

家畜行为与生产及遗传的关系

吕慎金

(临沂大学 生命科学学院, 山东 临沂 276000)

摘要 家畜是在人为或者半人为条件下,经过千百年驯化驯养而形成的动物品种或品系,其特色为满足人类要求而带有人们喜好的烙印。但自然选择和人工选择的结果(尽管大多数家畜都是人工选择的产物)仍然使得世界上家畜种类繁多,形态、构造千差万别,同时也构成了家畜行为的丰富多彩,千姿百态。家畜行为与生产、遗传之间究竟关系如何? 这些问题既是家畜行为学的重要研究课题,也是长期存在争论、现在仍未形成一致意见的问题。笔者就家畜本能行为与习得行为、家畜行为对生产的影响以及如何利用行为改良生产性状、家畜行为的群体遗传及分子遗传研究进展等问题展开综述,并就上述问题研究前景等进行阐述,以期为我国畜禽行为学研究提供基础资料与借鉴。

关键词 家畜;行为;生产;遗传

中图分类号 S 811.8; S 813

文章编号 1007-4333(2014)05-0133-07

文献标志码 A

Relationship of livestock behavior with production and genetics

LÜ Shen-jin

(College of Life Sciences, Linyi University, Linyi 276000, China)

Abstract Livestock belongs to the family of animal breeds or strains and is handled or domesticated under the condition of artificial or half artificial after thousands of years which formed its characteristics to meet the requirements of human beings and with people who are fond of. But the result of natural selection and artificial selection (though most of the animals come from artificial selection) is that there are many different kinds of animals in the world, and the morphology and structure differ in many ways, which also constitutes the ample and colorful animal behavior at the same time. What is the relationship between animal behavior and production or genetic? These problems are not only the important research topics for animal behavior, but also long-standing debated issues which still not form consensus opinions. In this paper, some issues were reviewed, including the types of livestock behavior, the relationship between animal innate behavior and acquired behavior, the effect of animal behavior on production and how to improve the animal production with animal behavior, and the development of animal behavior population genetics and molecular genetics. Also the foreground research of animal behavior was discussed to supply the basic information and data for the animal behavior research in China.

Key words livestock; behavior; production; genetics

动物行为是其与周围环境之间复杂的交互作用的结果,必须把行为看成是整类动物表露出来的综合的机能^[1]。并且,行为作为一个性状,在进化过程中也同时受到自然选择、人工选择以及其他性状的影响^[2]。朱景瑞等^[3]指出,家畜行为学是通过早期

人们对行为的观察记录,总结出其规律,从而用于指导生产实践的一门科学。随着家畜养殖规模的扩大和深入,对家畜的选择主要集中在少数几个性状:比如对猪主要集中在日增重、瘦肉率和产仔数等;对蛋鸡则主要是产蛋率、孵化率和产蛋量等;对奶牛主要

收稿日期: 2013-12-31

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31272480); 山东省中青年科学家奖励基金项目(BS2011NY004); 家养动物种质资源平台运行服务项目

第一作者: 吕慎金, 副教授, 博士, 主要从事畜禽行为学研究, E-mail: lvshenjin@lyu.edu.cn

集中于产奶量、乳脂率等,在强定向选择的条件下,动物生产有了极大幅度的提高。但是,在高强度的生产条件下,也相应带来了一系列问题,比如圈养动物生活在一定的环境条件下,其行为趋同,行为多样性下降,导致种群一致性提高,种群生存力下降^[4],这意味着疾病多发、生产性能降低;又如动物局限于一个非常狭小的环境条件下,其某些生存、生长、发育的行为性状得不到表现或充分表现,在拥挤条件下动物患病率增高、动物疾病变化快、症状不典型且群发、动物相应需求得不到满足而出现的一些异常行为(鸡啄羽、猪咬尾、食仔和牛卷舌等),所有这些现象都是与家畜生产和动物福利不相适应的。

过去20多年来,大多数研究者更为关注与动物生产密切相关的性状,特别是利用分子生物学手段开展一系列生产性状研究,而忽视了动物行为学这一领域。笔者就目前的研究现状,系统讨论家畜行为与生产及遗传之间的关系,旨在对国内动物行为学研究起借鉴作用。

1 家畜的本能行为与习得行为

在家畜行为学上,一般把家畜的所有行为分成本能行为和习得行为。凡来源于物种记忆或者基因组贮存的行为称为本能行为(如仔猪生下来就会吃奶);凡以个体记忆或者个体经验为基础的行为称为获得行为或者习得行为(如猪学会使用自动饮水器)^[5]。本能行为更多的表现在亲代和子代及群体行为的相似性上,而习得行为则更多的表现在亲代和子代之间行为的差异上。例如猪经过训练之后都会使用自动饮水器,但没有任何两只猪,在饮水时间、方式、动作和姿势上完全一样,这种行为上的差异与家畜个体在品种、体格、能力等方面的差异一样,在家畜遗传和生产上有着重要意义和作用。本能行为是所有动物生存生活的基础,而习得行为在某种程度上是人类驯化饲养的结果。

在整个家畜界,随着家畜由低等到高等的排列,家畜本能行为和习得行为相对于它们整个生命活动过程来说,其比例呈现递减趋势,即越低等的家畜,其行为更多地由本能行为支配,越高等的家畜,其行为更多地由学习获得。本能行为和习得行为比率上的差别,在某种程度上标志着家畜生产的阶段和遗传上的差异。如家猪是由野猪驯化而来,但其差异不仅仅表现在生产和繁殖性状方面,还包括行为性状^[6],家猪和野猪相比,更容易让饲养员接近,性情

更加温顺,对人为环境已经完全适应等。

家畜的本能行为与习得行为都是对自然环境长期适应的结果,它们都受自然机制的制约。家畜任何一种行为的产生,都可以认为是家畜适应或者不适应环境而作出的反应。可以这样认为,本能行为在群体范畴内更多地表现为必然性,具有相对稳定的遗传基础,其作用是保持种群性质的连续性和行为的稳定性,对物种的繁衍和生存奠定了遗传基础;习得行为在个体之间表现为更大的偶然性,其作用是提供物种生产的前进动力。一旦生物个体在自然环境的刺激下诱发了某种更能适应环境、更有利于生物个体生存和发展的行为,则这种行为将提供物种在特定环境下某个方面的生产方向,只要外部环境在较长时期内相对稳定,这种行为将会在家畜以后漫长的生产历史中得到加强,而且会在种群内更多的个体上重复出现,进而形成群体行为。我国传统家畜品种的母性普遍好于国外品种就是一个例证^[7]。

2 家畜行为与生产的关系

研究家畜的行为,并不是仅仅只限于行为性状,而是通过对家畜行为学的研究,来改善其福利水平,并提高其生产性状以更好的满足人类需求^[8]。家畜行为不仅和品种、个体有关,环境条件也影响其行为发生。Carlstead^[9]认为,圈养可以从几个方面影响动物行为:1)长期圈养对遗传和行为的影响;2)短期圈养对行为和内分泌的影响;3)圈养对行为和发育的影响;4)环境丰富度与行为的关系。可见,圈养条件下的家畜,其行为一直受到环境的制约。所以,要想在育种、管理和利用家畜方面取得有效成果,必须了解它们的天然行为趋向,特别是考虑到动物福利问题,更应关注在一定条件下动物行为的表达。朱景瑞等^[3]指出,人类所以萌发兴趣饲养动物,尤其是一些宠物(狗、猫或矮马等),主要是因为它们不仅外表可爱,而且其某些行为的特殊所致(比如小狗能按照主人命令做一些简单的行为)。因此,愈是了解它们的行为,愈会得到更大的快乐;与此同时,动物本身也更幸运、幸福。作为经济动物的家畜,研究其行为,防止不必要应激行为所产生的损失,则有可能提高其生产效率。

2.1 家畜行为对生产的影响

在当前家畜集约化饲养条件下,可以用3种行为为标准来客观评价:1)家畜行为反常,最终导致经济

损失,比如猪咬尾巴、食仔猪、鸡啄羽和母羊丢弃羔羊等;2)家畜行为反常,但无经济损失,如牛的卷舌行为、母猪啃咬分娩笼栏、圈养动物无目的踱步等;3)家畜行为正常,但其行为方式有细微变化,比如睡眠时间的多少、站立姿势的变化、进食的姿势与速度等。第一种反常行为给生产带来明显损失;在瑞典,由于咬尾行为而对猪的伤害高达7%,从而给养猪生产带来较大的损失^[10]。第二种有可能带来潜在损失或造成福利水平的降低;而第三种反常行为,长时间下去,也可能给家畜带来种种潜在的不良影响^[11]。Alexander等^[12]研究表明,美利奴(Merino)母羊分娩后的自行离去,导致40%~50%的羔羊在出生2d内(48h)找不到自己的母亲,使羔羊死亡率或受到意外伤害的比例大大提高;另外,Foreword^[13]、Andersen等^[7]及Algers等^[14]指出,对仔猪尖叫敏感的母猪,可以有效防止挤压仔猪而提高仔猪成活率;相反,对仔猪尖叫不敏感或者没有反应的母猪,导致仔猪被压死的可能性大大增加,这导致限位栏的产生,限位栏虽然降低了仔猪死亡率,但严重降低了母猪行为表达与福利水平。崔世泉等^[15]报道东北民猪在压到仔猪时,仔猪有76.5%的概率可以逃脱,但大白猪仔猪的逃脱率只有18.9%,这说明东北民猪母性更好,对仔猪反应更为敏感。Kommadath等^[16]指出对奶牛产奶量进行高强度的选择结果会导致繁殖力下降,发情行为严重降低。另有研究表明奶牛适时配种准确率不足50%^[17],其关键原因是发情行为不明显、发情时间过于短促^[18-19]。在对小尾寒羊母性行为持续3个季度的研究中发现,23只分娩母羊在35d断奶后,有7只绵羊表现为强烈的发情行为(略高于30%),但其余母羊则表现为陆续发情,或者安静发情,或者发情时间过于短促而无法观测。这也可能是对产羔数一直进行强定向选择的结果。对于安静发情或者发情时间过短的动物而言,这就有可能错过最佳配种时机。

2.2 利用家畜行为改良动物生产

通过对家畜行为学进行观察研究,探讨家畜行为特征及行为发生,分析其行为变化规律,就可以针对家畜行为特征设计生产管理方案,特别是针对某些个体,其行为与生产性状的紧密相关,可以用于提前选种选育,使其特殊行为通过人为操作方法固定下来。在动物育种目标制定时,工作者主要结合社会需要、性状的易量化程度、可操作性等内容,行为性状由于较难进行遗传分析量化而关注较少。但对

单一性状进行高强度选择时,又往往容易造成行为性状的改变^[20]。因此,在育种过程中,应该对行为性状予以适当考虑,以尽可能提高育种值的同时保证行为适应。在人-动物-环境交互作用中,如果动物做不到行为适应,则可能面临驯化驯养的失败。

Adamczyk等^[21]指出牛的驯化及遗传改良依赖于其行为性状的弹性及适应性,在人-动物-环境的交互作用过程中,行为性状发挥了极其重要的作用。研究表明,动物的恐惧行为、社会行为可以通过育种得以降低或改进^[22],并且这些行为作为情绪性状(Emotional trait)在某种程度上是单独遗传的。原鸡对新异事物和人的恐惧行为要比白来航强的多^[23],这很大程度上在于其遗传组分不同^[24]。Grandinson^[25]指出,通过对母性行为性状的选择,可以使母畜成功地饲养更多的后代,并且有很高的成活率。Everett-Hincks等^[26]认为新西兰已经把绵羊的母性行为评分(Maternal behaviour score, MBS)机制用于母羊选择和育种实践,通过母性行为评分方法,指导绵羊选择育种从而提高羔羊成活率。但是有关母性行为与遗传方面的研究相当贫乏^[27]。Kilgour等^[28]指出,深刻理解羔羊成活率和母性行为之间的关系,对于育种目标的可持续发展非常重要。Mackay等^[29]报道利用电子信息智能分析系统探测奶牛的跛脚行为,另有报道对动物行为的识别检测、智能分析等^[30-31],通过行为识别与智能分析,就可以很快在大群饲养动物中发现不正常或者生病的动物,这不仅节省了劳力,而且做到了提前预防,及早隔离,对于指导生产,提高效率有巨大的现实意义。

现代农业变得更为大型化和商业化,这就更需要了解家畜行为。今天,很清楚在不同饲养阶段,蛋鸡对温度和光照的要求,这样就可以顺其规律,调整好它们需要,以便减少应激行为、降低能源消耗、提高生产效益。同时,还应注意,我国幅员辽阔,家畜品种丰富多样,即使在太陡、太湿、太早、太冷和太热的地区,仍然存在大量有特色家畜品种品系,它们几千年来经受了自然选择和人工选择的挑战,至今仍生活的很好,这为畜牧业发展提供了很大空间,而对其生活习性、行为状态仍然不清楚或者不十分清楚,为此亦需了解家畜行为学^[3]。

3 家畜行为的遗传

行为对动物生产会有一定的影响,而事物的作

用往往都是相互的。家畜行为不仅受环境因素影响,同时某些行为也是可以遗传的^[32]。因此,充分利用行为的遗传特性进行改良家畜,则可能提高动物生产能力。有研究认为^[3]家畜偶然发生的行为与遗传无关,试验表明,动物某些行为差异是由基因差异引起的,自然选择总是最有利于那些能够最有效地把自身基因传递到未来世代的个体^[31]。家畜的任何一种行为都不能完全脱离遗传因素,无论是本能行为还是习得行为,都是存在于家畜体内的一种潜能,这种潜能只有遇到合适的环境条件的刺激和诱发才能体现出来。例如:弱小家畜都有逃避敌害的本能,若把它们放在一个无敌害、无干扰的平静环境中,它们逃避本能就不会体现出来,当然不能据此说它没有逃避敌害的行为本能。比如动物的发情行为不仅受遗传、环境和气候的影响,同时也受饲养管理水平的影响^[33]。在对小尾寒羊母性行为开展近3年的观测分析表明,季节对小尾寒羊母性行为影响很小,而产仔数和胎次对小尾寒羊母性行为的表达影响最大(另文发表)。环境条件虽然重要,但是,再聪明的大猩猩(这是迄今为止除人类之外最高等的动物)你无论给它什么样的环境条件刺激,它都不可能具备象人一样的思维和语言能力,因为遗传物质已经决定了大猩猩没有这种潜能。

3.1 家畜行为的群体遗传学

现有研究表明,家畜某些重要行为性状是可以遗传的。Agnvall等^[24]对原鸡温顺行为(Tameness)进行3个世代的选择后发现其遗传力可达到0.17,并且该行为和采食(Foraging)、就巢(Hatching)、探究(Exploration)等行为存在显著的遗传相关,这表明对行为性状进行选择时,可能影响到其他行为性状,同时也表明行为性状可能是多基因控制而共同发挥作用。研究显示家畜行为也具有一定的遗传背景和品种差异^[32]。长白和杜洛克要比约克夏及汉普夏猪咬尾严重^[34],但也有学者并不认同这种观点^[35]。这可能由于并不是所有的猪都会表现出该行为所致^[36]。全基因组连锁分析揭示,咬尾行为在猪的不同染色体区域,且和基因组有一定的相关^[37]。猪的攻击行为也是可以遗传的,但其遗传力只有0.1^[38],由于猪的攻击行为有时候并不能完全观测到,因此根据猪身体受伤害与否也可以作为攻击行为结果展开分析,结果表明其遗传力可达0.2^[39];另有研究表明^[40],猪的其他诸如取食等行为均是可遗传的,因此,在选择过程中,性情温顺的

猪受到的影响很小。在牛的行为性状中,性情(Temperament)一直为广大科研工作者所关注,并开展了广泛的研究,其中包括对其遗传力进行估计等,但是,不同人员、不同品种之间均有较大差异,如Lassen等^[41]估计荷斯坦牛的性格遗传力为0.18~0.22, Benhajali等^[42]对利母赞牛的遗传力估计为0.11~0.31。

3.2 家畜行为的分子遗传学

对同种家畜行为上的差异,同样是不同个体有着不同的遗传基因。因此从分子水平上探讨行为发生、发育和形成机制,对家畜行为性状进行筛选,不但扩展了家畜选择育种的途径,而且丰富了家畜遗传育种的理论基础,在家畜的选择育种、生产管理、动物福利以及动物种质资源评价、保护方面均有重要的作用。

随着分子生物学的迅速发展,从分子水平研究动物行为的工作越来越多^[43-45]。在果蝇、小鼠以及蜜蜂上已筛选到与社会行为相关的基因^[46-47]。母性行为是猪的重要行为之一,其关系到仔猪的成活与生长,有数个数量性状位点(Quantitative Traits Loci, QTL)对该行为进行定位^[48]。哺乳动物母性行为受雌激素受体 α (Estrogen receptor alpha)甲基化水平的影响^[49],另有研究表明,舔舐(Licking)和修饰(Grooming)子代行为以及照料幼子(Arched-back nursing)行为的母畜,其后代下丘脑海马区GR基因的mRNA表达水平存在很大差异,舔舐和修饰以及照料子代表现高的母畜,后代GR基因表达水平远高于表现差的母畜的后代^[44-45, 50-51]。Plolsky等^[52]和Liu等^[53]报道,人为的母子分开导致子代GR基因表达水平下降,大脑皮层负反馈调节敏感性下降,给予子代带来一些不可预知的危险。并且有报道指出,表观遗传影响包括人在内的诸如认知等多种行为^[54]。

利用分子生物学方法对牛的行为性状展开研究表明44个QTLs主要定位在1、4、9、16、19和29染色体上^[21]。进一步分析表明,多巴胺受体D4(Dopamine receptor D4, DRD4)基因位于29号染色体的QTL附近^[55]。Alam等^[56]曾报道牛的神经肽Y5受体基因(Neuropetied Y5 receptor, NPY5R)多态性与取食行为相关。攻击行为在家畜中研究较多,编码糖皮质激素受体(Glucocorticoid receptor)基因NR3C以及编码后叶加压素受体(Vasopressin receptor)基因AVPR1B均与猪的攻

击行为相关^[57], 并且, Terenina 等^[58]也报道多巴胺和复合胺基因均与猪的攻击行为存在遗传相关。Buitenhuis 等^[59]报道, 大约有 30 个 QTL 与鸡的啄羽行为有关; 也有报道将家禽的性情(Emotionality)及社会行为(Sociality)的 QTL 定位在 1 号染色体上^[60]; Hoffman 等^[61]报道非洲一种公鱼, 带鲜亮色彩且具有攻击性的繁殖成功率较高; 另一种则不具有攻击性和鲜亮色彩, 前者促性腺激素释放激素基因(Gonadotropin-releasing hormone, GnRH)表达水平明显高于后者。Meaney^[51]指出 CRF 基因对行为的激活、释放具有相当重要的作用, 他认为 CRF 有两条通路指导紧张反应的释放。以上研究表明, 动物行为受到分子水平(基因)的调控, 将动物行为与基因型进行相关性分析, 不但可以了解行为表达的机制, 也可以更为深刻的了解如何操作与认知动物行为^[62-63]。因此, 从分子水平认知动物行为发生与调控具有越来越重要的地位。

4 结 语

应用动物行为科学(Applied animal behavior science)的发展只是最近 50 多年的事情^[8], 而家畜行为学与行为遗传学的发展则远没有达到目标。原因之一在于行为性状的复杂性, 即使在实验室也很难获得大量的纯系动物, 特别是针对某一与生产密切相关的行为性状; 另外, 行为性状受环境影响较大, 其具有较强的弹性与可塑性, 并且由于经验等人为因素也给行为性状的量化研究带来一定困难。总之, 家畜行为与生产及遗传的关系, 是一种包含多因素在内的复杂的辩证关系, 应该从历史的演变和实验事实两方面去看待。生产应是种群概念和历史概念, 不能由于亲代和子代家畜群体各方面的相似, 否定环境条件、习得行为对遗传和生产的影响, 也不能由于某种基因突变出现了某个与亲代在性状及行为上有明显差异的子代个体, 而把生产的动力归结为突变, 从而低估获得性在家畜生产中的作用。就家畜行为方面来讲, 群体行为代表着一个物种生产的水平, 个体的差异是物种生产的某种动力, 无论是群体行为或个体行为, 本能行为还是习得行为, 在整个动物生产史上都占据着重要位置, 任何强调一方面忽略另一方面的观点和认识都是片面的。

参 考 文 献

[1] 弗雷译. 家畜行为学[M]. 家畜行为学翻译组, 译. 上海: 上海科

学技术文献出版社, 1985

- [2] Jensen P, Wright D. Behavioral Genetics and Animal Domestication[M]//Second Edition. Grandin T, Deesing M J. Genetics and the Behavior of Domestic Animals, San Diego: Academic Press, 2014: 41-79
- [3] 朱景瑞. 家畜行为学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995
- [4] 蒋志刚. 动物行为原理与物种保护方法[M]. 北京: 科学出版社, 2004
- [5] 克劳斯·伊梅尔曼. 行为学导论[M]. 马祖礼, 张鑫光, 钟贻诚, 等译. 天津: 南开大学出版社, 1990
- [6] Rydhmer L, Canario L. Behavioral Genetics in Pigs and Relations to Welfare[M]//Second Edition. Grandin T, Deesing M J. Genetics and the Behavior of Domestic Animals, San Diego: Academic Press, 2014: 397-434
- [7] Anderson I L, Berg S, Bøe K E. Crushing of piglets by the mother sow (*Sus scrofa*)-purely accident or a poor mother[J]. Appl Anim Behav Sci, 2005, 93(3): 229-243
- [8] Lawrence A B. Applied animal behaviour science: Past, present, and future prospects[J]. Appl Anim Behav Sci, 2008, 2(2): 191-197
- [9] Carlstead K. Effects of captivity on the behavior of wild mammals[C]// Kleiman D G, Allen M E, Thompson K V, et al. Wild Mamm in Captiv. Chicago: The University of Chicago Press, 1996: 317-361
- [10] Keeling L J, Wallenbeck A, Larsen A et al. Scoring tail damage in pigs: An evaluation based on recordings at Swedish slaughterhouses[J]. Acta Vet Scand, 2012, 54: 32, doi: 10.1186/1751-0147-54-32
- [11] Houpt K A, Wolski T R. 家畜行为学[M]. 洪子燕, 杨再, 王占斌, 等译. 郑州: 河南省农业科学院出版社, 1986
- [12] Alexands G, Stevens D, Kilgour R, et al. Separation for ewes from twin lambs: Incidence in several sheep breeds[J]. Appl Anim Etho, 1983, 10(4): 301-307
- [13] Foreword. Genetic and behaviour[J]. Livest Prod Sci, 2005, 93(1): 1-2
- [14] Algers B, Uvnäs-Moberg K. Maternal behavior in pigs[J]. Hormo and Behav, 2007, 52(1): 78-85
- [15] Cui S Q, Chen D H, Li J H, et al. A comparison of postural changes and maternal responsiveness during early lactation in landrace and Min pig sows[J]. Appl Anim Behav Sci, 2011, 131(1/2): 40-47
- [16] Kommadath A, Mulder H A, de Wit A A C, et al. Gene expression patterns in anterior pituitary association with quantitative measure of oestrous behavior in dairy cow[J]. Animal, 2010, 4(8): 1297-1307
- [17] Van Eerdenburg F J C M. Estrus detection in dairy cattle: How to beat the bull[J]. Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift, 2006, 75: 61-69
- [18] Van Vliet J H, Van Eerdenburg F J C M. Sexual activities and oestrus detection in lactating Holstein cows[J]. Appl Anim Behav Sci, 1996, 50(1): 57-69

- [19] Heres L, Dieleman S J, Van Eerdenburg F J C M. Validation of a new method of visual oestrus detection on the farm[J]. *Veter Quart*, 2000, 22(1): 50-55
- [20] Titto C G, Titto E A, Titto R M, et al. Heat tolerance and the effects of shade on the behavior of Simmental bulls on pasture [J]. *J Anim Sci*, 2011, 82(4): 591-600
- [21] Adamczyk K, Pokorska J, Makulska J, et al. Genetic analysis and evaluation of behavioural traits in cattle[J]. *Livest Sci*, 2013, 154(1): 1-12
- [22] Grandin T, Deesing M J. Behavioral Genetics and Animal Science[M]. *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*, 2014: 1-40
- [23] Campler M, Jöngren M, Jensen P. Fearfulness in red jungle fowl and domesticated white leghorn chickens[J]. *Behav Proc*, 2009, 81(1): 39-43
- [24] Agnvall B, Jongren M, Strandberg E, et al. Heritability and genetic correlations of fear related behavior in Red Jungle fowl-possible implications for early domestication[J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(4): 35162
- [25] Grandinson K. Genetic background of maternal behavior and its relation to offspring survival[J]. *Lives Prod Sci*, 2005, 93(1): 43-50
- [26] Everett-hincks J M, Lopez-villalobos N, Blair H T, et al. The effect of ewe maternal behaviour score on lamb and litter survival[J]. *Livest Prod Sci*, 2005, 93(1): 51-61
- [27] Lambe N R, Contington J, Bishop S C, et al. genetic analysis of maternal behaviour score in Scottish Blackface sheep[J]. *Brit Soci Anim Sci*, 2001; 72(2): 415-425
- [28] Kilgour R J, Szantar-coddington M R. Arena behavior of ewes selected for superior mothering ability differs from that unselected ewes[J]. *Anim Prod Sci*, 1995, 37(2): 133-141
- [29] Mac Kayjr, Deag J M, Haskell M J. Establishing the extent of behavioural reaction in dairy cattle to a leg mounted activity monitor[J]. *Appl Anim Behav Sci*, 2012, 139(1): 35-41
- [30] Müller R, Schrader L. A new method to measure behavioural activity levels in dairy cows[J]. *Appl Anim Behav Sci*, 2003, 83(4): 247-258
- [31] Jeong H, Yang C, Hyun Y. Study on the livestock activity monitoring system using acceleration [J]. *Commun in Comp and Infor Sci*, 2012, 338: 297-302
- [32] RSPCA, The Royal Society for the Prevention of Cruelty to Animals[R]. 2012, www.rspca.org.uk.
- [33] Notter D R, Smith J K, Akers R M. Patterns of estrous cycles, estrous behavior, and circulating prolactin in spring and summer in ewes selected for autumn lambing and exposed to ambient or long-day photoperiods[J]. *Anim Reprod Sci*, 2011, 129(1/2): 30-36
- [34] Sinisalo A, Niemi J K, Heinonen M, et al. Tail biting and production performance in fattening pigs[J]. *Livest Sci*, 2012, 143(2): 220-225
- [35] Lund A, Simonsen H B. Aggression and stimulus-directed activities in two breeds of finishing pig[J]. *Pig J*, 2000, 45: 123-130
- [36] Brunberg E, Wallenbeck A, Keeling L J. Tail biting in fattening pigs: associations between frequency of tail biting and other abnormal behaviours[J]. *Appl Anim Behav Sci*, 2011, 133(1): 18-25
- [37] Wilson K, Zanella R, Ventura C, et al. Identification of chromosomal location associated with tail biting and being a victim of tail-biting behaviour in the domestic pig (SUS Scrofa domestica) [J]. *J Appl Genetics*, 2012, 53(4): 449-456
- [38] Velie B D, Maltecca C, Cassady J P. Genetic relationships among pig behavior, growth, backfat, and loin muscle area[J]. *J Anim Sci*, 2009, 87(9): 2767-2773
- [39] Turner S P, White I M S, Brotherstone S, et al. Heritability of post-mixing aggressiveness in grower-stage pigs and its relationship with production traits[J]. *Anim Sci*, 2006, 82(5): 615-620
- [40] Rhorer G A, Brown-Brandl T, Rempel L A, et al. Genetic analysis of behaviour traits in swine production[J]. *Livest Sci*, 2013, 157(1): 28-37
- [41] Lassen J, Mark T. Genotype by housing interaction for conformation and workability traits in Danish Holsteins[J]. *J Dairy Sci*, 2008, 91(11): 4424-4428
- [42] Benhajali H, Boivin X, Sapa J, et al. Assessment of different on-farm measures of beef cattle temperament for use in genetic evaluation[J]. *J Anim Sci*, 2010, 88(11): 3529-3537
- [43] Francis D, Meaney M J. Maternal care and the development of stress responses[J]. *Current Opin Neuro*, 1999, 9(1): 128-134
- [44] Francis D, Diorio J, Liu D et al. Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat[J]. *Science*, 1999, 286(5442): 1155-1158
- [45] Heim C, Owens M J, Plotsky P M, et al. The role of early adverse life events in the etiology of depression and posttraumatic stress disorder: Focus on corticotrophin releasing factor[J]. *Ann Acad Sci*, 1997, 821: 194-207
- [46] Pfaff D W. Drive: Neurobiological and Molecular Mechanisms of Sexual Motivation[M]. Cambridge, MA: MIT Press, 1999
- [47] Greenspan R J, Ferveur J F. Courtship in drosophila[J]. *Anna Review Genet*, 2000, 34: 205-232
- [48] Chen C, Guo Y, Yang G, et al. A genome wide detection of quantitative trait loci on pig maternal infanticide behavior in a large scale White Duroc × Erhualian resource population[J]. *Behav Genet*, 2009, 39(818): 213-219
- [49] Champagne F A, Curley J P. Maternal regulation of estrogen receptor alpha methylation[J]. *Current Opinion Pharmacology*, 2008, 8(6): 735-739
- [50] Caldji C, Tannenbaum B, Sharma S. Maternal care during infancy regulates the development of neural systems mediating the expression of fearfulness in the rat[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1998, 95(9): 5335-5340
- [51] Meany M J. Maternal care, gene expression, and the

- transmission of individual difference in stress reactivity across generation[J]. *Annu Rev Neuro Sci*,2001,24:1161-1192
- [52] Plotsky P M, Meaney M J. Early, postnatal experience alters hypothalamic corticotrophin-releasing factor CRF mRNA, median eminence CRF content and stress induced release in adult rats[J]. *Mol Brain Res*,1993,18(3):195-200
- [53] Liu D, Diorio J, Tannenbaum B, et al. Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptor gene expression and hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress[J]. *Science*, 1997,277(5332):1659-1662
- [54] Gräff J, Mansuy I M. Epigenetic codes in cognition and behaviour[J]. *Behav Brain Res*,2008,192(1):70-87
- [55] Glenske K,Prinzenberg E M,Brandt H,et al. A chromosome-wide QTL study on BTA29 affecting temperament traits in German Angus beef cattle and mapping of DRD4[J]. *Animal*, 2011,5(2):195-197
- [56] Alam T, Bahar B, Waters S M, et al. Analysis of multiple polymorphisms in the bovine neuropeptide Y5 receptor gene and structural modelling of the encoded protein[J]. *Mol Bio Rep*,2012,39(4):4411-4421
- [57] Muráni E,Ponsuksili S,D'Eath R B,et al. Association of HPA axis-related genetic variation with stress reactivity and aggressive behaviour in pigs[J]. *BMC Genetics*,2010,11:74
- [58] Terenina E,Bazovkina D,Rousseau S, et al. Association entre polymorphismes de genes candidats et comportements agressifs chez le porc[J]. *J Rech Porcine Fr*,2012,44:45-46
- [59] Buitenhuis A J, Rodenburg T B, Siwek M. Quantitative trait loci for behavioral traits in chickens[J]. *Livest Prod Sci*,2005, 93(1):95-103
- [60] Wirén A,Jensen P. A growth QTL on chicken chromosome 1 affects emotionality and sociality[J]. *Behav Genet*, 2011, 41 (2):303-311
- [61] Hoffman H A,Fernald R D. Social status controls somatostatin neurons size and growth[J]. *J Neuro Sci*,2000,20(12):4740-4744
- [62] Robinson G E, Fernald R D, Clayton D. Genes and social behavior[J]. *Science*,2008,322(5903):896-900
- [63] Donaldson Z R, Young L J. Oxytocin, vasopressin, and the neurogenetics of sociality[J]. *Science*, 2008, 322(5903):900-904

责任编辑：苏燕