun M.-C., Canali E., Jones R.B. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiol. Behav.* 2007;92:340-374. DOI: 10.1016/j.physbeh. 2007.03.016
- Hemsworth P.H., Barnett J.L., Coleman G.J., Hansen C.H. A study of the relationships between the attitudinal and behavioural profiles of stockpersons and the level of fear of humans and reproductive performance of commercial pigs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 1989;23: 301-314.
- Kohn F., Sharifi A.R., Simianer H. Genetic analysis of reactivity to humans in Gottingen minipigs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2009;120:68-75. DOI: 10.1016/j.applanim.2009.05.006
- Kulikov V.A., Khostskin N.V., Nikitin S.V., Lankin V.S., Kulikov A.V., Trapezov O.V. Application of 3-D imagins sensor for tracking minipigs in the open field test. *J. Neurosci. Meth.* 2014;235:219-225.
- Lind N.M., Arnfred S.M., Hemmingsen R.P., Hansen A.R., Jensen K.H. Open field behaviour and reaction to novelty in Gottingen minipigs: effects of amphetamine and haloperidol. *Scand. J. Lab. Anim. Sci.* 2005;32(2):103-110.
- Rauw W.M., Kanis E., Noordhuizen-Stassen E.N., Grommers F.J. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livestock Prod. Sci.* 1998;56:15-33. DOI: 10.1016/S0301-6226(98)00147-X
- Roberts R.S. The growth of mice selected for large and small size in relation to food intake and for efficiency of conversion. *Genet. Res. Camb.* 1981;38:9-24.
- Simianer H., Kohn F. Genetic management of the Gottingen minipig population. *J. Pharmacol. Toxicol. Meth.* 2010;62:221-226. DOI: 10.1016/j.vascn.2010.05.004
- Sondergaard L.V., Jensen K.H., Hemmingsen R., Hansen A.K., Lind N.M. Characterisation of spontaneous behaviour in Gottingen minipigs in the homepen. *Scand. J. Lab. Anim. Sci.* 2007;34(2): 91-103.
- Sondergaard L.V., Herskin M.S., Iadecola J., Holm I.E., Dagnes-Hansen F. Effect of genetic homogeneity on behavioural variability in an object recognition test in cloned Gottingen minipigs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2012;141:20-24.
- Tanida H., Nagana Y. The ability of miniature pigs to discriminate between a stranger and their familiar handler. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 1998;56:149-159.
- Tsutsumi H., Morikawa N., Niki R., Tanigawa M. Acclimatization and response of minipigs toward humans. *Lab. Anim.* 2001;35:236-241. DOI: 10.1258/0023677011911688
- Veenema A.H., Meijer O.C., Kloet E.R., Koolhaas J.M. Genetic selection for coping style predicts stressor susceptibility. *J. Neuroendocrinol.* 2003;15:256-267.
- Wilcock J. Gene action and behavior: an evaluation of major gene pleiotropism. *Psychol. Bull.* 1969;72(1):1-29.