

УДК 636.4:636.066

РОЛЬ ВОЗРАСТА В ИЗМЕНЕНИЯХ ДОМЕСТИКАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ У МИНИ-СВИНЕЙ СЕЛЕКЦИИ ИЦИГ

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

Ключевые слова: мини-свиньи, возраст, реакция удаления от человека, доместикационное поведение, полиморфизм, генетическая структура

Реферат. Изучали влияние возраста на доместикационное поведение (ассоциированные пищевые и пассивно-оборонительные реакции по отношению к человеку) у свиноматок двух смежных поколений в возрасте 10,4 и 22,5 мес по сравнению с ремонтными свинками и хрячками (4,1 мес) мини-свиней. В качестве стандартного авersive стимула использовали присутствие человека при кормлении свиней в группе или индивидуально спустя 14–16 или 2 ч после кормления. Установлено, что возраст является достоверным фактором индивидуальной изменчивости поведения, приводящим к однонаправленному увеличению концентрации особей спокойного 3–3-фенотипа, в среднем от 20 % у молодняка до 62 и 39 % у свиноматок соответственно в возрасте 10,4 и 22,5 мес. Следствиями таких влияний возраста оказываются, во-первых, изменения разности частот фенотипов крайних (3–3 и 0–0) классов, в среднем от –13 % у молодняка до 59 и 20 % у свиноматок и, во-вторых, уменьшение у них диапазона изменчивости поведения. Причиной «скачкообразного» изменения поведенческой структуры у свиноматок младшего поколения является косвенный положительный отбор особей 3–3-фенотипа при селекции по репродуктивным качествам. Полиморфизм поведения у свиноматок адекватно описывается моделью майоргенного наследования, контролируемого диаллельным локусом FWH, и возраст ведет к увеличению у них частоты аллеля *s* (*calm*) этого локуса на 63 % ($P < 0,001$) по сравнению с молодняком. Сделан вывод, что в отличие от молодняка возраст является основным фактором однонаправленного преобразования фенотипической и генетической структуры доместикационного поведения у свиноматок.

THE ROLE OF AGE IN CHANGES OF DOMESTIC BEHAVIOR OF ICG MINI-PIGS

Lankin V.S., Dr. of Biological Sc.

Research Institute of Cytology and Genetics SD RAS, Novosibirsk, Russia

Key words: mini-pigs, age, withdrawal response to humans, domestic behavior, polymorphism, genetic pattern.

Abstract. The paper explores influence of age on domestic behavior (associated feeding response and fighting behavior to humans) of two successive year classes sows aged 10.4 and 22.5 months in comparison with replacement gilts and boars (4.1 month) of mini-pigs. The authors used a human as an aversive stimulus when feeding pigs in groups or individually after 14–16 or 2 hr after feeding. The research found out that age was a factor of individual variation of behavior that resulted in higher concentration of calm animals 3–3 phenotype (20–62 % of young piglets and 39% of sows aged 10.4 months and 22.5 months). Age impact results in variation of phenotype frequency of 3–3 and 0–0 classes; the variation in young pigs was from –13% to 59 % and 20% of sows. Stick-slip variation in sows behavior is caused by indirect positive breeding of 3–3 phenotype animals when being selected on reproductive parameters. Behavioral polymorphism of sows is described by means of the model of major inheritance controlled by diallel locus FWH; the age

increases c (calm) allele frequency from 63 % ($P < 0.001$) in comparison with young pigs. The author makes conclusion that age is the key factor of direct reconstruction of phenotypic and genetic structure of sows' domestic behavior.

Надежным способом создания лабораторных линий мини-свиней, необходимых для медико-биологических исследований, является селекция на сниженную реактивность к стрессам и отсутствие страха к человеку [1–3]. В связи с этим важное значение приобретают исследования внутрипородного разнообразия и закономерностей наследования поведения по отношению к человеку у мини-свиней. Выяснилось также, что генетическим исследованиям пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку, основным компонентом которого является реакция избегания/удаления, должна предшествовать специальная коррекция метода его определения, необходимая для минимизации средовых влияний взаимодействия «генотип – пищевая мотивация» [4, 5]. С этой целью были разработаны новые способы выявления, задания и классификации ассоциированных пищевых и пассивно-оборонительных реакций по отношению к человеку (доместикационного поведения), позволившие существенно повысить точность его определения у сельскохозяйственных животных. Использование усовершенствованного этологического метода позволило также установить существование наследственного полиморфизма этого поведения, представленного тремя дискретными генотипическими классами, и обнаружить его майоргенный контроль у продуктивных свиней двух специализированных линий [6]. В развитие гипотезы майоргенного контроля было предположено наличие аутосомного диаллельного локуса *FWH* (fear-motivated withdrawal from human) с аллелями *c* (calm) и *f* (fearful), обуславливающими альтернативное проявление реакции удаления от человека у свиней контрастных фенотипов: спокойного доместикационного 3–3- и трусливого «дикого» 0–0-фенотипа [7].

В наших предыдущих сообщениях было показано, что, как и у продуктивных свиней, наследственный полиморфизм доместикационного поведения у молодняка мини-свиней адекватно описывается моделью майоргенного контроля [2, 8, 9]. Выяснилось также, что в период до полового созревания поведение у мини-свиней не зависит от влияния возраста и характеризуется преобладанием у них особей «дикого» фенотипа. Вместе с тем известно, что начиная с 10-месячного возраста у геттингенских мини-свиней про-

исходит пассивное угасание реакции страха к человеку и формируется фенотип поведения, более адаптивный к условиям содержания под контролем человека [10]. Естественно ожидать, что возраст-зависимый процесс пассивного привыкания к контактам с человеком и формирования модификационного 3–3-фенотипа должен происходить и у мини-свиней ИЦиГ. Однако вопрос о роли возраста в изменчивости поведения у отобранных по продуктивности мини-свиней ИЦиГ старших возрастов остается не изученным.

Цель настоящей работы – изучение доместикационного поведения и генетических параметров его изменчивости в зависимости от влияния возраста у свиноматок двух смежных поколений в сравнении с поведением ремонтного молодняка мини-свиней селекции ИЦиГ СО РАН.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на четырех разных по полу и возрасту группах мини-свиней, находившихся на экспериментальной свиноферме ЦКП ИЦиГ СО РАН. Отобранное по продуктивности поголовье состояло из 28 свиноматок в возрасте 10,4 мес (2012 г. рождения), 22 свиноматок в возрасте 22,5 мес (2011 г. рождения) и небольшой группы хряков (9 голов) этих же годов рождения. В отличие от свиноматок старшего поколения маток младшего возраста отбирали по репродуктивным качествам (оплодотворяемость, многоплодие, сохранность поросят к отъему); отбор по поведению не проводился. Для сравнения со свиноматками было изучено поведение у неотобранного по продуктивности молодняка: 27 свинок и 23 хрячков в возрасте 4,1 мес (2013 г. рождения).

Доместикационное поведение определяли по стандартному методу [4, 11]. Для выявления влияний пищевой мотивации и зоосоциальной иерархии на проявление реакции удаления от человека свиней 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 сут еще 2 раза по той же технике, но уже индивидуально, при кратковременной изоляции (3–5 мин) от сверстников (II тест, «индивидуально»). Тестирования мини-свиней проводили в их «домашних» клетках, в условиях свободного поведе-

ния, исключаяющих 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, 1-м и 2-м (оценка за I тест), 3-м и 4-м (оценка за II тест) или 1-м и 4-м, 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 средний I–X класс фенотипов промежуточного поведения (оценки от 1–0 до 3–2, ранги от 2 до 9). При статистической проверке генетических гипотез предполагали, что, как и у поросят, разнообразие этого поведения у свиноматок определяется его промежуточным наследованием, контролируемым диаллельным локусом главного эффекта *F_{WH}* с аллелями *c* (calm) и *f* (fearful) [2, 6]. Согласно этому особей обоих крайних классов относили к гомозиготным генотипам с генотипическим значением $l|l$, $l|l$, равным 4,5 ранга и средним рангом $X_0 = 5,5$. Особей I–X класса относили к гетерозиготным генотипам с генотипическим значением, варьирующим в зависимости от состава группы. Теоретически ожидаемые параметры изменчивости поведения рассчитывали по стандартным формулам биометрической генетики [12]. Все этапы обработки данных проводили по пакету прикладных программ STATISTICA 6.1 для Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В отличие от ремонтного молодняка, возраст является важным фактором индивидуальной изменчивости доместикационного поведения у свиноматок (табл. 1). Так, по сравнению с поведением свинок в возрасте 4,1 мес, достоверные изменения в поведении происходят у свиноматок в возрасте 10,4 и 22,5 мес (табл. 2, дисперсионный комплекс I). Поведение у свиноматок обоих поколений также статистически достоверно отличается между собой (см. табл. 2, комплекс II). Важно отметить, что возраст оказывается основным фактором обна-

руженных изменений в поведении у свиноматок, поскольку оно статистически значимо не зависит от влияния других учтенных факторов среды, таких как социальная изоляция или пищевая мотивация и ее взаимодействия с генотипом животных (см. табл. 2, комплексы III, IV, V).

Возраст-зависимые изменения поведения у свиноматок обоих поколений проявляются в увеличении концентрации спокойного 3–3-фенотипа и снижении концентрации трусливого 0–0-фенотипа, не пропорциональном различиям в возрасте у этих животных (табл. 1). Так, по сравнению с молодняком средняя за два теста (I + II) частота 3–3-фенотипа у свиноматок выросла к возрасту 10,4 мес с 20 до 62,5 %, или в 3,1 раза ($P < 0,001$), а к возрасту 22,5 мес – с 20 до 38,6 %, или только в 1,9 раза ($P < 0,05$). Снижение у этих свиноматок частоты 0–0-фенотипа соответственно в 9,2 ($P < 0,001$) и 1,8 раза ($P = 0,070$) происходило также непропорционально различиям в возрасте. Следствием отмеченных изменений частот фенотипов явилось преобразование фенотипической структуры стада по поведению, различно выраженное у свиноматок обоих поколений. Так, с возрастом произошла смена знака разности между частотами крайних классов: с отрицательного у молодняка на положительный у свиноматок. Существенно, что величина разности частот крайних классов у свиноматок к возрасту 10,4 мес увеличилась «скачкообразно» в 5,5 раза, а к возрасту 22,5 мес только в 2,5 раза. Другой особенностью возрастных изменений частот селекционно значимых фенотипов крайних классов оказывается уменьшение диапазона внутригруппового разнообразия поведения до двух классов у свиноматок младшего поколения при отсутствии его изменений у свиноматок старшего возраста.

Показанное отсутствие у свиноматок влияния взаимодействия «генотип – пищевая мотивация» совпадает с достоверным снижением у них в среднем в 1,8 раза ($P < 0,01$) коэффициента вариации поведения (от 85 до 47%) по сравнению с вариацией поведения у поросят. Другой отчетливо выраженной причиной снижения у свиноматок варибельности поведения оказывается высокая отрицательная взаимосвязь между величиной коэффициента вариации и внутригрупповой частотой спокойного 3–3-фенотипа ($r = -0,881$; $P < 0,001$; $N = 12$), дополняемая высокой положительной связью коэффициента вариации с частотой трусливого 0–0-фенотипа ($r = 0,932$; $P < 0,001$;

Таблица 1

 Разнообразие доместикационного поведения в разной среде тестов у маточного поголовья мини-свиней
 Diversity of domestic behavior of mini-pigs breeding stock

Пол, возраст, (n)	Тест/тестирование	Распределение (%) по классам поведения			Δ (3-3 - 0-0)%	$X \pm s_x$	$CV \pm s_{cv} \%$
		3-3	I-X	0-0			
Самки и самцы, 4,1 мес (50)	I	22,0	50,0	28,0	- 6,0	4,80 $\pm$ 0,52	76,70 $\pm$ 7,67
	II	18,0	44,0	38,0	- 20,0*	3,60 $\pm$ 0,48	94,20 $\pm$ 9,42
	I и 4-е ¹	18,0	42,0	40,0	- 22,0*	3,70 $\pm$ 0,47	90,00 $\pm$ 9,00
	I + II ²	20,0	47,0	33,0	- 13,0*	4,20 $\pm$ 0,36	85,00 $\pm$ 6,01
Эффект среды: Δ (I-II) ³		4,0	6,0	- 10,0	—	1,2	- 17,5
Маточное поголовье							
Самки, 10,4 мес (28)	I	60,7	39,3	0,0	60,7***	8,30 $\pm$ 0,49	31,10 $\pm$ 4,15
	II	64,3	28,6	7,1	57,2***	7,90 $\pm$ 0,63	42,00 $\pm$ 5,62
	I и 4-е	60,7	39,3	0,0	60,7***	8,10 $\pm$ 0,52	34,20 $\pm$ 4,57
	I + II	62,5	33,9	3,6	58,9***	8,10 $\pm$ 0,39	36,40 $\pm$ 4,87
Эффект среды: Δ (I-II)		- 3,6	10,7	- 7,1	—	0,4	- 10,9
Самки, 22,5 мес (22)	I	36,4	36,4	27,3	9,1	5,80 $\pm$ 0,86	69,10 $\pm$ 10,42
	II	40,9	50,0	9,1	31,8*	6,80 $\pm$ 0,73	50,70 $\pm$ 7,65
	I и 4-е	40,9	40,9	18,2	22,7	5,50 $\pm$ 0,85	72,70 $\pm$ 10,97
	I + II	38,6	43,2	18,2	20,4*	6,30 $\pm$ 0,56	59,20 $\pm$ 6,31
Эффект среды: Δ (I-II)		- 4,5	- 13,6	18,2	—	- 1,0	18,4
В среднем по всем самкам (50)	I	50,0	38,0	12,0	38,0**	7,20 $\pm$ 0,49	48,50 $\pm$ 4,85
	II	54,0	38,0	8,0	46,0***	7,40 $\pm$ 0,48	45,70 $\pm$ 4,57
	I и 4-е	52,0	40,0	8,0	44,0***	7,00 $\pm$ 0,50	50,90 $\pm$ 5,09
	I + II	52,0	38,0	10,0	42,0***	7,30 $\pm$ 0,34	46,80 $\pm$ 3,31
Эффект среды: Δ (I-II)		- 4,0	0,0	4,0	—	- 0,2	2,8
Хряки, 19,8 мес (18)	I + II	55,5	22,2	22,2	33,3*	7,40 $\pm$ 0,90	51,70 $\pm$ 8,62

¹ Распределения по оценкам поведения за первое и четвертое тестирования. ² За (I+II) тесты – распределения по объединенным оценкам поведения за два теста. ³ Реакцию на стресс социальной изоляции (эффект среды) оценивали разностью параметров распределений в I и II тестах. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Остальные объяснения в тексте.

Таблица 2

 Факторы изменчивости доместикационного поведения у маточного поголовья мини-свиней
 Variation factors of mini-pigs breeding stock domestic behavior

Источник вариации	Степени свободы	Средний квадрат	Сила влияния, %	F	P
1	2	3	4	5	6
<i>I. Изменчивость индивидуальных оценок поведения у свинок и маток двух поколений</i>					
1. Возраст (= поколение)	2	186,42	17,5	16,05	0,001
2. Социальная изоляция	1	1,55	0,1	0,13	Нд
Ошибка	148	11,61	80,8	Нет	Нет
Суммарное факториальное влияние	5	81,20	19,1	6,99	0,001
<i>II. Свиноматки двух поколений</i>					
1. Возраст (= селекционное поколение)	1	77,72	6,7	7,01	0,010
2. Социальная изоляция	1	2,34	0,2	0,21	Нд
Ошибка	96	11,09	92,0	Нет	Нет
Суммарное факториальное влияние	3	31,15	8,1	2,81	0,05
<i>III. Свинки в возрасте 4,1 мес и свиноматки в возрасте 10,4 мес</i>					
1. Возраст	1	543,60	23,8	48,44	0,001
2. Социальная изоляция	1	23,80	1,04	2,12	Нд
Ошибка	152	11,22	74,6	Нет	Нет
Суммарное факториальное влияние	3	572,75	25,0	51,05	0,001
<i>IV. Свинки в возрасте 4,1 мес и свиноматки в возрасте 22,5 мес</i>					
1. Возраст	1	136,74	6,8	10,54	0,01
2. Социальная изоляция	1	0,18	0,0	0,01	Нд
Взаимодействие: 1 x 2	1	38,52	1,9	2,97	0,087
Ошибка	140	12,97	90,8	Нет	Нет
Суммарное факториальное влияние	3	175,44	8,8	13,53	0,001

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6
<i>V. Межгрупповое разнообразие частот фенотипов двух крайних классов поведения у свиноматок двух поколений</i>					
1. Генотип поведения	1	5154,31	87,1	54,43	0,001
2. Пищевая мотивация	1	2,17	0,0	0,02	Нд
Ошибка	8	94,69	12,8	Нет	Нет
Суммарное факториальное влияние	3	1719,86	87,2	18,16	0,001

Примечание. Реакцию на стрессе социальной изоляции оценивали сравнением рангов поведения в I и II тестах. Недостоверные взаимодействия факторов опущены. Силу влияния оценивали по Плохинскому. Нд – недостоверно.

N = 12). Очевидно, что показанные выше возрастные изменения частот этих двух фенотипов должны были также сопровождаться снижением вариативности доместикационного поведения у свиноматок в процессе онтогенеза.

Повторяемость индивидуальных рангов поведения от I ко II тесту у свиноматок обоих поколений ($r = 0,664$; $P < 0,001$; $N = 50$) оказывается высокой и сходной с обнаруженной у поросят [2]. Выяснилось также, что, как и у поросят, более устойчиво ранги поведения воспроизводятся у свиноматок крайних 3–3- и 0–0-фенотипов ($r = 0,803$; $P < 0,001$; $N = 31$), чем у фенотипов промежуточного поведения I–X класса ($r = 0,242$; нд; $N = 19$). Ранее было показано, что соотношение частот фенотипов крайних классов функционально связано с частотой аллелей локуса *FWH* и имеет ключевое значение для управления генетической структурой породы по доместикационному поведению [2, 6]. Действительно, установ-

ленное при сравнении с ремонтным молодняком увеличение частоты 3–3-фенотипа у свиноматок привело к «скачкообразному» увеличению у них концентрации аллеля *c* этого локуса на 83% ($P < 0,001$) в возрасте 10,4 мес и только на 38% ($P < 0,05$) в возрасте 22,5 мес (табл. 3). Тем не менее в каждой возрастной группе свиноматок наследственное разнообразие поведения находится в равновесии Харди-Вайнберга и закономерно описывается моделью майоргенного контроля. Правомомерность этой гипотезы подтверждает соответствие расчетных оценок среднего популяционного ранга его фактическим значениям. Расчетное число аллелей также соответствует ожидаемому из анализируемой гипотезы. Интересным результатом возрастных изменений поведения оказывается выявленное у свиноматок обоих поколений отсутствие доминирования аллеля *f*, ранее обнаруженного у молодняка мини-свиней [2].

Таблица 3

Параметры генетической структуры стада по доместикационному поведению у маточного поголовья мини-свиней

Parameters of cattle genetic structure on domestic behavior of mini-pigs breeding stock

Пол, возраст, (число наблюдений) ¹	Фактические значения параметров			Теоретические оценки параметров ²				Равновесие Харди-Вайнберга ($d.f. = 1$)
	по группе		I–X	частота аллеля <i>c</i>	степень доминирования	средний ранг	число аллелей	
	$X \pm s_x$	σ^2_p	$X \pm s_x$	$P_c \pm s$	D%	M	Na	
Самки и самцы, 4,1 мес (100)	$4,20 \pm 0,36$	12,775	$3,90 \pm 0,34$	$0,435 \pm 0,035$	- 34,8	4,15	2,0	0,200; > 0,05
<i>Маточное поголовье</i>								
Самки, 10,4 мес (56)	$8,10 \pm 0,39$	8,722	$5,20 \pm 0,59$	$0,795 \pm 0,038$	- 5,3	8,08	1,5	0,099; > 0,05
Самки, 22,5 мес (44)	$6,30 \pm 0,56$	13,934	$5,30 \pm 0,54$	$0,602 \pm 0,052$	- 6,4	6,28	1,9	0,428; > 0,05
В среднем (100)	$7,30 \pm 0,34$	11,683	$5,20 \pm 0,39$	$0,710 \pm 0,032$	- 5,8	7,28	1,7	0,605; > 0,05

¹ Параметры рассчитывали по объединенному за два теста числу оценок поведения. ² Среднюю степень доминирования рассчитывали по формуле $D = d/a$, где генотипическое значение гетерозигот *d* равно величине разности между фактическим средним рангом у гетерозигот I–X класса и ожидаемым средним рангом (5,5) у гомозиготных 3–3- и 0–0-фенотипов; средний популяционный ранг определяли по формуле $M = 5,5 + a(p - q) + 2dpq$, где *p* и *q* – частоты аллелей локуса *FWH*. Остальные объяснения в тексте.

Таким образом, возраст является важным фактором изменения фенотипической и генетической структуры доместикационного поведения у свиноматок. В отличие от ремонтного молодняка, типичным для них является более высокая, в среднем на 32–34%, концентрация спокойного 3–3-фенотипа, характеризующегося наличием ряда адаптивных к условиям содержания под контролем человека признаков поведения, таких как отсутствие страха к человеку, толерантность к хэндлингу и резистентность к социальной изоляции. Более низкая скорость возрастного увеличения концентрации этого фенотипа у свиноматок старшего поколения указывает, что причиной таких медленных возрастных изменений в поведении, так же как у геттингенских мини-свиней или у животных других видов, является пассивное привыкание к контактам с человеком [10, 13]. Причиной быстрого увеличения частот этого селекционно желательного фенотипа у свиноматок младшего поколения, прошедших через отбор на многоплодие, в отличие от маток старшего поколения, оказывается косвенный положительный отбор особей 3–3-фенотипа при селекции по репродуктивным качествам, положительно взаимосвязанным с отсутствием страха к человеку у свиней [14, 15]. Зависимость наблюдаемых изменений в поведении от действия косвенного отбора подтверждается достоверным снижением у свиноматок младшего поколения выборочной дисперсии рангов поведения ($F = 1,5$; $d.f. = 99/55$;

$P = 0,05$) по сравнению с дисперсией поведения у ремонтных свинок и хрячков.

ВЫВОДЫ

1. Возраст является достоверным фактором индивидуальной изменчивости доместикационного поведения (ассоциированных пищевых и пассивно-оборонительных реакций на человека) у свиноматок.

2. Впервые дано качественное и количественное описание возраст-зависимых изменений фенотипической и генетической структуры доместикационного поведения, адекватно описываемой моделью майоргенного контроля у мини-свиней.

3. Установлено, что возраст ведет к одностороннему преобразованию фенотипической структуры стада по доместикационному поведению, проявляющемуся в возраст-зависимом увеличении концентрации доместикационного 3–3-фенотипа у свиноматок.

4. Показано, что косвенный отбор по поведению при селекции по репродуктивным качествам ведет к увеличению концентрации свиноматок 3–3-фенотипа и к изменению генетической структуры стада по доместикационному поведению у мини-свиней.

Работа выполнена на базе ЦКП «Генофонды пушных и сельскохозяйственных животных», в рамках бюджетного проекта № 0324–2016–0002.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Станкова Н.В., Капанадзе Г.Д. Селекционно-генетическая и экспериментальная работа с мини-свиньями светлогорской популяции // Биомедицина. – 2012. – № 1. – С. 49–53.
2. Ланкин В.С. Майоргенный контроль пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку у мини-свиней селекции ИЦиГ // Вестн. НГАУ. – 2015. – № 4 (37). – С. 154–160.
3. Kohn E., 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. 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.
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 // Вавил. журн. генетики и селекции. – 2015. – Т. 19, № 5. – С. 613–623.
6. Ланкин В.С. Генетика поведения по отношению к человеку домашних свиней // Докл. Россельхозакадемии. – 2008. – № 2. – С. 45–49.
7. Ланкин В.С. Феноменологические модели поведения домашних свиней по отношению к человеку // Докл. Россельхозакадемии. – 2013. – № 2. – С. 48–53.
8. Application of 3-D imagings sensor for tracking minipigs in the open field test / V.A. Kulikov, N.A. Khostskin, S.V. Nikitin [et al.] // J. Neurosci. Meth. – 2014. – Vol. 235. – P. 219–225.

9. Ланкин В.С. Роль генотипа и среды в изменчивости пассивно-оборонительного поведения по отношению к человеку у мини-свиней селекции ИЦиГ // Вестн. НГАУ. – 2016. – № 2 (39). – С. 154–159.
10. *Acclimatization and reaponse of minipigs towards humans* / H. Tsutsumi, N. Morikawa, N. Niki, M. Nanigawa // *Lab. Anim.* – 2001. – Vol. 35. – P. 236–242.
11. Ланкин В.С., Буиссу М.Ф. Факторы изменчивости доместикационного поведения у животных продуктивных видов // Генетика. – 2001. – Т. 37, № 7. – С. 947–961.
12. Фолконер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.
13. Хайнд Р. Поведение животных. – М.: Мир, – 1975. – 690 с.
14. *A study of the relationships between the attitudinal and behavioural profiles of stockpersons and the level of fear of humans and reproductive performance of commercial pigs* / P.H. Hemsworth, J.L. Barnett, G.J. Coleman, S.H. Hansen // *Appl. Anim. Behav. Sci.* – 1989. – Vol. 23. – P. 301–314.
15. *Price E.O. Behavioral genetics and the process of animal domestication* // *Genetics and the Behavior of Domestic Animals* / Ed. T. Grandin. – N.Y.: Acad. Press, 1998. – P. 31–66.

REFERENCES

1. Stankova N.V., Kapanadze G.D., *Biomeditsina*, 2012, No. 1, pp. 49–53. (In Russ.)
2. Lankin V.S., *Vestnik NGAU*, 2015, No. 4 (37), pp. 154–160. (In Russ.)
3. Kohn F., Sharifi A.R., Simianer H., *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 2009, Vol. 120, pp. 68–75.
4. Lankin V.S., *Vavil. Zhurn. genetiki i selekcii*, 2013, No. 3 (17), pp. 452–468. (In Russ.)
5. Lankin V.S., Nikitin S.V., Trapezov O.V., *Vavil. Zhurn. genetiki i selekcii*, 2015, No. 5 (19), pp. 613–623. (In Russ.)
6. Lankin V.S., *Dokl. Rossel'hozakademii*, 2008, No. 2, pp. 45–49. (In Russ.)
7. Lankin V.S., *Dokl. Rossel'hozakademii*, 2013, No. 2, pp. 48–53. (In Russ.)
8. Kulikov V.A., Khostskin N.A., Nikitin S.V., *J. Neurosci. Meth.*, 2014, Vol. 235, pp. 219–225.
9. Lankin V.S., *Vestn. NGAU*, 2016, No. 2 (39), pp. 154–159. (In Russ.)
10. Tsutsumi H., Morikawa N., Niki N., Nanigawa M., *Lab Anim.*, 2001, Vol. 35, pp. 236–242.
11. Lankin V.S., Buissu M.F., *Genetika*, 2001, No. 7 (37), pp. 947–961. (In Russ.)
12. Folkoner D.S., *Vvedenie v genetiku kolichestvennykh priznakov* (Introduction in quantitative genetics), Moscow, Agropromizdat, 1985, 486 p.
13. Hajnd R., *Povedenie zhivotnyh* (Animal behavior), Moscow, Mir, 1975, 690 p.
14. Hemsworth P.H., Barnett J.L., Coleman G.J., Hansen S.H., *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 1989, Vol. 23, pp. 301–314.
15. Price E.O., *Behavioral genetics and the process of animal domestication*, *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*, N.Y., Acad. Press, 1998, pp. 31–66.