

РОЛЬ ГЕНОТИПА И СРЕДЫ В ИЗМЕНЧИВОСТИ ПАССИВНО-ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПО ОТНОШЕНИЮ К ЧЕЛОВЕКУ У МИНИ-СВИНЕЙ СЕЛЕКЦИИ ИЦиГ

В. С. Ланкин, доктор биологических наук
Институт цитологии и генетики СО РАН
E-mail: lankin@bionet.nsc.ru

Ключевые слова: мини-свиньи, реакция удаления от человека, генетические и средовые компоненты, коэффициент наследуемости

Реферат. Изучены генетические и средовые компоненты общей фенотипической изменчивости доместикационного поведения (ассоциированных пищевых и пассивно-оборонительных реакций по отношению к человеку), описываемой моделью майоргенного наследования у мини-свиней ИЦиГ СО РАН. Установлено, что использование параметров аллельного и генотипического разнообразия по майоргену FWH дает надежные оценки показателей популяционной изменчивости этого поведения у мини-свиней в возрасте 1,5 и 4,1 мес. Впервые показано, что, как и у свиней продуктивных пород, основным компонентом генотипического разнообразия доместикационного поведения у мини-свиней является аддитивная генетическая вариация, достоверно ($P < 0,01-0,001$) превышающая доминантную генетическую и общую средовую вариации. Средний вклад аддитивной вариации в генотипическое разнообразие поведения у молодняка этих животных достигает 94,8%. Фенотипическое разнообразие доместикационного поведения у мини-свиней также обусловлено в основном вкладом аддитивной генетической вариации, в среднем в 3,2 раза превышающей относительный вклад средовой вариации. Относительный аддитивный генетический вклад аллелей единичного локуса FWH не зависит от пола или возраста поросят и находится в пределах 71,0–75,6%. Средняя величина коэффициента наследуемости доместикационного поведения у мини-свиней (73,5%) соответствует его средней величине, обнаруженной у продуктивных свиней (77,4%) двух специализированных кроссбредных линий. Сделан вывод, что доместикационное поведение представляет новый резерв адаптивной изменчивости для эффективной селекции лабораторных линий мини-свиней, характеризующихся низкой реактивностью к стрессовым воздействиям и толерантностью к контактам с человеком.

Имеющиеся в научной литературе сведения о генетическом контроле пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку у домашних свиней носят противоречивый характер и не дают полного представления о генетической природе его наблюдаемой изменчивости. Так, результаты исследований на мини-свиньях геттингенской породы указывают на полигенную обусловленность и низкую наследуемость (0,089–0,216) пассивно-оборонительного поведения [1]. В отличие от этого, на свиньях заводских пород показано майоргенное наследование реакции удаления от человека, являющейся главной составляющей мотивированного страхом поведения по отношению к человеку у сельскохозяйственных животных [2–4].

Кроме породных различий, другой причиной противоречивости литературных данных может быть отсутствие надежного способа объективного выявления фенотипического разнообразия ре-

акции удаления в генетически гетерогенных популяциях продуктивных животных [5]. Как у домашних свиней, так и у одомашниваемых пушных зверей обычным свойством этой лабильной оборонительной реакции оказывается высокая вариабельность, маскирующая фенотипическое проявление ее генотипического разнообразия [3–5]. Установлено также, что основным источником средовой (модификационной) вариации этой реакции служит взаимодействие «генотип–пищевая мотивация», ведущее к снижению величины относительного вклада генетических факторов в фенотипическую изменчивость этой поведенческой реакции [4–6].

Для минимизации неблагоприятных средовых влияний пищевой мотивации и ее регуляторных взаимодействий были разработаны специальные способы выявления, задания и классификации внутripородного разнообразия ассоциированных пищевых и пассивно-оборонитель-

ных реакций на человека (доместикационного поведения) у сельскохозяйственных животных [3, 4]. Типичным для породоспецифичного полиморфизма этого поведения оказывается присутствие двух контрастно разных «фиксированных» фенотипов: спокойного «доместикационного» и трусливого «дикого», устойчиво воспроизводимых в гомо- и гетеротипных этологических тестах. Выделение особей таких «фиксированных» фенотипов в два контрастных крайних класса, с независящим от изменений пищевой мотивации «константным» отсутствием/наличием проявления реакции удаления, снизило средовую вариабельность этой реакции, вносимую взаимодействием «генотип–пищевая мотивация». Достигнутое при этом повышение точности определения генотипического разнообразия доместикационного поведения позволило установить существование его дискретного наследственного полиморфизма у разных видов животных, в том числе у мини-свиней ИЦиГ [4, 5].

Особей доместикационного фенотипа отличает присутствие у них набора селекционно-желательных признаков поведения, включающих толерантность к человеку, резистентность к социальной изоляции и отсутствие эмоциональной реакции страха в новой среде, генетически взаимосвязанное со сниженной реактивностью гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы к стрессовым воздействиям у животных [3, 4, 7, 8]. Другим заметным результатом стало обнаружение майоргенного контроля дискретного полиморфизма доместикационного поведения аутосомным диаллельным локусом *FWH* (fear motivated withdrawal from human) с аллелями *c* (calm) и *f* (fearful) у свиней двух кроссбредных линий [2, 9]. Было показано, что разнообразие этого поведения у мини-свиней ИЦиГ также адекватно описывается моделью майоргенного наследования [6]. Полученные при этом характеристики аллельного и генотипического разнообразия по локусу *FWH* позволяют значительно углубить изучение природы наблюдаемой изменчивости доместикационного поведения у мини-свиней.

Цель настоящей работы – сравнительное исследование компонентов общей фенотипической изменчивости доместикационного поведения (ассоциированных пищевых и пассивно-оборонительных реакций по отношению к человеку) у мини-свиней селекции ИЦиГ СО РАН.

Одновременно проверяли ряд следствий из гипотезы генетического контроля диаллель-

ным геном *FWH* промежуточного наследования этого поведения, необходимых для дальнейшей оценки ее надежности. Так, предполагали, во-первых, что использование параметров представленной майоргенной модели обеспечит получение теоретических оценок показателей популяционной изменчивости этого поведения, соответствующих их фактическим значениям у мини-свиней. Во-вторых, что генотипическая изменчивость доместикационного поведения обусловлена в основном вкладом аддитивной генетической вариации, относительный вклад которой в фенотипическое разнообразие этого поведения должен быть больше вкладов доминантной генетической и средовой вариации при известном отсутствии селекции по поведению у мини-свиней ИЦиГ [5].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для реализации поставленных задач использовали этологические данные, ранее полученные нами на 4 отличающихся по полу и возрасту группах молодняка (53 свинки и 55 хрячков в возрасте 1,5 мес, 27 свинок и 23 хрячка в возрасте 4,1 мес) мини-свиней, находившихся на экспериментальной свиноферме ЦКП ИЦиГ СО РАН [5, 6].

Поведение изучали по стандартному методу определения отрицательно сопряженных пищевых и пассивно-оборонительных реакций на человека у разных видов сельскохозяйственных животных [3]. Фенотип доместикационного поведения задавали с помощью объединенных отметок реакции удаления у индивидуальных животных, выявленных в контрастных по уровню пищевой мотивации или эмоционального стрессирования тестированиях, например, в 1-м и 2-м или 3-м и 4-м (оценки за I или II тесты), называемых оценками доместикационного поведения [3, 4].

Поведенческую структуру подопытных групп характеризовали распределением частот фенотипов доместикационного поведения по трем классам. К двум крайним классам относили гомозиготных особей соответственно доместикационного (оценка поведения 3–3, ранг поведения 10) и «дикого» (оценка 0–0, ранг 1) фенотипов [6]. К среднему I–X классу гетерозиготных генотипов относили особей с фенотипом промежуточного поведения (оценки от 1–0 до 3–2, ранги от 2 до 9). Детальное описание по-

веденческой структуры групп, генотипических значений, частот аллелей и степени их доминирования у мини-свиней разных классов дано ранее [6].

Генетические параметры наблюдаемой изменчивости поведения рассчитывали с помощью стандартных формул биометрической генетики [10]. Разложение фенотипических вариантов (σ^2_p) индивидуальных рангов поведения на две генетические (аддитивную σ^2_A , доминантную σ^2_D) и общую средовую (σ^2_E) варианты проводили по принятой для моногенной диаллельной модели формуле: $\sigma^2_p = \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_E$.

Все этапы обработки данных проводили по пакету прикладных программ STATISTICA 6.1 для Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Теоретически ожидаемые оценки среднего популяционного ранга (M) поведения совпадают с его фактической величиной у свинок и хрячков всех подопытных групп (табл. 1). При этом независимо полученные теоретические и фактические значения средних рангов оказываются функционально ($r = 0,997$; $P < 0,001$; $N = 7$) взаимосвязанными. Выясняется также, что полученное с помощью известной формулы ($\sigma^2_A = 1/2 na^2$) расчетное число (n) аддитивно

действующих «эффективных факторов» (локусов) [10] не отличается от ожидаемого из нашей генетической гипотезы числа (единицы). Следовательно, использование данных о частотах аллелей локуса *FWH* и их трех возможных комбинаторных сочетаний обеспечивает получение несмещенных оценок показателей изменчивости поведения по отношению к человеку у мини-свиней.

У животных всех подопытных групп средняя величина эффекта замещения аллеля ($\alpha = 4,3 \pm 0,03$; $n = 7$) статистически значимо ($P < 0,05$) отличается от его теоретической величины ($\alpha = 4,5$), ожидаемой при отсутствии эффекта доминирования аллелей. Очевидно, что обнаруженное расхождение между фактической и теоретической величинами этого параметра обусловлено показанным неполным доминированием аллеля *f* (fearful) локуса *FWH* [6]. Незначительная величина расхождения (4,4%) указывает, что средний эффект замещения аллелей локуса *FWH* обусловлен в основном их аддитивным влиянием на проявление оборонительной реакции у мини-свиней.

Расчетные оценки двух генетических и средовой вариантов приведены в табл. 2. Аддитивная генетическая вариация достоверно не коррелирует с двумя другими вариантами и не зависит от влияний доминирования аллелей и среды.

Таблица 1
Параметры генетической структуры стада по доместикационному поведению у мини-свиней (ремонтное поголовье)

Пол, возраст, (число наблюдений) ¹	Фактические значения параметров		Теоретические оценки параметров ²				
			частота аллеля <i>c</i>	частота гетеро- зигот	эффект замещения аллеля	сред- ний ранг	число эффективных локусов
	$X \pm s_x$	σ^2_p	$P_c \pm s$	$2pq$	α	M	n
Самки, 1,5 мес (53)	$4,0 \pm 0,47$	11,827	$0,415 \pm 0,048$	0,486	4,228	3,96	0,86
Самцы, 1,5 мес (55)	$4,4 \pm 0,47$	12,254	$0,427 \pm 0,047$	0,489	4,369	4,40	0,92
Самки и самцы (108)	$4,2 \pm 0,33$	11,983	$0,421 \pm 0,034$	0,488	4,310	4,20	0,89
Самки, 4,1 мес (54)	$4,4 \pm 0,49$	12,733	$0,454 \pm 0,048$	0,496	4,372	4,40	0,94
Самцы, 4,1 мес (46)	$3,9 \pm 0,53$	12,996	$0,413 \pm 0,051$	0,485	4,187	3,84	0,84
Самки и самцы (100)	$4,2 \pm 0,36$	12,775	$0,435 \pm 0,035$	0,492	4,297	4,15	0,90
Самки и самцы, 1,5 и 4,1 мес (208)	$4,2 \pm 0,24$	12,306	$0,428 \pm 0,024$	0,490	4,298	4,16	0,89

¹ Для 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.

² Средний популяционный ранг определяли по формуле $M = 5,5 + a(p - q) + 2dpq$; средний эффект замещения аллеля по формуле $\alpha = a + d(q - p)$, где 5,5 – средний ранг у гомозиготных 3-3- и 0-0-фенотипов крайних классов поведения, а и d – генотипические значения, p и q – частоты аллелей *c* и *f* локуса *FWH*. Остальные объяснения в тексте.

Таблица 2

Генетические компоненты фенотипической изменчивости доместикационного поведения у мини-свиней (ремонтное поголовье)

Пол, возраст, (число наблюдений)	Теоретические оценки генетических и общей средовой вариации ¹			Компоненты (%) фенотипической вариации ²		
	аддитивной	неаддитивной	средовой			
	$\sigma^2_A = 2pq\alpha^2$	$\sigma^2_D = (2pqd)^2$	σ^2_E	c^2h^2	g^2	e^2
Самки, 1,5 мес (53)	8,680	0,604	2,543	73,4	5,1	21,5
Самцы, 1,5 мес (55)	9,341	0,194	2,179	76,2	1,6	22,2
Самки и самцы (108)	9,056	0,342	2,585	75,6	2,9	21,6
Самки, 4,1 мес (54)	9,476	0,474	2,783	74,4	3,7	21,9
Самцы, 4,1 мес (46)	8,500	0,762	3,734	65,4	5,9	28,7
Самки и самцы (100)	9,076	0,591	3,108	71,0	4,6	24,3
Самки и самцы, 1,5 и 4,1 мес (208)	9,045	0,473	2,788	73,5	3,8	22,7

¹ Общую средовую вариацию оценивали величиной разности $\sigma^2_E = (\sigma^2_P - \sigma^2_G)$ между выборочной фенотипической и генотипической вариансами, последнюю – величиной суммы $(\sigma^2_G = \sigma^2_A + \sigma^2_D)$ двух генетических вариантов.

² Компоненты оценивали величиной отношения аддитивной генетической ($c^2h^2 = \sigma^2_A/\sigma^2_P$), неаддитивной генетической ($g^2 = \sigma^2_D/\sigma^2_P$) и общей средовой ($e^2 = \sigma^2_E/\sigma^2_P$) вариации к соответствующей выборочной фенотипической вариации, принятой за 100%. Остальные объяснения в тексте.

В отличие от этого доминантная генетическая вариация оказывается взаимосвязанной ($r = 0,857$; $P < 0,014$; $N = 7$) со средовой вариацией и, вероятно, участвует в образовании средовой (модификационной) изменчивости пассивно-оборонительного поведения у мини-свиней. В частности, установленное неполное доминирование аллеля f должно вести к появлению фенотипически эквивалентных гомо- и гетерозиготных генотипов, выявляемых при тестировании как один трусливый 0–0-фенотип. Следствиями этого могут быть, во-первых, численное преобладание особей такого фенотипа по сравнению с 3–3-фенотипом и, во-вторых, превышение частоты аллеля f над частотой альтернативного аллеля, что действительно показано для молодняка мини-свиней [6].

У всех подопытных групп аддитивная генетическая вариация значительно больше доминантной генетической вариации и также достоверно больше (F -критерий в пределах от 2,28 до 4,29; $P < 0,01$ – $0,001$) средовой вариации. У самок и самцов обоих возрастов средний вклад аддитивной вариации в общую генотипическую изменчивость поведения достигает $94,8 \pm 0,77\%$ ($n = 7$). Этот факт подтверждает преимущественное аддитивное влияние майоргенного локуса FWH на наследование доместикационного поведения у мини-свиней.

Как и у продуктивных свиней, фенотипическая изменчивость доместикационного поведения у мини-свиней обусловлена в основном относительным вкладом аддитивной генетической вари-

ации, в среднем в 3,2 раза превышающим вклад средовой вариации [9]. Относительный вклад доминантной генетической вариации оказывается незначительным и не превышает в среднем 3,8%. Все выборочные оценки относительного аддитивного генетического вклада, представляющие коэффициент наследуемости в узком смысле этого поведения, находятся в теоретически допустимых пределах. Средняя величина коэффициента наследуемости (73,5%) доместикационного поведения у мини-свиней практически не отличается от его наследуемости у свиней заводских линий и соответствует ее обычной для качественных признаков с дискретной изменчивостью величине [9, 11]. Наблюдающееся при этом сходство коэффициентов наследуемости у мини-свиней в 1,5- и 4,1-месячном возрасте указывает на отсутствие среди них отбора по поведению. Этот факт также подтверждается отсутствием достоверной взаимосвязи между коэффициентом наследуемости поведения и частотой аллеля c ($r = 0,355$; $P > 0,05$; $N = 7$), тем не менее тесно связанной со средним рангом ($r = 0,773$; $P < 0,05$; $N = 7$) поведения у самок и самцов изученных групп.

Таким образом, в настоящей работе впервые проведено сравнительное исследование относительных вкладов генотипа и среды в наблюдаемую изменчивость пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку у мини-свиней. Результаты подтверждают майоргенный контроль доместикационного поведения и его высокую наследуемость, предполагающую эффективность се-

лекции по этому адаптивному поведению для создания оптимизированных по признакам резистентности к стрессам и толерантности к контактам с человеком лабораторных линий мини-свиней.

ВЫВОДЫ

1. Использование майоргенной модели наследования доместикационного поведения (ассоциированных пищевых и пассивно-оборонительных реакций по отношению к человеку) позволяет получать надежные оценки параметров популяционной изменчивости этого поведения у молодняка мини-свиней.

2. Генотипическая изменчивость доместикационного поведения у молодняка мини-свиней представлена в основном аддитивной генетической вариансой (95%), значительно превышающей доминантную генетическую и общую средовую вариансы.

3. Доместикационное поведение имеет высокую наследуемость (65–76%), указывающую на эффективность его использования в селекции мини-свиней.

Работа выполнена на средства федерального бюджета, выделенные на выполнение государственного задания: Бюджетный проект ИЦиГ СО РАН: VI.53.2.1.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. 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.
2. Ланкин В.С. Генетика поведения по отношению к человеку домашних свиней // Докл. Россельхозакадемии. – 2008. – № 2. – С. 45–49.
3. Ланкин В.С., Буиссу М.Ф. Факторы изменчивости доместикационного поведения у животных продуктивных видов // *Генетика*. – 2001. – Т. 37, № 7. – С. 947–961.
4. Ланкин В.С. Генотипическая и модификационная изменчивость пассивно-оборонительного поведения домашних свиней по отношению к человеку // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. – 2013. – Т. 17, № 3. – С. 452–468.
5. 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. – Т. 19, № 5. – С. 613–623.
6. Ланкин В.С. Майоргенный контроль пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку у мини-свиней селекции ИЦиГ // *Вестн. НГАУ*. – 2015. – № 4. – С. 154–160.
7. Ланкин В.С. Доместикационное поведение овец. Роль полиморфизма поведения в регуляции стрессовых реакций // *Генетика*. – 1999. – Т. 35, № 8. – С. 1109–1117.
8. Genetic selection for coping style predicts stressor susceptibility / A.H. Veenema, O.C. Meijer, E.R. de Kloet, J.M. Koolhaas // *J. Neuroendocrinol.* – 2003. – Vol. 15. – P. 256–267.
9. Ланкин В.С. Генетические компоненты поведения домашних свиней по отношению к человеку // Докл. Россельхозакадемии. – 2010. – № 1. – С. 43–46.
10. Фолкнер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.
11. Calsbeek R., Bonneaud C., Smith T.B. Differential fitness effects of immunocompetence and neighbourhood density in alternative female lizard morphs // *J. Anim. Ecol.* – 2008. – Vol. 77, N 1. – P. 103–109.
1. 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.
2. Lankin V.S. *Doklady Rossel'hozakademii* [Russian Agricultural Sciences], no. 2 (2008): 45–49.
3. Lankin V.S., Buissu M.F. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], T. 37, no. 7 (2001): 947–961.
4. Lankin V.S. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii* [Russian Journal of Genetics: Applied Research], T. 17, no. 3 (2013): 452–468.
5. Lankin V.S., Nikitin S.V., Trapezov O.V. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii* [Russian Journal of Genetics: Applied Research], T. 19, no. 5 (2015): 613–623.
6. Lankin V.S. *Vestnik NGAU* [Bulletin of NSAU], no. 4 (37) (2015): 154–160.
7. Lankin V.S. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], T. 35, no. 8 (1999): 1109–1117.

8. Veenema A.H., Meijer O.C., de Kloet E.R., Koolhaas J.M. Genetic selection for coping style predicts stressor susceptibility. *J. Neuroendocrinol.*, Vol. 15 (2003): 256–267.
9. Lankin V.S. *Doklady Rossel'hozakademii* [Russian Agricultural Sciences], no. 1 (2010): 43–46.
10. Folkoner D.S. *Vvedenie v genetiku kolichestvennyh priznakov* [Introduction to the genetics of quantitative traits]. Moscow: Agropromizdat, 1985. 486 p.
11. Calsbeek R., Bonneaud C., Smith T.B. Differential fitness effects of immunocompetence and neighbourhood density in alternative female lizard morphs. *J. Anim. Ecol.*, Vol. 77, no. 1 (2008): 103–109.

**THE ROLE OF GENOTYPE AND ENVIRONMENT IN DEFENSIVE BEHAVIOR
OF THE MINI-PIGS BRED IN THE INSTITUTE OF CYTOLOGY AND GENETICS
IN RELATION TO THE HUMANS**

Lankin V.S.

Key words: mini-pigs, reaction to the distance from a man, genetic and environmental components, coefficient of heritability.

Abstract. *The article explores genetic and environmental components of phenotypical variation of domestic behavior (associated food reaction and defense behavior in relation to a man) by means of the model of ICG mini-pigs' major heritability. The authors found out that application of allelomorphic and genotypic diversification on the major gen FWH estimates population variation of 1.5 and 4.1 month aged mini-pigs' behavior. The paper shows that the main component of genotypic diversification of mini-pigs' domestic behavior is additive genetic variation ($P < 0.01 - 0.001$) that exceeds the genetic dominant variation and general environmental variation. The average contribution of additive variation into the genotypic diversification of young mini-pigs' behavior is 94.8 %. The phenotypic diversification of mini-pigs' domestic behavior is explained by the additive genetic variation that exceeds the relative contribution of environmental variation on 3.2 times. The relative additive genetic contribution of FWH alleles doesn't depend on gender and age of piglets and varies from 71.0 to 75.6. The average coefficient of mini-pigs' domestic behavior heritage (73.5 %) corresponds to the average index of 2 specialized crossbred line fertile pigs (77.4 %). The authors make conclusion that domestic behavior is a source of adaptive variation for effective crossbreeding of mini-pigs' laboratory lines that respond to the stress and contacts with humans less.*