

ЗООТЕХНИЯ, АКВАКУЛЬТУРА, РЫБНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 636.4:636.066

МАЙОРГЕННЫЙ КОНТРОЛЬ ПАССИВНО-ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПО ОТНОШЕНИЮ К ЧЕЛОВЕКУ У МИНИ-СВИНЕЙ СЕЛЕКЦИИ ИЦиГ

^{1,2}В. С. Ланкин, доктор биологических наук

¹Институт цитологии и генетики СО РАН

²Новосибирский государственный аграрный университет

E-mail: lankin@bionet.nsc.ru

Ключевые слова: мини-свиньи, реакция удаления от человека, полиморфизм, майоргенный контроль, факторы среды

Реферат. Изучали доместикационное поведение (ассоциированные пищевые и пассивно-оборонительные реакции по отношению к человеку) в зависимости от влияния факторов наследственности и среды у двух смежных поколений мини-свиней, созданных в ИЦиГ СО РАН. В качестве стандартного аверсивного стимула использовали присутствие человека при кормлении животных в группе или индивидуально спустя 14–16 или 2 ч после кормления. Установлено, что эти условия выявляют у мини-свиней фено- и генотипические различия по реакции страха к человеку. Изученные факторы ранжируются по относительному вкладу в общую изменчивость доместикационного поведения в следующем порядке: возраст (0,4%), пол (0,6%), социальная изоляция (1,9–2,8%), генотип хряка (13,6%). Впервые показано существование у мини-свиней наследственного дискретного полиморфизма этого поведения, включающего три класса фенотипов. Пол и возраст не влияют на изменчивость этого поведения у поросят в период с 1,5 месяца до полового созревания. Социальная изоляция достоверно влияет на проявление реакции страха у поросят только в 1,5-месячном возрасте. Установлено, что, как и у свиней заводских пород, наблюдаемое разнообразие доместикационного поведения у мини-свиней адекватно описывается моделью майоргенного наследования, контролируемого аутосомным диаллельным локусом главного эффекта FWH. Сделан вывод, что наследственный полиморфизм доместикационного поведения представляет новый резерв адаптивной изменчивости для селекционного совершенствования приспособленности и создания оптимальных лабораторных линий мини-свиней.

Актуальной задачей для разведения миниатюрных свиней является создание генетически «добронравных» и легко управляемых лабораторных линий этих животных [1–3]. Препятствием к решению данной перспективной задачи оказывается практическое отсутствие сведений об эмоциональном поведении мини-свиней, в частности, о пассивно-оборонительном поведении по отношению к человеку, сопряженном с реактивностью гипофизарно-надпочечниковой системы к стрессовым воздействиям [3, 4].

Литературные сведения о поведении мини-свиней ИЦиГ ограничиваются предварительными

данными об их эмоциональном поведении в тесте «открытое поле» [5]. Другой причиной, сдерживающей использование в селекции мини-свиней пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку, главным компонентом которого является мотивированная страхом реакция удаления от человека, оказывается ограниченность данных о его генетическом контроле, традиционно рассматриваемом у них как полигенный [3]. Вместе с тем, в исследованиях, учитывающих зависимость проявления реакции удаления от влияния пищевой мотивации, был впервые обнаружен дискретный генетический полиморфизм домести-

кационного поведения и показан его вероятный майоргенный контроль у свиней двух специализированных кроссбредных линий [6, 7]. Было высказано предположение о существовании у продуктивных свиней гена главного эффекта *F_{WH}* (fear-motivated withdrawal from human) с аллелями *c* (calm) и *f* (fearful), обуславливающими альтернативное выражение реакции удаления у особей крайних фенотипов: спокойного доместикационного и трусливого «дикого». Очевидно, что изучение доместикационного поведения у мини-свиней, контрастно отличающихся по развитию продуктивных признаков от свиней заводских пород, открывает уникальную возможность для оценки реалистичности этой гипотезы и ее общности для разных пород этих животных.

Цель настоящего исследования – изучить доместикационное поведение в зависимости от влияния факторов наследственности и среды и оценить правомерность гипотез, объясняющих характер наследования и генетический контроль этого поведения у мини-свиней ИЦиГ.

Предполагали при этом, что, как и у свиней заводских пород, наблюдаемое разнообразие доместикационного поведения у мини-свиней определяется его промежуточным наследованием, контролируемым аутосомным диаллельным локусом главного эффекта *F_{WH}*: особи с генотипом *cc* имеют доместикационный 3–3-фенотип, с генотипом *ff* – «дикий» 0–0-фенотип, с генотипом *cf* – фенотип промежуточного поведения, со средним между крайними фенотипами проявлением реакции удаления [6, 7].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на четырех отличающихся по полу и возрасту (1,5 и 4,1 месяца) группах молодняка мини-свиней, находившихся на экспериментальной свиноферме ЦКП ИЦиГ СО РАН. Доместикационное поведение определяли по стандартному методу, описанному повсеместно [7, 8]. Для выявления средовых влияний пищевой мотивации и зоосоциальной иерархии на проявление реакции удаления от человека поросят тестировали сначала через 14–16 ч и спустя 2–3 дня через 2 ч после кормления в группе сверстников (I тест, «в группе»), затем через 5–6 суток еще два раза по той же технике, но уже индивидуально, при кратковременной изоляции (3–5 мин) от сверстников (II тест, «индивиду-

ально»). Тестирования мини-свиней проводили в их «домашних» клетках, в условиях свободного поведения, исключающих проявление у них межвидовой агрессии по отношению к человеку. Фенотип доместикационного поведения задавали с помощью объединенных отметок реакции удаления у индивидуальных животных, полученных в разных тестированиях, например, первом и втором (оценка за I тест) или первом и четвертом, называемых оценками поведения. Использование оценок позволяет учитывать различия в чувствительности животных к простому и комбинированному действию пищевой мотивации и социальной изоляции. Особей с не зависящим от влияний этих факторов «константным» отсутствием реакции удаления относили к доместикационному 3–3-фенотипу (оценка поведения 3–3, ранг 10), а с «константно» выраженной реакцией – к «дикому» 0–0-фенотипу (оценка 0–0, ранг 1). Всех других особей выделяли в I–X класс фенотипов промежуточного поведения (оценки от 1–0 до 3–2, ранги от 2 до 9). При проверке генетических гипотез особей крайних классов относили к гомозиготным генотипам с генотипическим значением $|a|$, равным 4,5, и средним рангом $X_0 = 5,5$. Особей I–X класса относили к гетерозиготным генотипам с генотипическим значением, варьирующим в зависимости от состава групп. В расчетах использовали стандартные формулы популяционного метода генетического анализа [9]. Все этапы обработки данных проводили по пакету программ STATISTICA 6.1 для Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Наследственная обусловленность доместикационного поведения. Разнообразие этого поведения существует у всех изученных групп молодняка мини-свиней (табл. 1). Диапазон внутригрупповой изменчивости поведения включает три класса фенотипов и не зависит от пола, возраста поросят или различий в среде их тестирования. Вместе с тем в отличие от заводских пород разнообразие поведения у мини-свиней характеризуется достоверно более высокой, в среднем на 18–26%, концентрацией «дикого» 0–0-фенотипа, чем доместикационного 3–3-фенотипа [7]. Наследственную природу наблюдаемого разнообразия поведения доказывает его достоверная зависимость у самок и самцов в 1,5-месячном

возрасте от влияния вкладов генотипов хряков (табл. 2, дисперсионный комплекс I).

Влияние пола и возраста. Пол и возраст статистически значимо не влияют на изменчивость поведения у молодняка мини-свиней (см. табл. 2, комплексы I–IV). Последнее предполагает возрастную стабильность индивидуального проявления реакции удаления от человека у самок и самцов в период до 4-месячного возраста. Действительно, средний ранг поведения за два

(I + II) теста и за первое и четвертое тестирования достоверно не отличался у них в обоих возрастах. Распределения фенотипов поведения за первое и четвертое тестирования у самок и самцов в 1,5 и 4,1 месяца также достоверно не отличаются. Другим подтверждением этого предположения служит высокая повторяемость ранга поведения от I ко II тесту у поросят в 1,5-месячном и 4,1-месячном возрасте – 0,709 ($P < 0,001$; $N = 108$) и 0,660 ($P < 0,001$; $N = 50$) соответственно.

Таблица 1

Разнообразие доместикационного поведения в разной среде тестов у мини-свиней

Пол, возраст (n)	Тест/тестирование	Распределение (%) по классам поведения			$\Delta (3-3 - 0-0)\%$	$X \pm s_x$	$CV \pm s_{cv} \%$
		3-3	I-X	0-0			
Самки, 1,5 мес (53)	I	13,2	50,9	35,8	- 22,6**	3,80±0,44	83,90±8,15
	II	15,1	20,8	64,2	- 49,1***	3,00±0,47	113,30±11,0
	I-е и 4-е ¹	18,9	45,3	35,8	- 16,9*	4,00±0,47	86,00±8,35
	I + II ²	14,2	35,8	50,0	- 35,8***	3,40±0,32	97,10±6,67
Эффект среды: $\Delta (I-II)^3$		- 1,9	30,1**	- 28,4**	---	0,8	- 29,4*
Самцы, 1,5 мес (55)	I	21,8	41,8	36,4	- 14,6	4,50±0,49	80,40±7,74
	II	18,2	23,6	58,2	- 40,0***	3,40±0,48	108,80±10,5
	I-е и 4-е	21,8	41,8	36,4	- 14,6	4,40±0,47	78,40±7,55
	I + II	20,0	32,7	47,3	- 27,3***	4,00±0,34	90,40±6,10
Эффект среды: $\Delta (I-II)$		3,6	18,2*	- 21,8*	---	1,1	- 28,4*
Самки и самцы, 1,5 мес (108)	I	17,6	46,3	36,1	- 18,5**	4,20±0,33	83,40±5,70
	II	16,7	22,2	61,1	- 44,4***	3,20±0,33	110,60±7,56
	I-е и 4-е	20,4	43,5	36,1	- 15,7*	4,20±0,33	81,70±5,58
	I + II	17,1	34,3	48,6	- 31,5***	3,70±0,24	93,80±4,51
Эффект среды: $\Delta (I-II)$		0,9	24,1**	- 25,0**	---	1,0*	- 27,2**
Самки, 4,1 мес (27)	I	22,2	55,6	22,2	0,0	5,00±0,70	73,00±9,93
	II	18,5	44,4	37,0	- 18,5	3,80±0,66	90,80±12,36
	I-е и 4-е	18,5	51,9	29,6	- 11,1	3,90±0,63	84,10±11,45
	I + II	20,4	50,0	29,6	- 9,2	4,40±0,49	81,10±7,80
Эффект среды: $\Delta (I-II)$		3,7	11,2	- 15,0	---	1,2	- 17,8
Самцы, 4,1 мес (23)	I	21,7	43,5	34,8	- 13,1	4,50±0,79	84,20±12,42
	II	17,4	43,5	39,1	- 21,7	3,30±0,71	102,70±15,2
	I-е и 4-е	17,4	30,4	52,2	- 34,8*	3,50±0,72	98,30±14,49
	I + II	19,6	43,5	37,0	- 17,4	3,90±0,53	92,30±9,63
Эффект среды: $\Delta (I-II)$		4,3	0,0	- 4,3	---	1,2	- 18,5
Самки и самцы, 4,1 мес (50)	I	22,0	50,0	28,0	- 6,0	4,80±0,52	76,70±7,67
	II	18,0	44,0	38,0	- 20,0*	3,60±0,48	94,20±9,42
	I-е и 4-е	18,0	42,0	40,0	- 22,0*	3,70±0,47	90,00±9,00
	I + II	20,0	47,0	33,0	- 13,0*	4,20±0,36	85,00±6,01
Эффект среды: $\Delta (I-II)$		4,0	6,0	- 10,0	---	1,2	- 17,5
Самки и самцы, 1,5 и 4,1 мес (158)	I	19,0	47,5	33,5	- 14,5**	4,40±0,28	79,60±4,48
	II	17,1	29,1	53,8	- 36,7***	3,30±0,27	104,30±5,87
	I-е и 4-е	19,6	43,0	37,3	- 17,7***	4,10±0,27	83,40±4,69
	I + II	18,0	38,3	43,7	- 25,7***	3,80±0,20	92,20±3,67
Эффект среды: $\Delta (I-II)$		1,9	18,4	-20,3**	---	1,1**	- 24,7***

¹Распределения по оценкам поведения за первое и четвертое тестирования. ²Распределения по объединенным оценкам доместикационного поведения за I и II тесты. ³Реакцию на стресс социальной изоляции (эффект среды) оценивали разностью параметров распределений, выявленных в I и II тестах, сбалансированных по изменениям в уровне пищевой мотивации у свиней. n – объем выборки; Здесь и в табл. 3: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Остальные объяснения – в тексте.

Таблица 2

Факторы изменчивости доместикационного поведения у мини-свиней

Источник вариации	Степени свободы	Средний квадрат	Сила влияния, %	F	p
Изменчивость индивидуальных оценок доместикационного поведения. Самки и самцы в возрасте 1,5 мес					
1. Генотип хряка	2	175,59	13,6	16,92	0,001
2. Пол	1	14,12	0,5	1,36	Н/д
3. Социальная изоляция ¹	1	25,10	1,0	2,42	Н/д
Ошибка	204	10,38	81,8	Нет	Нет
Суммарное факториальное влияние	11	40,03	17,0	3,86	0,001
Ia. Самки и самцы в возрасте 1,5 мес					
1. Пол	1	16,23	0,6	1,37	Н/д
2. Социальная изоляция	1	49,63	1,9	4,18	0,042
Ошибка	212	11,88	97,3	Нет	Нет
Суммарное факториальное влияние	3	22,86	2,6	1,92	Н/д
Iб. Самки и самцы в возрасте 4,1 мес					
1. Пол	1	5,12	0,4	0,40	Н/д
2. Социальная изоляция	1	35,65	2,8	2,80	0,098
Ошибка	96	12,75	96,7	Нет	Нет
Суммарное факториальное влияние	3	13,6	3,2	1,07	Н/д
Iв. Самки и самцы в возрасте 1,5 мес					
1. Социальная изоляция	1	50,07	1,9	4,22	0,041
Ошибка	214	11,86	98,1	Нет	Нет
Iг. Самки и самцы в возрасте 1,5 и 4,1 мес					
1. Пол	1	0,15	0,0	0,01	Н/д
2. Возраст	1	15,79	0,4	1,30	Н/д
3. Социальная изоляция	1	79,14	2,0	6,51	Н/д
Ошибка	308	12,15	96,7	Нет	Нет
Суммарное факториальное влияние	7	16,41	3,0	1,35	Н/д

¹Реакцию на стресс социальной изоляции оценивали сравнением изменчивости индивидуальных оценок поведения в I и II тестах. Недостовверные взаимодействия факторов опущены. Силу влияния оценивали по Плохинскому; Н/д – недостоверно.

Влияние социальной изоляции. Кратковременная изоляция оказывает достоверное стрессорное действие на изменчивость поведения у мини-свиней только в 1,5-месячном возрасте (см. табл. 2, комплексы Ia, Ib). Этот факт подтверждает и однофакторный дисперсионный анализ (комплекс Iv). Стресс изменяет распределения частот фенотипов поведения во II тесте у самок ($\chi^2=11,7$; d.f.=2; $P<0,01$) и самцов ($\chi^2=5,9$; d.f.=2; $P<0,05$) этого возраста. При этом действие стресса увеличивает частоту 0–0-фенотипа во II тесте по сравнению с I на 79,3% ($P<0,05$) у самок и на 60,0% ($P<0,05$) у самцов.

Неблагоприятным результатом действия стресса изоляции является усиление внутригрупповой вариабельности доместикационного поведения у мини-свиней (см. табл. 1). Так, по сравнению с «фоновой» вариабельностью (CV в пределах 73–84%) этого поведения при тестировании «в группе» его коэффициент вариации у самок и самцов во II тесте (CV 91–113%) увеличился

в среднем на 31% ($P<0,001$). Тенденция к снижению такого неблагоприятного действия стресса достигается при объединении распределений за I и II тесты. Более эффективным способом снижения средовой вариабельности поведения оказывается использование его оценок за первое (14–16 ч голодания, «в группе») и четвертое (2 ч, «индивидуально») тестирования, учитывающие изменения в поведении при стрессе у индивидуальных животных. В этом случае коэффициент вариации поведения (CV 78–98%) снижается практически до фоновых значений. Выясняется также, что распределения за первое и четвертое тестирования достоверно не отличаются от распределений фенотипов за два теста у самок и самцов обеих поколений.

Генетические гипотезы. В соответствии с известным отсутствием систематического отбора мини-свиней ИЦиГ по поведению [1], все изученные выборочные распределения фенотипов доместикационного поведения находятся в равно-

веси Харди-Вайнберга (табл. 3). При этом частоты аллелей локуса *FWH* достоверно не отличаются от их равновероятной (0,5) частоты. Тем не менее в объединенной выборке самок и самцов

обеих поколений концентрация аллеля *c* была ниже на 25% ($P < 0,001$), чем аллеля *f*; контролирующего проявление реакции страха к человеку у мини-свиней.

Таблица 3

Параметры генетической структуры стада по доместикационному поведению у мини-свиней

Пол, возраст (число наблю- дений) ¹	Фактический ранг поведения (X±s)		Расчетные оценки параметров				Равновесие Харди- Вайнберга (d.f. = 1)
			частота аллеля с	геноти- пическое значение	степень домини- рования ²	эффектив- ное число аллелей	
	по стаду	I–X класс	p±s	d	D%	Na	χ ² ; P
Самки, 1,5 мес (53)	4,00±0,47	3,90±0,39	0,415±0,048	- 1,6**	-35,6	1,94	0,240; > 0,05
Самцы, 1,5 мес (55)	4,40±0,47	4,60±0,32	0,427±0,047	- 0,9 *	- 20,0	1,96	1,163; > 0,05
Самки и самцы (108)	4,20±0,33	4,30±0,26	0,421±0,034	-1,2 **	- 26,7	2,00	1,248; > 0,05
Самки, 4.1 мес (54)	4,40±0,49	4,10±0,45	0,454±0,048	- 1,4 *	- 30,9	1,98	0,002; > 0,05
Самцы, 4,1 мес (46)	3,90±0,53	3,70±0,53	0,413±0,051	- 1,8 **	- 40,0	1,94	0,513; > 0,05
Самки и самцы (100)	4,20±0,36	3,90±0,34	0,435±0,035	- 1,6 ***	- 34,8	1,97	0,200; > 0,05
Все самки и самцы (208)	4,20±0,24	4,10±0,21	0,428±0,024	- 1,4 ***	- 31,1	1,96	1,245; > 0,05

¹Для молодняка в возрасте 1,5 мес параметры рассчитывали по оценкам за 1-е и 4-е тестирования, для молодняка в возрасте 4,1 мес – по оценкам поведения за два теста. ²Среднюю степень доминирования рассчитывали по формуле: $D = d/a$, где генотипическое значение гетерозигот *d* равно величине разности между фактическим средним рангом у гетерозиготных фенотипов I–X класса и средним рангом (5,5) у 3–3- и 0–0-фенотипов; *p* и *q* – частоты аллелей *c* и *f* локуса *FWH*. Остальные объяснения – в тексте.

При анализе гипотезы промежуточного наследования доместикационного поведения ожидали, что теоретическое среднее значение экспрессивности реакции удаления должно находиться внутри 95%-го доверительного интервала ее фактической величины у гетерозиготных фенотипов среднего I–X класса (см. табл. 3). Обнаружили, что ранг поведения у всех фенотипов среднего класса достоверно отклоняется от ожидаемого значения в сторону его меньших значений, что указывает на неполное доминирование аллеля *f* у поросят в 1,5- и 4,1-месячном возрасте. Средняя степень доминирования (*D*) этого аллеля варьирует от 27 до 35%. Таким образом, у молодняка мини-свиней наблюдается промежуточное наследование по типу неполного доминирования реакции удаления от человека. Расчетное число эффективных аллелей также соответствует ожидаемому из гипотезы. Аналогичный характер наследования этого поведения был обнаружен ранее у 4,6-месячных свинок линии лакони [6].

Согласно гипотезе майоргенного контроля, ожидали, что главный эффект единичного диал-

ельного локуса главного эффекта *FWH* должен проявляться в разной фенотипической экспрессии реакции удаления у гомозиготных фенотипов крайних классов и полностью описываться разностью их фактических частот [6]. Более того, в случае адекватности модели майоргенного контроля разность частот аллелей предполагаемого майоргена должна соответствовать разности фактических частот 3–3- и 0–0-фенотипов [7]. Действительно, обнаружили, что разность частот аллелей совпадает с величиной разности частот фенотипов крайних классов у всех изученных групп мини-свиней (см. табл. 1, 3). Выяснилось также, что частота аллеля *c*, контролирующего отсутствие реакции страха к человеку, функционально ($r = 1,0$; $N = 7$) зависит от разности частот 3–3- и 0–0-фенотипов крайних классов поведения. Очевидно, что, как и у «нормальных» продуктивных свиней, у мини-свиней изменения в соотношении частот крайних фенотипов определяют изменения в генетической структуре по поведению [7]. В частности, показанное увеличение частоты аллеля *f* может быть следствием кос-

венного положительного отбора особей «дикого» фенотипа при селекции мини-свиней на низкую живую массу, положительно взаимосвязанную с отсутствием страха к человеку у животных [10]. Таким образом, полиморфный ген *FWH* закономерно маркирует дискретную фенотипическую изменчивость этого поведения, адекватно описываемую его феноменологическими моделями у свиней разных пород [7]. Прямое доказательство гипотезы майоргенного контроля требует проведения гибридологических экспериментов со скрещиванием «фиксированных» поведенческих фенотипов, существующих у разных видов сельскохозяйственных животных [8].

ВЫВОДЫ

1. Впервые дано качественное и количественное описание разнообразия пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку, дополненное анализом влияния факторов наследственности и среды на изменчивость этого поведения у молодняка мини-свиней ИЦиГ СО РАН.
2. У мини-свиней существует наследственный дискретный полиморфизм поведения по от-

ношению к человеку, устойчиво сохраняющийся у самок и самцов в период онтогенеза с 1,5- до 4,1-месячного возраста.

3. Установлено, что, как и у свиней заводских пород, полиморфизм поведения по отношению к человеку у мини-свиней адекватно описывается моделью майоргенного наследования, контролируемого единичным аутосомным диаллельным локусом главного эффекта *FWH* (fear-motivated withdrawal from human) с аллелями *c* (calm) и *f* (fearful), обуславливающими альтернативное выражение реакции удаления у особей контрастных поведенческих фенотипов.
4. Приведены генетические параметры стада по пассивно-оборонительному поведению по отношению к человеку, указывающие на равновесные концентрации аллелей локуса *FWH* и неполное доминирование аллеля *f* (fearful) у молодняка разных поколений мини-свиней ИЦиГ.

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.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Тихонов В. Н. Лабораторные мини-свиньи: генетика и медико-биологическое использование / Ин-т цитологии и генетики СО РАН. – Новосибирск, 2010. – 304 с.
 2. Станкова Н. В., Капанадзе Г. Д. Селекционно-генетическая и экспериментальная работа с мини-свиньями светлогорской популяции // Биомедицина. – 2012. – № 1. – С. 49–53.
 3. Kohn F., Sharifi A. R., Simianer H. Genetic analysis of reactivity to humans in Gottingen minipigs // Appl. Anim. Behav. Sci. – 2009. – Vol. 120. – P. 68–75.
 4. Genetic selection for coping style predicts stressor susceptibility / A. H. Veenema, O. C. Meijer, E. R. Kloet, J. M. Koolhaas // J. Neuroendocrinol. – 2003. – Vol. 15. – P. 256–267.
 5. Application of 3-D imagings sensor for tracking minipigs in the open field test / V. A. Kulikov, N. V. Khostskin, S. V. Nikitin [et al.] // J. Neurosci. Meth. – 2014. – Vol. 235. – P. 219–225.
 6. Ланкин В. С. Генетика поведения по отношению к человеку домашних свиней // Докл. РАСХН. – 2008. – № 2. – С. 45–49.
 7. Ланкин В. С. Генотипическая и модификационная изменчивость пассивно-оборонительного поведения домашних свиней по отношению к человеку // Вавил. журн. генетики и селекции. – 2013. – Т. 17, № 3. – С. 452–468.
 8. Ланкин В. С., Буиссу М. Ф. Факторы изменчивости доместикационного поведения у животных продуктивных видов // Генетика. – 2001. – Т. 37, № 7. – С. 947–961.
 9. Фолкнер Д. С. Введение в генетику количественных признаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.
 10. Velie B. D., Maltecca C., Cassidy J. P. Genetic relationships among pig behavior, growth, backfat, and loin muscle area // J. Anim. Sci. – 2009. – Vol. 87. – P. 2767–2773.
-
1. Tikhonov V. N. *Laboratrynye mini-svin'i: genetika i mediko-biologicheskoe ispol'zovanie*. In-t tsitologii i genetiki SO RAN. Novosibirsk, 2010. 304 p.
 2. Stankova N. V., Kapanadze G. D. *Seleksionno-geneticheskaya i eksperimental'naya rabota s mini-svin'yami svetlogorskoy populyatsii* [Biomeditsina], no. 1 (2012): 49–53.

3. Kohn F., Sharifi A.R., Simianer H. Genetic analysis of reactivity to humans in Gottingen minipigs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, Vol. 120 (2009): 68–75.
4. Veenema A.H., Meijer O.C., Kloet E.R., Koolhaas J.M. Genetic selection for coping style predicts stressor susceptibility. *J. Neuroendocrinol.*, Vol. 15 (2003): 256–267.
5. 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.*, Vol. 235 (2014): 219–225.
6. Lankin V.S. *Genetika povedeniya po otnosheniyu k cheloveku domashnikh sviney* [Dokl. RASHN], no. 2 (2008): 45–49.
7. Lankin V.S. *Genotipicheskaya i modifikatsionnaya izmenchivost' passivno-oboronitel'nogo povedeniya domashnikh sviney po otnosheniyu k cheloveku* [Vavil. zhurn. genetiki i seleksii], T. 17, no. 3 (2013): 452–468.
8. Lankin V.S., Buissu M.F. *Faktory izmenchivosti domestikatsionnogo povedeniya u zhivotnykh produktivnykh vidov* [Genetika], T. 37, no. 7 (2001): 947–961.
9. Folkoner D.S. *Vvedenie v genetiku kolichestvennykh priznakov*. Moscow: Agropromizdat, 1985. 486 p.
10. Velie B.D., Maltecca C., Cassady J.P. Genetic relationships among pig behavior, growth, backfat, and loin muscle area. *J. Anim. Sci.*, Vol. 87 (2009): 2767–2773.

MAJOR CONTROL OF ICG PIGS' PASSIVE-DEFENSIVE BEHAVIOR TO HUMANS

Lankin V.S.

Key words: mini-pigs, reaction of distance from humans, polymorphism, major control, environmental factor.

Abstract. The paper explores domestic behavior (associated food and passive-defensive responses to humans) affected by heritage factors and environmental factors of two close generation of mini-pigs bred in ICG of SD RAS. The researchers used a human when feeding animals in groups as an aversive stimulation; individual feeding assumed a presence of human 14–16 hours or 2 hours after feeding. The authors found out phenotypic and genotypic differences of mini-pigs in their fear response to a human. The article ranges the factors according to their contribution to general variations of domestic behavior in the following way: age (0.4%), gender (0.6%), social isolation (1.9–2.8%), boar genotype (13.6%). The authors discovered inherited discrete polymorphism of mini-pigs, which includes three classes of phenotypes. Age and gender do not affect behavior variability of piglets from their 1.5-month age to puberty. Social isolation influences fear-response of piglets aged 1.5 month. The model of major inheritance controlled by autosomal diallel locus of the main effect FWH describes efficiently various domestic behavior of mini-pigs. The paper makes conclusion that inherited polymorphism of domestic behavior is a new source of adaptive variability for selective adaptation and efficient laboratory mini-pigs.