УДК 636.4:636.066

ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ И МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАССИВНО-ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ДОМАШНИХ СВИНЕЙ ПО ОТНОШЕНИЮ К ЧЕЛОВЕКУ

© 2013 г. В.С. Ланкин

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: lankin@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 11 июня 2013 г. Принята к публикации 10 июля 2013 г.

Проведено сравнительное изучение роли пищевой мотивации в регуляции проявления и изменчивости пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку у свиней специализированных кросс-бредных линий: отцовской европейской лакони и уникальной материнской китайско-европейской тиамеслан. Установлено, что взаимодействие «генотип–пищевая мотивация» является неотделимым от условий этологических тестов фактором средовой изменчивости этого поведения. Вклад данного взаимодействия представляет в среднем 60 % общей фенотипической вариации пассивно-оборонительного поведения у свиней обеих линий. Предложен комплексный подход к минимизации влияния модификационной изменчивости этого адаптивного поведения, адекватно описывающий его наследственное разнообразие у сельскохозяйственных животных.

Ключевые слова: свиньи, взаимодействие «генотип–среда», реакция удаления от человека, фенотипическая изменчивость, генотипические и средовые различия.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку у сельскохозяйственных животных отмечена в ряде критических обзоров (Boissy *et al.*, 2005; Waiblinger *et al.*, 2006; Forkman *et al.*, 2007). Приведенные в них замечания направлены главным образом на совершенствование методов определения его межиндивидуальных (генотипических) различий, изучению которых посвящено большинство этологических работ. Значительно меньше известно о двух других компонентах общей фенотипической изменчивости этого поведения:

$$P = G + E + GE,$$

создаваемых влияниями среды (E) и взаимодействия «генотип–среда» (GE) (Фолкнер, 1985; Boissy *et al.*, 2005). Тем не менее становится понятным, что при отсутствии отбора по поведению относительный вклад различий между генотипами (G) в наблюдаемую изменчивость

сложных поведенческих признаков составляет в среднем не более 35 % и не превышает среднего вклада взаимодействия GE (Valdar *et al.*, 2006; Bell *et al.*, 2009). Обычной причиной взаимодействия GE являются различия в средовой чувствительности у отличающихся по генотипу особей, проявляющиеся в их разной фенотипической реакции на изменения в среде (Фолкнер, 1985). Как следствие, остающаяся актуальной задача адекватного описания генотипической изменчивости пассивно-оборонительного поведения оказывается тесно связанной с необходимостью выявления факторов среды, индуцирующих взаимодействие GE в генетически гетерогенных популяциях продуктивных животных. Другим необходимым условием для обнаружения взаимодействия GE является сравнительное изучение реакции на факторы среды у наследственно отличающихся по свойствам этого поведения особей, представленных, в частности, трусливым «диким» и спокойным «доместикационным» фенотипами у разных видов сельскохозяйствен-

ных животных (Стакан и др., 1976; Price, 1998; Ланкин, Буиссу, 2001).

Вместе с тем показанное на лабораторных животных постоянное присутствие взаимодействия GE предполагает существование остающегося скрытым фактора(-ов) среды, вызывающих систематическую вариацию признаков поведения, в том числе пассивно-оборонительного по отношению к человеку (Wahlsten *et al.*, 2003a, b). Возможно, что ведущая роль в формировании средовой вариации этого поведения, главным компонентом которого является мотивированная страхом эмоциональная реакция избегания/удаления от незнакомого человека у животных, принадлежит пищевому поведению и реактивности к стрессам (Ланкин, 1996, 1997; Rejala *et al.*, 1997; Veenema *et al.*, 2003). Действительно, различия в реакции удаления, пищевом поведении и реактивности гипоталамо-гипофизарно-адренкортикальной системы входят в типичный набор скоррелированных признаков, отличающих «дикий» и доместикационный фенотипы у разных видов животных (Ланкин, 1996, 2000; Ланкин, Буиссу, 2001; Reale *et al.*, 2007; Moretz *et al.*, 2007). Выполняющаяся при этом устойчивая интеграция оборонительного и пищевого поведений определяется гипоталамическим механизмом регуляции их фенотипической экспрессии, включающим отрицательное взаимодействие мотиваций этих поведений, чувствительных к средовой стимуляции (Козловская, 1974; Аршавский, Ротенберг, 1993). Известно также, что эмоциональный стресс не только усиливает проявление неофобных реакций, но и подавляет пищевое возбуждение (аппетит) у животных, имеющее широкий диапазон (h^2 в пределах от 0,13 до 0,62) генетической изменчивости (Rothschild, Ruvinsky, 1998; Adam, Epel, 2007). Поэтому уместно считать, что взаимодействие между генотипом и пищевым возбуждением/мотивацией у наследственно отличающихся по чувствительности к изменениям ее уровня животных может представлять постоянный источник средовой вариации пассивно-оборонительного поведения, неотделимый от условий этологических тестов. Неучитываемые влияния взаимодействия «генотип–пищевая мотивация», дополняемые действием эмоционального стресса (контактов с незнакомым человеком,

социальной изоляции) на животных при тестировании, могут вести к появлению смещенных оценок признаков мотивированного страхом поведения, их низкой повторяемости и вариабельности характера наследования (Фолкнер, 1985; Wahlsten *et al.*, 2003b; Bell *et al.*, 2009). Другим неблагоприятным следствием такого взаимодействия может быть образование специфичной для среды этологических тестов изменчивости модифицированных вариантов (фенокопий) генетически детерминированных фенотипов реакции удаления, способной маскировать фенотипическое проявление ее генотипического разнообразия.

Как было отмечено, для обнаружения взаимодействия «генотип–пищевая мотивация» требуются измерения реакции удаления у контрастных поведенческих фенотипов не менее чем в двух средах, разных по уровню пищевого возбуждения животных. Однако обычным для этологических методов является определение оборонительного реагирования на человека у разных видов животных на одном уровне пищевого возбуждения, не учитывающее влияние этого фактора (Waiblinger *et al.*, 2006; Forkman *et al.*, 2007). Возможно также, что по сравнению с лабораторными животными предполагаемый эффект взаимодействия «генотип–пищевая мотивация» должен быть более выраженным у сельскохозяйственных животных с наследственно усиленным у них в процессе селекции по продуктивности потреблением корма (аппетитом) (Holmes, Hastings, 1995). В связи с этим особый интерес представляет изучение факторов вариации реакции удаления у свиней, превосходящих другие виды в 15–20 раз по интенсивности роста, линейно связанной у них со скоростью поедания корма (Bigelow, Houpt, 1988). Тем не менее в доступной нам научной литературе практически отсутствует даже постановка задачи изучения роли пищевой мотивации в средовой регуляции этого адаптивного поведения у сельскохозяйственных животных (Ланкин, 1996, 1997).

Цель настоящей работы – сравнительное качественное и количественное исследование роли пищевой мотивации в проявлении и изменчивости пассивно-оборонительного поведения сельскохозяйственных животных по отношению к человеку. Для ее достижения

была изучена зависимость внутри- и межгрупповой изменчивости этого поведения от изменений пищевой мотивации у свиней двух специализированных кроссбредных линий: отцовской европейской лакони и материнской китайско-европейской тиамеслан. Затем на основании полученных результатов провели количественный анализ вкладов генотипа и среды в общую фенотипическую изменчивость пассивно-оборонительного поведения, необходимый для понимания ее природы и повышения объективности этологических и генетических исследований этого поведения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Животные и экспериментальные условия.

Исследования проводили на 8 группах-аналогах по полу и возрасту (2,7 и 4,6 мес.) свинок и интактных хрячков (всего 116 особей) лакони (LC) и тиамеслан (TM) линий при стабильно комфортных условиях содержания в племкомплексе «Максент» (PenArLan, France). Подопытные свиньи LC (20-е селекционное поколение) получены от 22 маток и 15 хрячков, свиньи TM (12-е поколение) соответственно от 13 и 11 родителей. Свинки и хрячки находились в разных помещениях и содержались группами по 14–15 особей в изолированных клетках. Состав групп не изменялся. Животных кормили вволю сухим монокоормом, вода была всегда доступна.

Этологические тесты. Поведение подопытных свиней изучали по стандартному методу определения отрицательно сопряженных пищевых и пассивно-оборонительных реакций на человека у сельскохозяйственных животных (Ланкин, Буиссу, 2001). Свиней тестировали в их «домашних» клетках 4 раза: сначала 2 раза в группе сверстников, а затем спустя 5–6 сут еще 2 раза, в условиях кратковременной депривации от сверстников. Первое тестирование проводили на голодных животных, после 14–16 ч пищевой депривации. Через 3–4 дня проводили второе тестирование этих животных, но уже со сниженной у них пищевой мотивацией через 4 ч после кормления (первое и второе тестирования, I тест «в группе»). Третье и четвертое тестирования проводили по той же технике на индивидуальных животных, при действии на них социальной изоляции

(третье и четвертое тестирования, II тест «индивидуально»).

Каждое тестирование выявляет у свиней с заданным уровнем пищевой мотивации «частное» разнообразие фенотипов реакции удаления, отличающихся по числу отметок подходов к корму в присутствии незнакомого человека. Спокойные особи, без реакции удаления, ели корм в течение всего времени тестирования (9–12 мин в I и 3–5 мин во II тесте) и получали три отметки краской на спине. Трусливые особи, сразу удалявшиеся от корма, не получали отметок краской. Особи с промежуточным поведением между этими контрастными фенотипами получали 1 или 2 отметки. Тестирования проводились между 9.00 и 13.00 ч в одинаковой последовательности тестов одним и тем же экспериментатором.

Качественные и количественные характеристики поведения. Структуру подопытных групп свиней по реакции удаления характеризовали «частными» распределениями 4 фенотипов по 3 классам: двум крайним с отметкой 3 или 0 и среднему классу фенотипов с 1 или 2 отметками по выраженности у них реакции удаления. В отличие от этого фенотипы доместикационного поведения определяли по оценкам поведения (сочетанию отметок), выявленных у животных с высоким (через 14–16 ч) и с низким (через 4 ч после кормления) уровнем пищевого возбуждения. Такой способ задания фенотипов учитывает влияние пищевой мотивации на проявление реакции удаления и позволяет выявлять 10 «нормальных» (с оценками 0-0, 1-0, 1-1, 2-0, 2-1, 2-2, 3-0, 3-1, 3-2, 3-3) и 6 «парадоксальных» (0-1, 0-2, 0-3, 1-2, 1-3 и 2-3) поведенческих фенотипов (Ланкин, Буиссу, 2001). При этом особей с независимым от изменений пищевой мотивации «константным» отсутствием реакции удаления относили к доместикационному 3-3-фенотипу (оценка 3-3, ранг 10), а с «константно» выраженной реакцией – к «дикому» 0-0-фенотипу (оценка 0-0, ранг 1). Особей с другими оценками (от 1-0 до 3-2, ранги от 2 до 9) относили к фенотипам промежуточного поведения. Структуру групп по доместикационному поведению характеризовали распределениями 16 фенотипов по трем классам: двум, принятым ранее, крайним 3-3- и 0-0-классам и среднему классу фенотипов промежуточного поведения.

Для количественного изучения использовали индивидуальный балл (число отметок) по реакции удаления и ранг доместикационного поведения свиней (Ланкин, Буиссу, 2001). Данные об этом поведении у свиней, а также происхождение обеих линий детально рассмотрены ранее (Ланкин и др., 2007).

Факторы среды и модификационная изменчивость. Уровень пищевого возбуждения/мотивации и эмоционального стресса у свиней формировали контролируемым действием на них соответственно пищевой (14–16/4 ч) и социальной (3–5 мин) депривации. Оба воздействия являются обычными элементами среды этологических тестов, влиянием которых часто пренебрегают (Waiblinger *et al.*, 2006). В нашем эксперименте попарные сравнения частных распределений позволяют оценить простое и комбинированное влияние пищевой мотивации и эмоционального стресса изоляции на реакцию удаления у свиней обеих линий. Предварительный анализ показал достоверную зависимость наследственно обусловленной изменчивости реакции удаления у свиней от комплексного действия обоих факторов среды тестов (табл. 2, дисперсионный комплекс I).

Модификационную изменчивость реакции удаления, индуцируемую действием пищевой мотивации, изучали сравнением частных первого и четвертого распределений фенотипов этой реакции и соответствующих им распределений фенотипов доместикационного поведения, условно обозначенных как «контрольные». Для снижения случайной вариации частот фенотипов сравнения проводили на объединенных выборках свинок и хрячков в 4,6-месячном возрасте, характеризующемся повышенным до 54,4 % проявлением у них генотип-специфичных различий в оборонительном реагировании на человека (Ланкин и др., 2007).

Генетико-статистический анализ. Количественные вклады генотипа и среды тестирования в наблюдаемую у особей крайних классов частных распределений изменчивость реакции удаления оценивали с помощью модели компонентов средних значений признаков Мазера и Джинкса (1985). Адаптированная для поставленной задачи исследования модель описывает вариацию фактических частот фенотипов с отметками 3 и 0 при первом и четвертом тестировании, обозначенных соответственно как $\bar{p}(3)$, $\bar{q}(0)$ и $\bar{p}'(3)$, $\bar{q}'(0)$, через компоненты их отклонения от общей средней частоты (m):

«Средний генотип» особей крайних классов	Компоненты вариации фенотипических частот при тестировании:	
	первое	четвертое
3	$\bar{p}(3) - m = [d] + e + ge$	$\bar{p}'(3) - m = [d] - e - ge$
0	$\bar{q}(0) - m = -[d] + e - ge$	$\bar{q}'(0) - m = -[d] - e + ge$

Компоненты, представляющие средний эффект различий «среднего генотипа» $[d]$ у особей крайних классов, средний эффект различий в их пищевой мотивации (e) и взаимодействия «генотип–пищевая мотивация» (ge), считали по формулам:

$$[d] = 1/4 (\bar{p}(3) - \bar{q}(0) + \bar{p}'(3) - \bar{q}'(0));$$

$$e = 1/4 (\bar{p}(3) + \bar{q}(0) - \bar{p}'(3) - \bar{q}'(0));$$

$$ge = 1/4 (\bar{p}(3) - \bar{q}(0) - \bar{p}'(3) + \bar{q}'(0));$$

$$m = 1/4 (\bar{p}(3) + \bar{q}(0) + \bar{p}'(3) + \bar{q}'(0)).$$

Квадратные скобки указывают на то, что величина $[d]$ является алгебраической суммой влияний разных локусов на экспрессию оборонительной реакции у генетически разнородных особей крайних классов. В связи с этим предварительно проверили адекватность самой модели

для описания вариации поведения у особей этих классов. С использованием модельных оценок компонентов рассчитали ожидаемые частоты фенотипов крайних классов, совпавшие с их фактическими значениями в частных распределениях у свиней всех изучаемых групп (см. табл. 3, 6).

Статистическая обработка экспериментальных данных. Распределения сравнивали с помощью критерия идентичности (I) по методу Л.А. Животовского, внутриклассовые частоты – с помощью 2×2 таблиц ($d.f. = 1$) (Животовский, 1982). Достоверность влияния факторов «средний генотип» и «пищевая мотивация» на межгрупповое разнообразие частот фенотипов оценивали двухфакторным дисперсионным

анализом. Первый фактор, определяемый происхождением свиней от одной из трех, разных по качеству поведения потомства, групп производителей (Ланкин и др., 2007), был случайным, а второй фиксированным. Такая модель анализа объясняет вариацию реакции удаления вкладками генотипических различий животных, внутрииндивидуальной изменчивости (фенотипической пластичности) и взаимодействия «генотип–пищевая мотивация», указывающего на существование генотипической изменчивости пластичности поведения (Fordyce, 2006). Все этапы обработки данных проводили по пакету программ STATISTICA 6.0 для Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Комплексное действие изменений в пищевой мотивации и социальной среде тестов вызывает статистически значимое усиление проявления (снижение среднего балла) и вариабельности реакции удаления у свиней всех групп (табл. 1). Так, независимо от генотипа линии, различий в интенсивности отбора или возрасте животных балл этой реакции снижается в среднем на 16 % ($p < 0,05$), а коэффициент вариации увеличивается на 21 % ($p < 0,01$) от I ко II тесту. Снижение среднего балла и увеличение коэффициента вариации от первого к четвертому тестированию (в табл. 1 не приводятся) оказывается также типичным для частных распределений фенотипов реакции удаления. Отсутствие при этом даже тенденции к увеличению средней величины этой реакции указывает на отсутствие у подопытных свиней привыкания к повторяющимся тестированиям и на зависимость наблюдаемых у них изменений в поведении от действия контролируемых факторов среды тестов.

Выявленные изменения в оборонительном реагировании свиней определяются достоверными влияниями только пищевой мотивации. Так, изменения в пищевом возбуждении определяют изменчивость индивидуальных отметок реакции удаления у разновозрастных самок и самцов обеих линий при первом и втором ($F(1/230) = 10,54; p < 0,002$) и при третьем и четвертом ($F(1/230) = 13,60; p < 0,001$) тестированиях. При этом за исключением самок и самцов ТМ, самцов LC и самок ТМ снижение пищевой мотивации достоверно (при $p < 0,05$ –

0,001) усиливает проявление реакции удаления: от первого ко второму тестированию «в группе» в среднем на 23,8 % ($p < 0,01$) и от третьего к четвертому тестированию «индивидуально» на 31,6 % ($p < 0,001$). Смена уровня пищевой мотивации также влияет на межгрупповое разнообразие фенотипов этой реакции, вызывая достоверные изменения (критерий I в пределах от 6,5 до 13,9; $d.f. = 2; p < 0,05$ –0,001) их частных распределений у самок LC и самцов ТМ, самок и самцов в 2,7 и в 4,6 мес., а также у разновозрастных самок и самцов обеих линий.

В отличие от пищевой мотивации, кратковременная социальная изоляция статистически значимо не влияет на проявление и межгрупповое разнообразие реакции удаления у свиней. Простое действие изоляции ($F(1/230) = 2,31; p = 0,130$) на изменчивость индивидуальных отметок реакции удаления у «голодных» свиней при первом и третьем тестированиях также является недостоверным. Тем не менее этот фактор с пограничной достоверностью ($F(1/230) = 3,55; p = 0,061$) влияет на изменчивость отметок у «сытых» свиней при втором и четвертом тестированиях. Этот факт обнаруживает устойчивую тенденцию к более выраженному усилению проявления реакции удаления у «сытых» (в среднем на 19 %), чем у «голодных» (на 9,5 %) свиней при действии на них социальной изоляции. Очевидно, что вызываемый изоляцией кратковременный эмоциональный стресс, снижающий аппетит (Adam, Epel, 2007), аддитивно усиливает отмеченное регуляторное действие сниженной пищевой мотивации на оборонительное реагирование свиней. Комплементарное действие эмоционального стресса и пищевой мотивации отчетливо обнаруживается при сравнениях первого и четвертого тестирования, усиливающего проявление неохотной реакции удаления в среднем уже на 38 % ($p < 0,001$) у свиней всех групп.

Таким образом, независимо от генотипа линии, различий в интенсивности селекции или возрасте у свиней в принятых условиях этологических тестов пищевая мотивация является основным фактором специфичных ей изменений в проявлении и изменчивости реакции удаления. Как и у других видов животных (Козловская, 1974; Ланкин, 1997), изменения в уровне пищевой мотивации отрицательно сопряжены с

Таблица 1

Разнообразие пассивно-оборонительной реакции на человека
у домашних свиней в разной среде этологических тестирований

Линия, пол (<i>n</i>)	Среда тестов		Частные распределения (%) фенотипов по классам реакции удаления ¹			За одно тестирование $X \pm s_x$	За I и II тесты $X \pm s_x$ $CV \pm s_{cv}$, %
	пищевая депривация, ч	социальный контекст	3	1 или 2	0		
В зависимости от генотипа линии, возраст 4,6 мес.							
Самки и самцы LC (28)	14–16	в группе	19 (67,9)	6 (21,4)	3 (10,7)	2,3 ± 0,21	1,9 ± 0,17
	4		12 (42,9)	6 (21,4)	10 (35,7)	1,6 ± 0,26	66,9 ± 6,3
	14–16	индивидуально	13 (46,4)	10 (35,7)	5 (17,9)	1,8 ± 0,23	1,5 ± 0,17
4	8 (28,6)		9 (32,1)	11 (39,3)	1,2 ± 0,24	82,1 ± 7,8	
Эффект среды: Δ(1–4) тестирование и Δ(I–II) тест						1,1**	0,4
Самки и самцы TM (28)	14–16	в группе	19 (67,9)	4 (14,3)	5 (17,9)	2,2 ± 0,23	2,0 ± 0,18
	4		15 (53,6)	4 (14,3)	9 (32,1)	1,9 ± 0,26	64,1 ± 6,1
	14–16	индивидуально	16 (57,1)	5 (17,9)	7 (25,0)	2,0 ± 0,25	1,7 ± 0,18
4	10 (35,7)		9 (32,1)	9 (32,1)	1,4 ± 0,24	77,6 ± 7,3	
Эффект среды: Δ(1–4) тестирование, Δ(I–II) тест						0,8*	0,3
В зависимости от интенсивности селекции, возраст 4,6 мес.							
Самки LC и самцы TM (28)	14–16	в группе	14 (50,0)	8 (28,6)	6 (21,4)	1,8 ± 0,24	1,5 ± 0,18
	4		8 (28,6)	4 (14,3)	16 (57,1)	1,1 ± 0,26	93,2 ± 8,8
	14–16	индивидуально	10 (35,7)	11 (39,3)	7 (25,0)	1,6 ± 0,23	1,2 ± 0,16
4	4 (14,3)		10 (35,7)	14 (50,0)	0,8 ± 0,20	99,3 ± 9,4	
Эффект среды: Δ(1–4) тестирование, Δ(I–II) тест						1,0**	0,3
Самцы LC и самки TM (28)	14–16	в группе	24 (85,7)	2 (7,1)	2 (7,1)	2,7 ± 0,16	2,5 ± 0,13
	4		19 (67,9)	6 (21,4)	3 (10,7)	2,3 ± 0,21	39,6 ± 3,7
	14–16	индивидуально	19 (67,9)	4 (14,3)	5 (17,9)	2,2 ± 0,24	2,0 ± 0,17
4	14 (50,0)		8 (28,6)	6 (21,4)	1,9 ± 0,24	62,3 ± 5,9	
Эффект среды: Δ(1–4) тестирование, Δ(I–II) тест						0,8**	0,5*
В среднем по обеим линиям							
Самки и самцы в 2,7 мес (60)	14–16	в группе	31 (51,7)	17 (28,3)	12 (20,0)	2,0 ± 0,15	1,8 ± 0,12
	4		21 (35,0)	19 (31,7)	20 (33,3)	1,5 ± 0,17	71,3 ± 4,6
	14–16	индивидуально	30 (50,0)	18 (30,0)	12 (20,0)	1,9 ± 0,16	1,6 ± 0,12
4	21 (35,0)		9 (15,0)	30 (50,0)	1,2 ± 0,18	86,3 ± 5,6	
Эффект среды: Δ(1–4) тестирование, Δ(I–II) тест						0,8**	0,2
Самки и самцы в 4,6 мес (56)	14–16	в группе	38 (67,9)	10 (17,9)	8 (14,3)	2,3 ± 0,16	2,0 ± 0,12
	4		27 (48,2)	10 (17,9)	19 (33,9)	1,7 ± 0,18	65,4 ± 4,4
	14–16	индивидуально	29 (51,8)	15 (26,8)	12 (21,4)	1,9 ± 0,17	1,6 ± 0,12
4	18 (32,1)		18 (32,1)	20 (35,7)	1,3 ± 0,17	79,6 ± 5,3	
Эффект среды: Δ(1–4) тестирование, Δ(I–II) тест						1,0***	0,4*
Самки и самцы в 2,7 и 4,6 мес (116)	14–16	в группе	69 (59,5)	27 (23,3)	20 (17,2)	2,1 ± 0,11	1,9 ± 0,08
	4		48 (41,4)	29 (25,0)	39 (33,6)	1,6 ± 0,12	68,4 ± 3,2
	14–16	индивидуально	59 (50,9)	33 (28,4)	24 (20,7)	1,9 ± 0,12	1,6 ± 0,09
4	39 (33,6)		27 (23,3)	50 (43,1)	1,3 ± 0,12	82,8 ± 3,8	
Эффект среды: Δ(1–4) тестирование, Δ(I–II) тест						0,8***	0,3*

Примечание. ¹ Здесь и в табл. 3 слева от скобок даны численные значения частот. Здесь и в табл. 3, 5 и 6 * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; *n* – объем выборки.

проявлением (средней величиной) этой реакции у свиней при первом и втором ($r_{bs} = -0,655$; $N = 14$; $p < 0,05$) и при третьем и четвертом ($r_{bs} = -0,775$; $N = 14$; $p < 0,01$) тестированиях. Эта закономерная регуляторная зависимость оказывается максимально выраженной ($r_{bs} = -0,846$; $N = 14$; $p < 0,001$) при сравнениях первого и четвертого тестирований. Вместе с тем изменения пищевой мотивации в этих тестированиях являются достоверным фактором проявления наследственной изменчивости поведения по отношению к человеку у разновозрастных самок и самцов обеих линий (табл. 2, комплекс II).

Дальнейший анализ роли пищевой мотивации проводили сравнением первого и четвертого распределений, учитывающих возможные различия в средовой чувствительности к действию этого фактора у свиней крайних классов реакции удаления (табл. 3). Все сравниваемые попарно частные распределения статистически значимо отличаются друг от друга (I в пределах от 6,1 до 22,3; $d.f. = 2$; $p < 0,05-0,001$) и от соответствующих им контрольных распределений (I от 6,0 до 23,5; $d.f. = 2$; $p < 0,05-0,001$). За исключением самцов LC и самок TM изменения пищевой мотивации ведут к достоверным и специфичным ей изменениям в частотах фенотипов только крайних классов. Так, независимо от генотипа линии, интенсивности селекции или возраста усиление пищевого возбуждения у свиней при первом тестировании повышает частоту спокойного (с отметкой 3) фенотипа до максимального значения и снижает частоту трусливого (с отметкой 0) фенотипа до минимального значения. Действие пониженного при четвертом тестировании пищевого возбуждения на векторизованные изменения в поведении свиней является противоположным. Происходящая при этом регулярная смена частот фенотипов указывает на обратимость индуцируемых средой модификационных изменений в проявлении реакции удаления у свиней.

Сравнения частных и контрольных распределений обнаруживают присутствие в крайних классах первых трех категорий фенотипов. К двум из них следует отнести контрастно разные по выраженности реакции удаления «фиксированные» фенотипы, частоты которых не зависят от влияния пищевой мотивации. На существование таких фенотипов указывают минималь-

ные частоты спокойных и трусливых особей, практически совпадающие с контрольными частотами соответственно 3-3- и 0-0-фенотипов, характеризующихся «константным» проявлением этой реакции (см. Материалы и методы). В третью категорию попадают модифицированные варианты «фиксированных» фенотипов, частоты которых специфично зависят от смены уровня пищевого возбуждения у свиней. Присутствие трех категорий фенотипов позволяет считать, что максимальные частоты спокойного (при первом) и трусливого (при четвертом тестировании) фенотипов в крайних классах частных распределений образуются суммированием постоянных частот «фиксированных» фенотипов и варьирующих частот их фенкопий. В таком случае частота фенкопий должна быть равной величине разности между максимальной и минимальной частотой фенотипов. Так, у свиней в возрасте 2,7 мес. средняя частота «спокойных» и «трусливых» фенкопий равна соответственно 17 и 30 %. Однако в 4,6 мес. у них устанавливается противоположная тенденция к преобладанию числа спокойных (36 %) над числом трусливых (21 %) фенкопий.

В дополнение к отмеченному свойство векторизованности модификационной изменчивости реакции удаления, вызывающее «разрывное» увеличение/снижение частот только крайних классов, позволяет выделить в качестве вероятного источника фенкопий особей среднего класса (с отметками 1 или 2). Так, оказывается, что у свиней всех групп частоты спокойных и трусливых фенкопий не связаны между собой ($r = 0,383$; $N = 7$; $p > 0,05$). Однако каждая из них достоверно отрицательно сопряжена с изменением частот фенотипов среднего класса соответственно $r = -0,842$ ($N = 7$; $p < 0,05$) и $r = -0,782$ ($N = 7$; $p < 0,05$). Следовательно, увеличение числа фенкопий в крайних классах частных распределений определяется векторизованным изменением частот особей среднего класса с фенотипически пластичной реакцией удаления. Основным фактором образования специфичной уровню пищевого возбуждения модификационной изменчивости реакции удаления служит взаимодействие между генотипом и пищевой мотивацией (табл. 2, комплекс III). Относительный вклад этого взаимодействия (48,2 %) в общую фенотипическую изменчи-

Таблица 2

Факторы изменчивости пассивно-оборонительного поведения
по отношению к человеку домашних свиней

Источник вариации	Степени свободы	Средний квадрат	Сила влияния, %	F	p
I. Внутрелинейная изменчивость реакции удаления в 4 тестированиях					
1. Генотип производителя	2	45,11	11,5	32,5	0,001
2. Интенсивность селекции	1	1,85	0,2	1,3	нд
3. Возраст	1	3,97	0,5	2,9	0,092
4. Среда I и II тестов	1	6,44	0,8	4,6	0,032
Взаимодействие факторов: 1 × 2	2	6,60	1,7	4,8	0,009
1 × 3	2	7,17	1,8	5,2	0,006
1 × 2 × 3	2	5,29	1,3	3,8	0,023
Ошибка	440	1,39	77,6	нет	нет
Общее факториальное влияние	23	152,68	19,4(16,6)	4,8	0,001
II. Внутрелинейная изменчивость реакции удаления в первом и четвертом тестированиях					
1. Генотип производителя	2	23,82	11,8	18,5	0,001
2. Интенсивность селекции	1	1,16	0,3	0,9	нд
3. Возраст	1	4,00	1,0	3,1	нд
4. Пищевая мотивация	1	17,56	4,3	13,6	0,001
Взаимодействие факторов: 1 × 3	2	5,10	2,5	4,0	0,021
Ошибка	208	1,29	66,3	нет	нет
Общее факториальное влияние	23	4,34	24,7(20,0)	3,4	0,001
III. Межгрупповое разнообразие частот фенотипов (по отметкам поведения) двух крайних классов реакции удаления					
1. «Средний генотип»	1	3207,86	29,3	32,9	0,001
2. Пищевая мотивация	1	121,39	1,1	1,2	нд
Взаимодействие факторов: 1 × 2	1	5274,52	48,2	54,1	0,001
Ошибка	24	97,45	21,4	нет	нет
Общее факториальное влияние	3	8603,77	78,6(80,2)	29,4	0,001
IV. Межгрупповое разнообразие частот фенотипов (по оценкам поведения) двух крайних классов реакции удаления					
1. «Средний генотип»	1	3057,67	60,6	43,0	0,001
2. Пищевая мотивация	1	279,09	5,5	3,9	0,060
Взаимодействие факторов: 1 × 2	1	2,06	0,04	0,03	нд
Ошибка	24	1706,71	33,8	нет	нет
Общее факториальное влияние	3	3338,82	66,5(67,7)	15,6	0,001
IVa. Межгрупповое разнообразие частот фенотипов (по оценкам поведения) трех классов реакции удаления					
1. «Средний генотип»	2	5527,31	75,2	70,9	0,001
2. Пищевая мотивация	1	0,00	0,0	0,0	нд
Взаимодействие факторов: 1 × 2	2	420,30	5,7	5,4	0,010
Ошибка	36	78,00	19,1	нет	нет
Общее факториальное влияние	5	2379,04	80,9(80,8)	30,5	0,001

Примечание. Силу влияния оценивали по Плохинскому, в скобках – по Снедекору. Недостоверные взаимодействия факторов опущены; нд – недостоверно.

Таблица 3

Влияние пищевой мотивации на проявление и изменчивость
пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку домашних свиней

Линия, пол, <i>n</i>	Тестирования	Распределение (%) фенотипов по классам реакции удаления			Суммарный эффект генотипов и взаимодействия ¹
		3	1 или 2	0	
В зависимости от генотипа линии, возраст 4,6 мес.					
Самки и самцы LC (28)	первое	19 (67,9)	6 (21,4)	3 (10,7)	+57,2***
	четвертое	8 (28,6)	9 (32,1)	11(39,3)	-10,7
	Эффект среды	+39,3**	-10,7	-28,6*	-
	«Контрольное»	8 (28,6)	17 (60,7)	3 (10,7)	+17,9
	За 2 теста	20 (35,7)	29 (51,8)	7 (12,5)	+23,2**
Самки и самцы ТМ (28)	первое	19 (67,9)	4 (14,3)	5 (17,9)	+50,0***
	четвертое	10 (35,7)	9 (32,1)	9 (32,1)	+3,6
	Эффект среды	+32,2*	-17,8	-14,2	-
	«Контрольное»	10 (35,7)	16 (57,1)	2 (7,1)	+28,6*
	За 2 теста	24 (42,9)	21 (37,5)	11 (19,6)	+23,3**
В зависимости от интенсивности селекции, возраст 4,6 мес.					
Самки LC и самцы ТМ (28)	первое	14 (50,0)	8 (28,6)	6 (21,4)	+28,6*
	четвертое	4 (14,3)	10 (35,7)	14 (50,0)	-35,7**
	Эффект среды	+35,7**	-7,1	-28,6*	-
	«Контрольное»	4 (14,3)	21 (75,0)	3 (10,7)	+3,6
	За 2 теста	11(19,6)	33 (58,9)	12 (21,4)	-1,8
Самцы LC и самки ТМ (28)	первое	24 (85,7)	2 (7,1)	2 (7,1)	+78,6***
	четвертое	14 (50,0)	8 (28,6)	6 (21,4)	+28,6*
	Эффект среды	+35,7**	-21,5*	-14,3	-
	«Контрольное»	14 (50,0)	12 (42,9)	2 (7,1)	+42,9**
	За 2 теста	33 (58,9)	17 (30,4)	6 (10,7)	+48,2***
В среднем по обеим линиям					
Самки и самцы в 2,7 мес. (60)	первое	31 (51,7)	17 (28,3)	12 (20,0)	+31,7***
	четвертое	21 (35,0)	9 (15,0)	30 (50,0)	-15,0
	Эффект среды	+16,7	+13,3	-30,0***	-
	«Контрольное»	15 (25,0)	36 (60,0)	9 (15,0)	+10,0
	За 2 теста	37 (30,8)	64 (53,3)	19 (15,8)	+15,0**
Самки и самцы в 4,6 мес. (56)	первое	38 (67,9)	10 (17,9)	8 (14,3)	+53,6***
	четвертое	18 (32,1)	18 (32,1)	20 (35,7)	-3,6
	Эффект среды	+35,8***	-14,2	-21,4**	-
	«Контрольное»	18 (32,1)	33 (58,9)	5 (8,9)	+23,2**
	За 2 теста	44 (39,3)	50 (44,6)	18 (16,1)	+23,2***
Самки и самцы в 2,7 и 4,6 мес. (116)	первое	69 (59,5)	27 (23,3)	20 (17,2)	+42,3***
	четвертое	39 (33,6)	27 (23,3)	50 (43,1)	-9,5
	Эффект среды	+25,9***	0,0	-25,9***	-
	«Контрольное»	33 (28,4)	69 (59,5)	14 (12,1)	+16,3**
	За 2 теста	81 (34,9)	114(49,1)	37 (15,9)	+19,0***

Примечание. ¹ Суммарный эффект различий генотипов и взаимодействия «генотип–пищевая мотивация» оценивали по разности частот разноименных крайних классов.

вость реакции удаления в 1,6 раза превышает вклад различий генотипов (29,3 %) у свиней обеих линий. Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частот всех трех классов (в табл. 2 не показан) дает сходные результаты, предполагающие постоянное присутствие генетически разных по чувствительности к изменениям пищевой мотивации особей среднего класса в крайних классах частных распределений.

Таким образом, в подтверждение представления о ведущей роли пищевой мотивации в средовой регуляции проявления и изменчивости пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку, взаимодействие «генотип–пищевая мотивация» является постоянным источником его модификационной изменчивости у продуктивных животных (Ланкин, 1997; Ланкин, Буиссу, 2001). Можно также заключить, что причиной увеличения частот контрастных фенотипов в частных распределениях является сходный по величине и противоположный по знаку «вклад» частот (в среднем 26 %) моди-

фицированных фенотипов среднего класса, суммируемых с постоянными частотами «фиксированных» фенотипов. Этот факт ясно виден в объединенной выборке разновозрастных самок и самцов обеих линий, усредняющей различия в интенсивности простого и комбинированного с эмоциональным стрессом изоляции регуляторного действия пищевой мотивации на оборонительное реагирование свиней.

С целью идентификации «фиксированных» фенотипов и фенокopies, все потенциальное разнообразие фенотипов крайних классов частных распределений разделили на три уже представленные категории: две с «константным» отсутствием/наличием реакции удаления и третью промежуточную, с пластичной реакцией. Для этого по аналогии с контрольным распределением моделируемые фенотипы задавали по оценкам поведения, позволяющим однозначно отделить «фиксированные» (т. е. 3-3- и 0-0-) фенотипы от их фенокopies, изменяющих оценку при смене уровня пищевой мотивации (табл. 4, модель I). Так, например, при первом тести-

Таблица 4

Феноменологические модели популяционного разнообразия пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку домашних свиней

Тестирование	Распределение «фиксированных» и модифицированных модельных фенотипов по классам реакции удаления ¹			Средний эффект	
	3	1 или 2	0	различий генотипов, d	взаимодействия, ge
I. Индивидуальное фенотипическое разнообразие поведения					
Первое	$\tilde{p}(3-3) + \sum \tilde{p}(3-0, 3-1, 3-2)$	$\sum \tilde{p}, \tilde{q}(1-1, 1-2, 2-1, 2-2, 1-0, 2-0, 1-3, 2-3)$	$\tilde{q}(0-0) + \sum \tilde{q}(0-1, 0-2, 0-3)$	$1/2(\tilde{p}(3-3) - \tilde{q}(0-0))$	$1/4(\sum \tilde{p}(3-0, 3-1, 3-2) - \sum \tilde{q}(0-1, 0-2, 0-3) - \sum \tilde{p}(0-3, 1-3, 2-3) + \sum \tilde{q}(1-0, 2-0, 3-0))$
Четвертое	$\tilde{p}(3-3) + \sum \tilde{p}(0-3, 1-3, 2-3)$	$\sum \tilde{p}, \tilde{q}(1-1, 1-2, 2-1, 2-2, 0-1, 0-2, 3-1, 3-2)$	$\tilde{q}(0-0) + \sum \tilde{q}(1-0, 2-0, 3-0)$		
Эффект различий среды	$\sum \tilde{p}(3-0, 3-1, 3-2) - \sum \tilde{p}(0-3, 1-3, 2-3)$	$\sum \tilde{p}, \tilde{q}(1-0, 2-0, 1-3, 2-3) - \sum \tilde{p}, \tilde{q}(0-1, 0-2, 3-1, 3-2)$	$\sum \tilde{q}(0-1, 0-2, 0-3) - \sum \tilde{q}(1-0, 2-0, 3-0)$	–	–
II. Дискретное генотипическое разнообразие поведения					
I или II-й тесты	$\tilde{p}(3-3)$	$\sum \tilde{p}, \tilde{q}(1-1, 1-2, 2-1, 2-2, 1-0, 2-0, 3-0, 3-1, 3-2, 0-1, 0-2, 0-3, 1-3, 2-3)$	$\tilde{q}(0-0)$	$1/2(\tilde{p}(3-3) - \tilde{q}(0-0))$	нет
III. Генетическая модель дискретного полиморфизма поведения					
–	$p^2 AA$	$2pq Aa$	$q^2 aa$	$1/2(p - q)$	нет

Примечание. $\sum \tilde{p}$ и $\sum \tilde{q}$ – суммы частот указанных в скобках модифицированных вариантов фенотипов в соответствующих крайних классах; $\sum \tilde{p}, \tilde{q}$ – сумма частот фенотипов среднего класса; p и q – теоретически ожидаемые частоты аллелей предполагаемого единичного локуса. Остальные объяснения в тексте.

ровании к числу спокойных или трусливых фенокопий относили животных, изменяющих свою первую отметку (соответственно 3 или 0) реакции удаления на любую другую, не равную ей вторую отметку, полученную при четвертом тестировании. Особей других фенотипов относили к среднему классу. Сходным образом подразделяли фенотипы при четвертом тестировании. Полученная в результате дискриминантная модель фенотипов реакции удаления адекватно описывает их фактическое разнообразие, выявляемое у свиней на каждом уровне пищевого возбуждения. Действительно, сумма внутриклассовых частот модельных фенотипов не отличается от «валовых» частот фенотипов в частных распределениях у свиней всех групп (табл. 5). Как и предполагали, типичным для частных распределений является константность частот «фиксированных» фенотипов и генотипическая разнородность фенотипически эквивалентных особей крайних классов, создаваемая постоянным присутствием в них фенокопий «фиксированных» фенотипов.

Существенно, что модель I позволяет получить прямые оценки генотипического и средовых компонентов изменчивости реакции удаления у особей крайних классов частных распределений. По определению, первый из них должен создаваться различиями в константных (генотипических) частотах «фиксированных» фенотипов, а два вторых – различиями в частотах фенокопий, модулируемых средой. Более того, при условии адекватного описания этой моделью наследственного разнообразия оборонительного реагирования у свиней прямые оценки генотипического компонента должны соответствовать величине отклонения фактических частот 3-3- и 0-0-фенотипов от их общей средней частоты, а средовых компонентов – их косвенным оценкам из модели Мазера и Джинкса (1985).

Независимо полученные косвенные и прямые оценки компонентов изменчивости реакции удаления у свиней крайних классов даны в табл. 6. В подтверждение литературных сведений (Valdar *et al.*, 2006; Bell *et al.*, 2009) первые из них указывают на превалирующий в частных распределениях средовой вклад взаимодействия «генотип–пищевая мотивация», в среднем в 1,6 раза превышающий вклад генотип-специфичных различий (39 %). Как

следствие, косвенные оценки генотипического компонента оказываются смещенными: величина [d] достоверно связаны с изменчивостью частот фенотипа с отметкой 3 ($r_s = 0,964$; $N = 7$; $p < 0,001$) только при первом и фенотипа с отметкой 0 ($r_s = -0,991$; $N = 7$; $p < 0,001$) только при четвертом тестировании. Эта неблагоприятная ситуация, указывающая на низкую точность определения генотипического разнообразия пассивно-оборонительного поведения у животных с помощью известных этологических методов (Waiblinger *et al.*, 2006; Forkman *et al.*, 2007), исчезает при использовании модельных распределений. В соответствии с моделью I вариация частот «фиксированных» фенотипов определяется только различиями их генотипов. При этом вклад различий генотипов точно описывает изменчивость частот 3-3- ($r_s = 1,0$) и 0-0- ($r_s = -0,836$; $N = 7$; $p < 0,05$) фенотипов. Достигнутое с помощью этой дискриминантной модели адекватное описание наследственного разнообразия мотивированного страхом поведения по отношению к человеку у разновозрастных самок и самцов обеих линий доказывают совпадающие косвенные и прямые оценки его средовых компонентов.

Для минимизации маскирующего влияния модификационной изменчивости применили «естественную» классификацию популяционного разнообразия реакции удаления у свиней, исключающую присутствие фенокопий в крайних классах (табл. 4, модель II). Важным результатом такой классификации явилось обнаружение дискретного генотипического полиморфизма реакции удаления у свиней, не отличающегося от полиморфизма доместикационного поведения в контрольных и суммарных за два теста распределениях (табл. 3). В дискретных распределениях изменчивость частот 3-3- и 0-0-фенотипов определяется достоверным влиянием только их генотипов и не зависит от влияний пищевой мотивации и/или ее взаимодействия (табл. 2, комплекс IV). Подтверждается, что средовая чувствительность к изменениям пищевой мотивации является «внутренним» свойством фенотипов среднего класса. Так, использование особей этого класса в дисперсионном анализе «восстанавливает» достоверное влияние взаимодействия «генотип–пищевая мотивация» (табл. 2,

Таблица 5

Генотипическое и модификационное разнообразие пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку домашних свиней

Линия, пол, <i>n</i>	Тестирование	Распределение (%) «фиксированных» и модифицированных вариантов фенотипов по классам реакции удаления			Эффект ¹	
		3	1 или 2	0	различий генотипов	взаимо- действия
В зависимости от генотипа линии, возраст 4,6 мес.						
Самки и самцы LC (28)	первое	28,6 + 39,3	21,5	10,7 + 0,0	17,9	+39,3***
	четвертое	28,6 + 0,0	32,2	10,7 + 28,6	»	-28,6**
	Эффект среды	+39,3**	-10,7	-28,6*	-	-
Самки и самцы ТМ (28)	первое	35,7 + 32,2	14,3	7,1 + 10,7	28,6*	+21,5*
	четвертое	35,7 + 0,0	32,2	7,1 + 25,0	»	-25,0*
	Эффект среды	+32,2*	-17,9	-14,3	-	-
В зависимости от интенсивности селекции, возраст 4,6 мес.						
Самки LC и самцы ТМ (28)	первое	14,3 + 35,8	28,6	10,7 + 10,7	3,6	+25,1*
	четвертое	14,3 + 0,0	35,8	10,7 + 39,3	»	-39,3***
	Эффект среды	+35,8**	-7,2	-28,6*	-	-
Самцы LC и самки ТМ (28)	первое	50,0 + 35,7	7,2	7,1 + 0,0	42,9***	+35,7**
	четвертое	50,0 + 0,0	28,6	7,1 + 14,3	»	-14,3
	Эффект среды	+35,7**	-21,4*	-14,3	-	-
В среднем по обеим линиям						
Самки и самцы в 2,7 мес. (60)	первое	25,0 + 26,6	28,3	15,0 + 5,0	10,0	+21,6**
	четвертое	25,0 + 10,0	15,0	15,0 + 34,9	»	-24,9***
	Эффект среды	+16,6	+13,3	-29,9***	-	-
Самки и самцы в 4,6 мес. (56)	первое	32,1 + 35,8	17,9	8,9 + 5,4	23,2**	+30,4***
	четвертое	32,1 + 0,0	32,3	8,9 + 26,8	»	-26,8***
	Эффект среды	+35,8***	-14,4	-21,4**	-	-
Самки и самцы в 2,7 и 4,6 мес. (116)	первое	28,4 + 31,0	23,3	12,1 + 5,2	16,3**	+25,8***
	четвертое	28,4 + 5,2	23,2	12,1 + 31,0	»	-25,8***
	Эффект среды	+25,8***	0,1	-25,9***	-	-

Примечание. ¹ Дифференцированный эффект различий генотипов и взаимодействия «генотип–пищевая мотивация» оценивали по разности частот, соответственно «фиксированных» 3-3- и 0-0-фенотипов и их модифицированных вариантов в разноименных крайних классах.

комплекс IVa). Тем не менее предложенная классификация снижает относительный вклад этого взаимодействия от 48 % в частных до 6 % в дискретных распределениях, т. е. в 8 раз. И наоборот она усиливает проявление наследственных различий в оборонительном реагировании у свиней соответственно от 29 до 75 %, т. е. более чем в 2,5 раза. Благоприятным следствием последнего оказывается повышение повторяемости реакции удаления у свиней обеих линий. По

сравнению с повторяемостью у них от первого к четвертому тестированию отметок реакции удаления в возрасте 2,7 мес. ($r = 0,315$; $N = 60$; $p < 0,014$) и в 4,6 мес. ($r = 0,520$; $N = 56$; $p < 0,001$) повторяемость оценок поведения от I ко II тесту выросла соответственно до 0,394 ($p < 0,002$) и 0,681 ($p < 0,001$). При этом только «фиксированные» фенотипы устойчиво воспроизводят свои оценки в 2,7 мес. ($r = 0,550$; $N = 28$; $p < 0,005$) и в 4,6 мес. ($r = 0,712$; $N = 34$; $p < 0,001$). У фе-

Таблица 6

Генотипический и средовые компоненты фенотипической изменчивости пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку домашних свиней

Линия, пол, <i>n</i>	Сравнимые распределения ¹	Средняя частота (%) крайних фенотипов, <i>m</i> ²	Средний эффект			Относительный вклад генотипов ³
			[<i>d</i>]	<i>e</i>	<i>ge</i>	
В зависимости от генотипа линии, возраст 4,6 мес.						
Самки и самцы LC (28)	Фактические	36,6 (31,3)	11,6	2,7	17,0	0,371
	Модельные I (0,589 ± 0,066)	19,6 (9,0)	9,0	2,7	17,0	1,0
Самки и самцы ТМ (28)	Фактические	38,4 (29,5)	13,4	4,5	11,6	0,454
	Модельные I (0,643 ± 0,064)	21,4 (14,3)	14,3	4,5	11,6	1,0
В зависимости от интенсивности селекции, возраст 4,6 мес.						
Самки LC и самцы ТМ (28)	Фактические	33,9* (16,1)	-1,8	1,8	16,1	0,112
	Модельные I (0,518 ± 0,067)	12,5 (1,8)	1,8	1,8	16,1	1,0
Самцы LC и самки ТМ (28)	Фактические	41,0 (44,7)	26,8	5,4	12,5	0,600
	Модельные I (0,714 ± 0,060)	28,6 (21,4)	21,4	5,4	12,5	1,0
В среднем по обеим линиям						
Самки и самцы в 2,7 мес. (60)	Фактические	39,2** (12,5)	4,2	-3,3	11,7	0,336
	Модельные I (0,550 ± 0,045)	20,0 (5,0)	5,0	-3,3	11,6	1,0
Самки и самцы в 4,6 мес. (56)	Фактические	37,5* (30,4)	12,5	3,6	14,3	0,411
	Модельные I (0,616 ± 0,046)	20,5 (11,6)	11,6	3,6	14,3	1,0
Самки и самцы, 2,7 и 4,6 мес. (116)	Фактические	38,4** (21,1)	8,2	0,0	13,0	0,389
	Модельные I (0,582 ± 0,035)	20,2 (8,2)	8,2	0,0	12,9	1,0

Примечание. ¹ В скобках дана теоретически ожидаемая частота аллеля А в «контрольных» распределениях. ² В скобках приведена максимальная величина отклонения частоты крайнего фенотипа от общей средней частоты, равная $(\tilde{p}(3) - m)$ для частных и $(\tilde{p}(3-3) - m)$ для модельных распределений. ³ Относительный вклад различий генотипов оценивали отношением величины [*d*] к указанной в скобках величине отклонения. Звездочками показана достоверность различия между средними частотами крайних фенотипов в частных и модельных распределениях. Остальные объяснения в тексте.

нотипов среднего класса повторяемость оценок ($r = 0,158$; $N = 32$; $p > 0,05$ и $r = 0,352$; $N = 22$; $p > 0,05$) была недостоверной в обоих возрастах. Выясняется также, что частоты «фиксированных» фенотипов избирательно зависят от интенсивности селекции, разной для самок и самцов в обеих линиях (Ланкин и др., 2007). Так, по сравнению с самками LC и самцами ТМ более жесткий отбор по продуктивности самцов LC в отцовской и самок ТМ в материнской линии кос-

венно повысил у них на 36 % ($\chi^2 = 4,77$; $p < 0,01$) концентрацию «селекционно желательного» 3-3-фенотипа (табл. 5).

Генетическую основу «очищенного» от паратипического шума дискретного полиморфизма мотивированного страхом к человеку поведения свиней объясняет гипотеза его промежуточного наследования, контролируемого диаллельным локусом сильного влияния (Ланкин, 2008, 2010) (табл. 4, модель III). Согласно модели,

эффект майоргена должен проявляться в разной фенотипической экспрессии реакции удаления у гомозиготных особей крайних классов и полностью описываться различиями их фактических частот (Мазер, Джинкс, 1985). При этом величина разности частот «фиксированных» фенотипов должна быть равной разности частот аллелей майоргена (см. модели II и III). Для предварительной проверки такого прогноза генетических свойств поведения индивидуальных животных оценили частоты аллелей в контрольных распределениях, находящихся, кроме самок LC и самцов TM ($\chi^2 = 7,01$; $d.f. = 1$; $p < 0,01$) и объединенной выборки ($\chi^2 = 5,78$; $d.f. = 1$; $p < 0,05$) разновозрастных свиней, в равновесии Харди–Вайнберга (табл. 6). В подтверждение этого разность частот аллелей совпала с разностью частот 3-3- и 0-0-фенотипов у свиней всех групп. Также ожидаемую из модели возможность объективной идентификации учтенных генотипов (*AA*, *Aa*, *aa*) по фенотипу поведения свиней доказывает уже показанное соответствие внутригрупповой вариации частот 3-3- и 0-0-фенотипов их генотипическому компоненту (табл. 5, 6).

В дополнение к модели III наличие неотделимой от гетерозигот среднего класса модификационной изменчивости реакции удаления может указывать на существование генетической системы полиморфных генов-модификаторов, осуществляющей зависимость от влияния среды регуляцию экспрессивности альтернативных аллелей предполагаемого майоргена. К числу таких модификаторов могут принадлежать полигены сложных морфологических признаков (рост, развитие), плейотропно действующие на пищевое поведение (аппетит) животных (Rubin *et al.*, 2010). Расщепление по минус- и плюс-аллелям наборов таких полигенов образует специфичную уровню пищевой мотивации непрерывную вариацию гетерозиготных поведенческих фенотипов, как оказывается, имеющих разную адаптивную и селекционную ценность. Так, показанное селекционное увеличение частоты 3-3-фенотипа совпадает с увеличением концентрации его фенотипов при достоверном снижении частоты фенотипов «дикого» 0-0-фенотипа у самок LC и самцов TM (табл. 5). Следовательно, косвенный отбор генетически гетерогенных «спокойных» особей селекционно значимого

крайнего класса частных распределений ведет к одновременному увеличению частоты «лучшей» из гомозигот и минус-аллелей модификаторов, также снижающих проявление оборонительного реагирования на человека у животных специализированных пород.

Литературных сведений о генетическом контроле реакции удаления от человека у сельскохозяйственных животных мало. Полученные на лабораторных животных и серебристо-черных лисицах данные указывают на полигенный контроль этой реакции (Kukekova *et al.*, 2008; Albert *et al.*, 2009; Sokoloff *et al.*, 2011). Эти результаты подтверждаются исследованиями на крупном рогатом скоте, обнаружившими зависимость у них толерантности к человеку от 3-5 QTL малого влияния (Hiendleder *et al.*, 2003; Guttierrez-Gil *et al.*, 2008). Однако следует учитывать, что использованные в этих работах кроссы между специализированными породами не позволяют идентифицировать селективно значимые гены, фиксированные в процессе доместикиции и формирования пород (Boissy *et al.*, 2005). Известно, что к их числу относятся гены, контролирующие комплекс адаптивных признаков доместикационного фенотипа, физиологически и генетически сопряженных с продуктивностью животных (Mignon-Grasteau *et al.*, 2005; Rubin *et al.*, 2010).

В отличие от рассмотренных работ наше представление о генетическом контроле реакции удаления у продуктивных животных единичным локусом сильного влияния и потенциально большим числом генов-модификаторов подтверждают результаты исследований на кроссбредных цыплятах, полученных от скрещивания диких красных джунглевых кур (RJF) с породой леггорн (WL) (Kerje *et al.*, 2003; Wiren, Jensen, 2010; Wright *et al.*, 2010). У гибридов второго поколения на хромосоме 1 был локализован QTL большого влияния на продуктивность кур, содержащий регуляторный ген *Avpr1a*, гомологичный гену млекопитающих, кодирующему рецептор 1a для гормона и нейропептида вазопрессина. *Avpr1a* является типичным геном сильного влияния на социальное и эмоциональное поведение у птиц и млекопитающих (Caldwell *et al.*, 2008; Engine, Treit, 2008) и может служить геном-кандидатом для модельного майоргена. Показано, что куры,

гомозиготные по WL аллелю, отличаются от гомозигот по RJF аллелю локуса *Avpr1a* развитием у них таких признаков, как резистентность к социальной изоляции, сниженные неофобные реакции, повышенная двигательная активность в тесте открытого поля (Wiren, Jensen, 2010), сходных с доместикационными качествами поведения у разных видов животных (Ланкин, Буиссу, 2001; Sih *et al.*, 2004).

Вместе с тем установленное тесное сцепление локуса *Avpr1a* с QTL большого влияния на скорость роста и живую массу птиц (Ketje *et al.*, 2003; Schutz *et al.*, 2004) подтверждает известную гипотезу о том, что селекция на увеличение продуктивности одновременно является косвенным отбором на доместикационные качества поведения у сельскохозяйственных животных (Стакан и др., 1976; Ланкин, 1996). В связи с этим интересно отметить, что внутригрупповая концентрация аллеля *A* предполагаемого майоргена, отвечающего за отсутствие фенотипической экспрессии реакции удаления, функционально ($r_s = 1,0$; $N = 7$) зависит от разности частот 3-3- и 0-0-фенотипов у свиней обеих линий (табл. 5, 6). Очевидно, что основной причиной изменения этого ключевого соотношения контрастных гомозигот, определяющего генетические параметры изменчивости поведения по отношению к человеку, является косвенное накопление селекцией частот более адаптивных и продуктивных особей 3-3-фенотипа в специализированных породах. Одним из следствий такого систематического повышения концентрации «селекционно благоприятного» аллеля *A* должно быть микроэволюционное формирование транзиторного полиморфизма этого поведения у разных видов продуктивных животных. Действительно, сопряженный с повышением уровня продуктивности пород переход от однообразного состояния по «дикому» 0-0-фенотипу к другому однообразному состоянию по доместикационному 3-3-фенотипу обнаружен, в частности, у овец (монгольская и остфризская породы) и свиней (китайская мейшан и крупная белая породы) (Ланкин и др., 1988; Ланкин, 1996; Ланкин, Буиссу, 2001).

Таким образом, результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что пищевая мотивация и регуляторное взаимодействие «генотип–пищевая мотивация» образуют

постоянный источник средовой изменчивости мотивированного страхом к человеку поведения, присутствующий у разных видов одомашниваемых и домашних животных (Козловская, 1974; Rekila *et al.*, 1997; Ланкин, Буиссу, 2001). Вклад данного взаимодействия превалирует в частном разнообразии этого адаптивного поведения, наблюдаемом на одном уровне пищевого возбуждения у свиней. Предложен комплексный подход к снижению влияния индуцируемой этим взаимодействием модификационной изменчивости реакции удаления, сочетающий новые способы выявления, задания и классификации ее внутривидового фенотипического разнообразия (Ланкин, Буиссу, 2000). Общие для разных видов животных свойства индивидуальной изменчивости реакции удаления (Ланкин, Буиссу, 2001) учтены в феноменологических моделях, необходимых для повышения объективности ее генетических исследований и развития надежных методов отбора лучших поведенческих генотипов. Прямое доказательство вытекающей из этих моделей гипотезы майоргенного контроля пассивно-оборонительного поведения требует проведения гибридологических экспериментов со скрещиванием «фиксированных» поведенческих фенотипов, существующих у разных видов сельскохозяйственных животных (Ланкин, 1996; Ланкин, Буиссу, 2001).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен M.F. Bouissou, J.P. Signoret (INRA, Tour – Nouzilly, France), J. Naveau, T. Burlot (PenArLan, Maxent, France) за помощь в организации эксперимента.

ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский В.В., Ротенберг В.С. Влияние различных типов поведенческих реакций и эмоциональных состояний на патофизиологические и клинические синдромы // Усп. физиол. наук. 1993. Т. 9. № 3. С. 49–72.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1982. С. 38–44.
- Козловская М.М. Выявление психотропной активности на модели экспериментально вызванных сдвигов эмоционального состояния // Нейрофармакологическая регуляция системных процессов. Л.: Наука, 1974. С. 12–29.

- Ланкин В.С. Доместикационное поведение и его адаптивное значение у копытных животных. Новосибирск: Наука, 1996. 172 с.
- Ланкин В.С. Доместикационное поведение овец // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1119–1125.
- Ланкин В.С. Роль доместикационного поведения в формировании долговременных адаптаций гипоталамо-гипофизарно-адренкортикальной системы у овец // Усп. соврем. биологии. 2000. Т. 120. № 4. С. 340–347.
- Ланкин В.С. Генетика поведения по отношению к человеку домашних свиней // Докл. РАСХН. 2008. № 2. С. 45–49.
- Ланкин В.С. Генетические компоненты поведения домашних свиней по отношению к человеку // Докл. РАСХН. 2010. № 1. С. 43–46.
- Ланкин В.С., Боуиссу М.Ф. Способ выявления и отбора стрессоустойчивых животных // Бюл. изобретений. № 8. 2000. Патент РФ № 2146444.
- Ланкин В.С., Буиссу М.-Ф. Факторы изменчивости доместикационного поведения у животных продуктивных видов // Генетика. 2001. Т. 37. № 7. С. 947–961.
- Ланкин В.С., Буиссу М.-Ф., Навю Ж. и др. Факторы изменчивости доместикационного поведения свиней специализированных линий // С.-х. биология. 2007. № 4. С. 34–52.
- Ланкин В., Стакан Г., Хинковски Ц. и др. Влияние изменчивости оборонительного поведения на молочную продуктивность овец // Междунар. с.-х. журнал. 1988. № 4. С. 64–67.
- Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.
- Стакан Г.А., Мартынова В.Н., Соскин А.А., Чернов Л.Л. Изменчивость и наследование поведения у тонкорунных овец. Сообщение II. Изучение характера наследования доместикационного поведения и корреляций поведения с признаками продуктивности у тонкорунных овец // Генетика. 1976. Т. 12. № 11. С. 35–43.
- Фолкнер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат, 1985. 486 с.
- Adam T.C., Epel E.S. Stress, eating and the reward system // *Physiol. Behav.* 2007. V. 91. P. 449–458.
- Albert F.W., Carlborg O., Plusnina I. *et al.* Genetic architecture of tameness in a rat model of animal domestication // *Genetics*. 2009. V. 182. P. 541–554.
- Bell A.M., Hankison S.J., Laskowski K.L. The repeatability of behaviour: a meta-analysis // *Anim. Behav.* 2009. V. 77. P. 771–783.
- Bigelow J.A., Houpt T.R. Feeding and drinking patterns in young pigs // *Physiol. Behav.* 1988. V. 43. No. 1. P. 99–109.
- Boissy A., Fisher A.D., Bouix J. *et al.* Genetics of fear in ruminant livestock // *Livest. Prod. Sci.* 2005. V. 93. P. 23–32.
- Caldwell H.K., Lee H.-J., Macbeth A.H., Young S. Vasopressin: behavioral roles of an «original» neuropeptide // *Prog. Neurobiol.* 2008. V. 84. P. 1–24.
- Engel E., Treit D. Dissociation of the anxiolytic-like effects of Avpr1a and Avpr1b receptor antagonists in dorsal and ventral hippocampus // *Neuropeptides*. 2008. V. 42. P. 411–421.
- Fordyce J.A. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity // *J. Exp. Biol.* 2006. V. 209. P. 2377–2383.
- Forkman B., Boissy A., Meunier-Salaun M.-C. *et al.* A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses // *Physiol. Behav.* 2007. V. 92. P. 340–374.
- Gutierrez-Gil B., Ball N., Burton D. *et al.* Identification of quantitative trait loci affecting cattle temperament // *J. Hered.* 2008. V. 99. P. 629–638.
- Hiendleder S., Thomsen H., Reinsch N. *et al.* Mapping of QTL for body conformation and behavior in cattle // *J. Hered.* 2003. V. 94. P. 496–506.
- Holmes I.S., Hastings I.M. Behavioural changes as a correlated response to selection // *Genet. Res. Camb.* 1995. V. 66. P. 27–33.
- Kerje S., Carlborg O., Jacobsson L. *et al.* The twofold difference in adult size between the red junglefowl and White Leghorn chickens is largely explained by a limited number of QTLs // *Animal Genet.* 2003. V. 34. P. 264–274.
- Kukekova A.V., Trut L.N., Chase K. *et al.* Measurement of segregating behaviors in experimental silver fox pedigrees // *Behav. Genet.* 2008. V. 38. No. 2. P. 185–194.
- Mignon-Grasteau S., Boissy A., Bouix J. *et al.* Genetics of adaptation and domestication in livestock // *Livest. Prod. Sci.* 2005. V. 93. P. 3–14.
- Moretz J.A., Martins E.P., Robison B.D. Behavioral syndromes and the evolution of correlated behavior in zebrafish // *Behav. Ecol.* 2007. V. 18. P. 556–562.
- Price E.O. Behavioral genetics and the process of animal domestication // *Genetics and the Behavior of Domestication Animals* / Ed. T. Grandin/ N.Y.: Acad. Press, 1998. P. 31–66.
- Reale D., Reader S.M., Sol D. *et al.* Integrating animal temperament within ecology and evolution // *Biol. Rev.* 2007. V. 82. P. 291–318.
- Rekila T., Harri M., Ahola L. Validation of the feeding test as an index of fear in farmed blue (*Alopex lagopus*) and silver foxes (*Vulpes vulpes*) // *Physiol. Behav.* 1997. V. 62. No. 3. P. 805–810.
- Rothschild M.E., Ruvinsky A. *The Genetics of the Pig*. CAB International. USA, N.Y. 1998. 611 p.
- Rubin C.-J., Zody M.C., Eriksson J. *et al.* Whole-genome resequencing reveals loci under selection during chicken domestication // *Nature*. 2010. V. 464. No. 7288. P. 587–593.
- Schutz K.E., Kerje S., Jacobsson L. *et al.* Major growth QTLs in fowl are related to fearful behavior: possible genetic links between fear responses and production traits in a Red Junglefowl × White Leghorn intercross // *Behav. Genet.* 2004. V. 34. P. 121–130.
- Sih A., Bell A., Johnson J.C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview // *Trends Ecol. Evol.* 2004. V. 19. No. 7. P. 372–378.
- Sokoloff G., Parker C.C., Lim J.E., Palmer A.A. Anxiety and fear in a cross of C57BL/6J and DBA/2J mice: mapping overlapping and independent QTL for related traits // *Genes, Brain, Behav.* 2011. V. 10. P. 604–614.
- Valdar W., Solberg L. C., Gauguier D. *et al.* Genetic and environmental effects on complex traits in mice // *Genetics*. 2006. V. 174. P. 959–984.
- Veenema A.H., Meijer O.C., de Kloet E.R., Koolhaas J.M. Genetic selection for coping style predicts stressor suscep-

- tibility // *J. Neuroendocrinol.* 2003. V. 15. P. 256–267.
- Wahlsten D., Metten P., Crabbe J.C. A rating scale for wildness and ease of handling laboratory mice: results for 21 inbred strains tested in two laboratories // *Genes, Brain, Behav.* 2003a. V. 2. P. 71–79.
- Wahlsten D., Metten P., Phillips T.J. *et al.* Different data from different labs: lessons from studies of gene-environment interaction // *J. Neurobiol.* 2003b. V. 54. P. 283–311.
- Waiblinger S., Boivin X., Pedersen V. *et al.* Assessing the human-animal relationship in farmed species: A critical review // *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2006. V. 101. P. 185–242.
- Wren A., Jensen P. A growth QTL on chicken chromosome 1 affects emotionality and sociality // *Behav. Genet.* 2010. V. 41. P. 303–311.
- Wright D., Rubin C.-J., Barrio A.M. *et al.* The genetic architecture of domestication in the chicken: effects of pleiotropy and linkage // *Molec. Ecol.* 2010. V. 19. P. 5140–5156.

GENOTYPIC AND MODIFICATIONAL VARIABILITY OF THE PASSIVE DEFENSE RESPONSE TO HUMANS IN DOMESTIC PIGS

V.S. Lankin

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: lankin@bionet.nsc.ru

Summary

A comparative study of the role of feeding motivation in the phenotypic expression and variation of the passive response to humans in specialized crossbred pigs: Laconi, paternal line, and unique sino-european Tiameslan, maternal one, was carried out. It was found that the genotype-feeding motivation interaction represented a factor of environmental variation of this behavior inseparable from ethological tests. The contribution of the interaction averages 60 % of total phenotypic variation of defensive behavior in pigs of both lines. An integrated approach is proposed to minimize modification variability in such adaptive behavior. It adequately describes its genotypic diversity in farm animals.

Key words: pigs, interaction genotype-environment, reaction of withdrawal from human, phenotypic variability, genotypic and environmental differences.