

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Необычная врожденная полидактилия мини-свиней селекционной группы ИЦиГ СО РАН

С.В. Никитин¹, С.П. Князев², В.А. Трифонов³, А.А. Проскурякова³, Ю.Д. Шмидт², К.С. Шатохин²✉, В.И. Запорожец¹, Д.С. Башур¹, Е.В. Коршунова¹, В.И. Ермолаев^{1,2}

¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

² Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

³ Институт молекулярной и клеточной биологии Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

✉ true_genetic@mail.ru

Аннотация. Приведено описание нового для мини-свиней селекционной группы Института цитологии и генетики (ИЦиГ) СО РАН феномена – полидактилии (многопалости). Она отличается от описанных ранее у *Sus scrofa* проявлений этой аномалии тем, что дополнительные пальцы располагаются либо на латеральной стороне конечностей, либо на латеральной, и на медиальной. Аномалия впервые была обнаружена в 2017 г. у взрослых животных, предназначенных для выбраковки по причине неправильной постановки ног («медвежья лапа»). Таким образом, полидактилия мини-свиней ИЦиГ имеет явно выраженный негативный селекционный эффект. Проведено визуальное обследование поголовья и составлено описание этой аномалии. Полидактилия мини-свиней ИЦиГ является изолированной и не входит в состав каких-либо синдромов. Особи с полидактилией могут иметь дополнительные пальцы или на грудных, или на грудных и тазовых конечностях. На грудных конечностях могут присутствовать либо по одному латеральному дополнительному пальцу, либо латеральный палец и медиально расположенное зачаточное копытце. На тазовых конечностях встречаются только латеральные дополнительные пальцы. Анатомо-морфологические исследования показали, что латеральный дополнительный палец – анатомически достаточно полноценная структура, тогда как медиальный зачаток представлен только копытцем без остальных, свойственных нормальным пальцам, структур. Цитологическое исследование не выявило кариотипических особенностей, за исключением ранее описанной для мини-свиней ИЦиГ робертсоновской транслокации Rb 16;17. Впрочем, результаты исследований не указывают на сцепление полидактилии и робертсоновской транслокации. Генеалогический анализ и результаты скрещиваний позволяют принять в качестве рабочей гипотезы предположение о рецессивном наследовании признака. В целом исследование показало, что данная форма полидактилии анатомически и морфологически уникальна и не типична для вида *S. scrofa*, у которого ранее были описаны только формы полидактилии с медиальными дополнительными пальцами, как правило, наследуемые по доминантному типу с неполной пенетрантностью. В нашем случае результаты анализирующих скрещиваний указывают на рецессивное и, возможно, немонотенное наследование признака с варьирующей экспрессией и неполной пенетрантностью, из-за которой слабо выраженные мутантные фенотипы визуально не фиксируются.

Ключевые слова: полидактилия; многопалость; латеральное и медиальное положение; мини-свиньи ИЦиГ СО РАН; рецессивное наследование; неполная пенетрантность.

Для цитирования: Никитин С.В., Князев С.П., Трифонов В.А., Проскурякова А.А., Шмидт Ю.Д., Шатохин К.С., Запорожец В.И., Башур Д.С., Коршунова Е.В., Ермолаев В.И. Необычная врожденная полидактилия мини-свиней селекционной группы ИЦиГ СО РАН. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(6):652-660. DOI 10.18699/VJ21.074

Unusual congenital polydactyly in mini-pigs from the breeding group of the Institute of Cytology and Genetics (Novosibirsk, Russia)

S.V. Nikitin¹, S.P. Knyazev², V.A. Trifonov³, A.A. Proskuryakova³, Yu.D. Shmidt², K.S. Shatokhin²✉, V.I. Zaporozhets¹, D.S. Bashur¹, E.V. Korshunova¹, V.I. Ermolaev^{1,2}

¹ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

³ Institute of Molecular and Cellular Biology of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

✉ true_genetic@mail.ru

Abstract. The article describes a new phenomenon in the breeding group of mini-pigs at the Institute of Cytology and Genetics (ICG, Novosibirsk): polydactyly (extra digits), which is unusual because the additional digits are situated at the lateral surface of legs or at the lateral and medial ones. This anomaly was first found here in 2017 in adult animals intended for culling due to incorrect positioning of the legs caused by flexor tendon laxity and resulting in weight-bearing on the palmar surface of the proximal phalanges ("bear's paw"). Therefore, the polydactyly of mini-pigs has a pronounced negative

selection effect. A visual survey of the livestock was conducted, and a description of the detected anomaly was compiled. The polydactyly in mini-pigs is a stand-alone trait and is not part of any syndromes. Individuals with polydactyly may have extra digits either on pectoral or on pectoral and pelvic limbs. On thoracic limbs, there may be either one lateral digit or a lateral digit and a medially located rudimentary hooflet. On pelvic limbs, only lateral extra digits can occur. Anatomical and morphological analyses showed that the lateral extra digit is an anatomically complete ("mature") structure, whereas the medial rudimentary digit consists of only a hooflet without other structures characteristic of normal digits. Cytological examination revealed no specific karyotypic features, except for Robertsonian translocation Rb 16;17 previously reported for the mini-pigs of the same livestock. Cytological findings indicated that the polydactyly and Robertsonian translocation are not linked genetically. Genealogical analysis and results of crosses are consistent with a working hypothesis of recessive inheritance of the trait. Overall, the study shows that this type of polydactyly is anatomically and morphologically unique and not typical of *Sus scrofa*. In this species, only polydactyly types with medial accessory toes have been described and are usually inherited as a dominant trait with incomplete penetrance. In our case, the results of test crosses indicate recessive inheritance of the trait with varying expression and incomplete penetrance, because of which poorly expressed phenotypes are not visually detectable.

Key words: polydactyly; multi-fingeredness; lateral and medial position; mini-pigs of ICG SB RAS; recessive inheritance; incomplete penetrance.

For citation: Nikitin S.V., Knyazev S.P., Trifonov V.A., Proskuryakova A.A., Shmidt Yu.D., Shatokhin K.S., Zaporozhets V.I., Bashur D.S., Korshunova E.V., Ermolaev V.I. Unusual congenital polydactyly in mini-pigs from the breeding group of the Institute of Cytology and Genetics (Novosibirsk, Russia). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(6):652-660. DOI 10.18699/VJ21.074

Введение

Селекционная группа мини-свиней Института цитологии и генетики (ИЦиГ) СО РАН малочисленна. Соответственно, в ней присутствует систематический инбридинг на родоначальников, результатом которого должно быть «выщепление» гомозигот по рецессивным мутациям (Никитин и др., 2014). Во второй половине 2017 г. у мини-свиней ИЦиГ было зарегистрировано новое для них явление – полидактилия (многопалость). Эта аномалия давно привлекала внимание исследователей, и уже в XVII в. был установлен ее наследственный характер (Lange, Muller, 2017). Полидактилия может иметь как атавистический, так и тератологический характер. В первом случае – это полное или частичное восстановление пальца (пальцев), утраченного видом в процессе эволюции; во втором – результат нарушений нормального онтогенеза (Визнер, Виллер, 1979). Дополнительные пальцы могут быть на одной или нескольких конечностях, а их отделение от остальных пальцев может быть полным или неполным (Lange, Muller, 2017). Показано, что нет конкретного гена, определяющего развитие нормального набора пальцев или возникновение дополнительных, а имеет место действие плейотропных и полигенных механизмов, а также различных мутаций в генных сетях, регулирующих формирование конечностей (Lange, Muller, 2017). Полидактилия может быть единственным проявлением аномального развития (изолированная полидактилия) или одним из элементов какого-либо синдрома (синдромная полидактилия) (Gorbach et al., 2010).

Выделяют следующие изолированные формы полидактилии:

1. Преаксиальная. Дополнительные пальцы находятся перед медиальной осью конечности, т. е. перед первым (большим) пальцем (медиальное положение дополнительного пальца).
2. Постаксиальная. Дополнительные пальцы находятся после медиальной оси, т. е. после пятого пальца (мизинца) (латеральное положение дополнительного пальца).
3. Центральная. Наиболее редкая, не пре- и не постаксиальная.

У свиней вида *Sus scrofa* полидактилия впервые была описана более ста лет назад (Gorbach et al., 2010). В настоящее время у этого вида, в том числе и у дикого кабана, известно несколько форм преаксиальной полидактилии с неполным доминированием (Ptak, 1963; Malynicz, 1982; Gorbach et al., 2010). Относительно недавно описана преаксиальная полидактилия с возможным рецессивным типом наследования (Gorbach et al., 2010). Было предположено, что эту форму могут контролировать гены *LMBR1*, *EN2*, *HOXA10–13*, *GLI3*, *WNT2*, *WNT16*, *SHH*, локализованные на 18-й хромосоме свиньи (Gorbach et al., 2010). Интересно отметить, что на Кубе и соседних островах распространены одичавшие многопалые свиньи, у которых второй палец разделен на два или три (пяти- или шестипалость). Этой аномалии сопутствует так называемая медвежья лапа, когда животное опирается не на два (как должно быть в норме), а на четыре пальца (Иванчук, 2011). Кроме того, многопалость встречалась и у кубанских плавниевых свиней (Кудрявцев, 1948).

Цель настоящей публикации состоит в описании полидактилии, обнаруженной в 2017 г. в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ.

Материал и методы

Использованы данные о 82 особях из селекционной группы мини-свиней ИЦиГ:

- 1) 9 взрослых особей и 14 новорожденных поросят для описания внешних проявлений полидактилии;
- 2) 2 особи – половозрелая свиноматка и пятидневный поросенок – для анатомо-морфологических исследований;
- 3) 36 взрослых особей и 44 новорожденных поросенка из семи помётов с проявлением полидактилии – для построения генеалогической схемы.

При визуальном обследовании поросят с полидактилией ее наличие определялось по числу копыт на передних и задних конечностях особей. Анатомические исследования проводили по общепринятым методикам (Глаголев, Ипполитова, 1977; Лебедев, Зеленевский, 1995). При построении генеалогической схемы исходили из пред-

положения о существовании единого источника полидактилии – общего предка: для каждой пары носителей полидактилии, двигаясь по родословным в направлении ранних генераций, находили ближайшего общего предка. Статистическую обработку результатов скрещиваний выполнили общепринятым методом (Лакин, 1990).

Для цитогенетического анализа у четырех особей осуществлены биопсии ткани ушных раковин размером 8–10 мм. Из материала биопсии получили клеточные культуры фибробластов по методикам А.С. Графодатского с коллегами (1988) с модификациями (Beklemisheva et al., 2016). Из активно делящейся культуры фибробластов приготовили суспензии метафазных клеток методом, опубликованным ранее (Stanyon, Galleni, 1991). GTG-дифференциальную окраску провели по стандартной методике (Seabright, 1971).

Результаты

Визуальный анализ

В норме свиньи вида *Sus scrofa* имеют четыре пальца, 2, 3, 4 и 5-й, и, соответственно, четыре копыта, два из которых (3-е и 4-е) опорные (Соколов, 1979). При полидактилии пальцев (копыт) на ноге свиньи должно быть более четырех. У мини-свиней ИЦиГ полидактилия имеет следующие фенотипические характеристики (рис. 1):

1. Не сопровождается какими-либо другими аномалиями, т. е. является изолированной.
2. Число дополнительных копыт на отдельной конечности 1 или 2. Соответственно, общее число копыт на одной конечности 5 или 6.
3. Дополнительные копыта присутствуют либо на двух грудных конечностях, либо на всех четырех.
4. Симметрична на паре конечностей. Число дополнительных копыт на обеих грудных конечностях либо 1 и 1, либо 2 и 2; на тазовых – либо 1 и 1, либо отсутствуют.
5. При двух дополнительных копытах на передних конечностях более крупное когтеобразное расположено на наружной – латеральной стороне, значительно меньшее копыто – на внутренней (медиальной).
6. В случае двух дополнительных копыт на обеих грудных конечностях, на тазовых присутствует по одному латеральному дополнительному копыту. При одном дополнительном копыте на грудных конечностях до-

полнительные копыта на тазовых конечностях отсутствуют.

7. Сопровождается «медвежьей лапой», когда животное, имеющее дополнительный палец, опирается не на два центральных пальца (3-й и 4-й), как в норме у свиней, а на все четыре (2, 3, 4, 5-й). При дополнительных пальцах на тазовых конечностях их неправильная постановка приводит к разрастанию копытного рога и хромоте. Для полидактилии мини-свиней ИЦиГ характерна вариабельность одновозрастных особей в размерах дополнительных латеральных пальцев, длина которых визуальнo различается в 2–3 раза. В целом вариация признака представлена тремя дискретными фенотипами (см. рис. 1):

1. Дополнительные латеральные копыта на грудных конечностях, длина которых у новорожденных поросят составляет около 1 мм.
2. Дополнительные латеральные когтеобразные копыта на грудных конечностях, длина которых у новорожденных может достигать 3 и более мм.
3. Дополнительные латеральные копыта 3 и более мм на грудных конечностях и дополнительные медиальные копыта у новорожденных в виде рогового бугорка около 1 мм высотой. При этом имеются дополнительные латеральные копыта на тазовых конечностях.

Полидактилия мини-свиней ИЦиГ не типична для вида *Sus scrofa*, у которого описаны преаксиальные формы (Malynicz, 1982; Gorbach et al., 2010). Мини-свиньи ИЦиГ с первыми двумя фенотипами полидактилии имеют латеральные добавочные копыта, что может рассматриваться как изолированная постаксиальная полидактилия. Для третьего фенотипа характерно одновременное присутствие латеральных и зачаточных медиальных добавочных копыт, т. е. полидактилия с двумя добавочными пальцами является и пре-, и постаксиальной.

Анатомо-морфологический анализ

При осмотре анатомического материала, взятого от половозрастной свиноматки с полидактилией третьего фенотипического варианта, в дистальном отделе каждой из четырех конечностей четко визуализируются дополнительные пальцы. Они хорошо развиты, имеют выраженный роговой слой и анатомическую конфигурацию, соответствующую обычным развитым у свиней пальцам, но с элементами дисфункциональной атрофии: на втором



Рис. 1. Иллюстрация фенотипов полидактилии у поросят мини-свиней ИЦиГ СО РАН.

Красными кружками обведены дополнительные латеральные пальцы, синими – медиальные. Фенотипы: а – первый; б – второй; в – третий (передние конечности).



Рис. 2. Конечности взрослой свиноматки 3-го фенотипа полидактилии с дополнительными пальцами.

Красным цветом выделены латеральные пальцы; синим (а–в) – медиальные пальцы.

а – фотография конечностей: FL – передняя левая, FR – передняя правая, HL – задняя левая, HR – задняя правая; б–г – рентгенограммы конечностей: передних (левой слева и правой справа соответственно) в дорсовентральной проекции (б), передних (в) и задних (г) в латерально-медиальной проекции.

пальце левой задней ноги хорошо видно разросшееся деформированное копыто, остальные копыта с дополнительными пальцами демонстрируют патологическую форму из-за нарушения постава конечностей (рис. 2, а).

Рентгенограмма дистального отдела грудных конечностей отражает его предрасположенность к обеспечению функции дополнительной опоры (см. рис. 2, б–г). Вызывает внимание топографическое взаиморасположение фаланг дополнительных пальцев обеих грудных конечностей. Они находятся на дистальных концах пятых пястных костей, проксимальнее первого межфалангового сустава пятого пальца кисти. С латеральной поверхности на рентгенограмме отмечается (особенно четкое изображение левой кисти) наличие фаланг дополнительного латерального пальца с подтвержденными анатомическими основами для обеспечения функции опоры, кровоснабжения, иннервации и других трофических функций.

При осмотре рассеченного участка над дополнительным латеральным пальцем на всех конечностях отмечена хорошо сформированная соединительнотканная связка (сухожилие), характерная для анатомо-топографических структур дистального отдела конечностей свиньи (рис. 3). Связки дополнительного пальца представлены гладковолокнистой соединительной тканью с характерными морфологическими признаками, свойственными типичной конечности свиньи. Отмечается развитие фаланги с нормально сформированным пястно-фаланговым суставом, обладающим необходимыми компонентами истинного сустава (синовиальная жидкость, связка сустава, кон-

груэнтность суставных поверхностей). Препарат демонстрирует наличие структурных единиц (сустав, сухожилие), определяющих возможное функциональное предназначение добавочного пальца.

Внешний осмотр пятидневного поросенка показывает присутствие в дистальном отделе грудных конечностей на латеральной поверхности дополнительных пальцев, имеющих вид шиповидных выпячиваний со сформированными роговыми слоями (см. рис. 1, а и 4, а). Дополнительные латеральные пальцы обладают выраженной опорной функцией, о чем свидетельствует то, что уже через пять дней после рождения отмечается заметная степень мацерации (стертости) поверхностного рогового слоя. Аналогичная стертость копытного рога дополнительных пальцев имеет место и на конечностях взрослой свиноматки (см. рис. 3, а). Присутствует ярко выраженная каудальная направленность дополнительных пальцев, противоположная направленности четырех нормальных, как это наблюдается и на тазовых конечностях взрослой свиноматки (см. рис. 2, а). Дополнительный палец на латеральной стороне конечности и в первом, и во втором случае оканчивается когтевидным копытцем, у взрослой свиноматки – стертым и затупленным на конце (см. рис. 3, а, в), а у поросенка – еще острым (рис. 4, д). То есть добавочный латеральный палец служит в качестве дополнительной опоры при «медвежьей лапе».

Препарированные пальцы, в том числе и дополнительный латеральный, имеют у пятидневного поросенка костную основу (см. рис. 4, б). На освобожденной от кожного

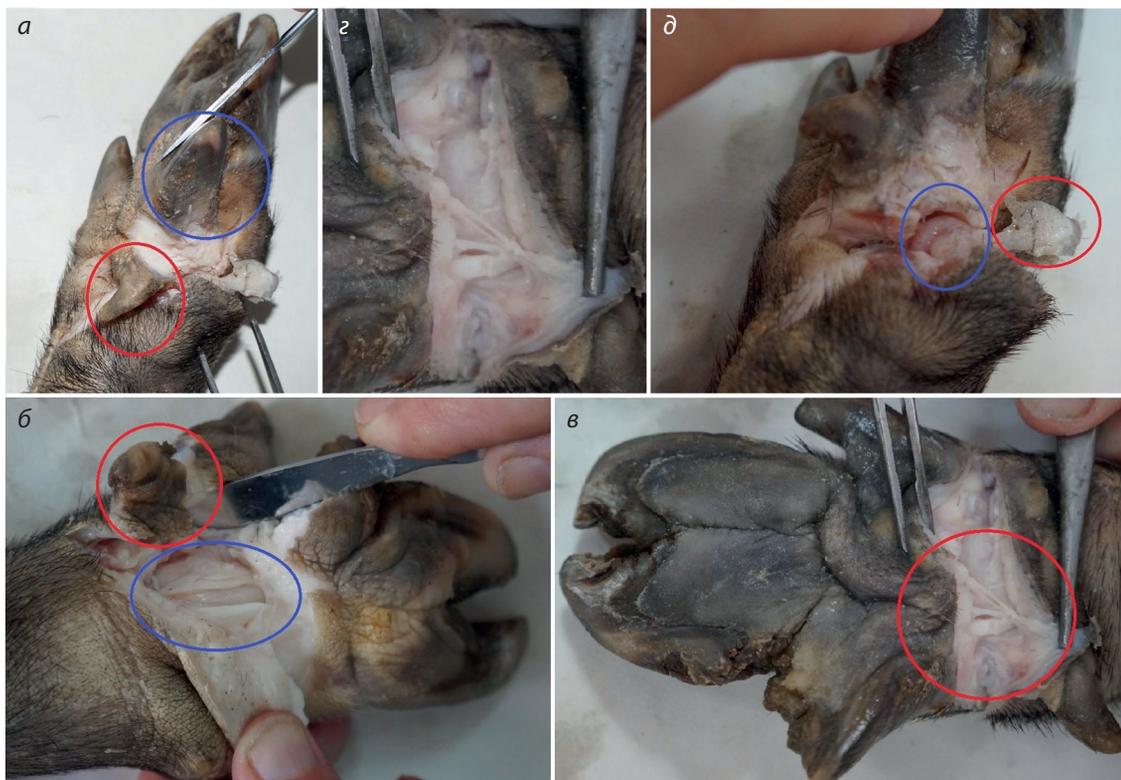


Рис. 3. Препарирование дополнительного пальца на грудной конечности взрослой самки.

a – первая стадия препарирования с отделением пальца; видна стертость копытного рога на нормальном боковом (обведено синим) и добавочном (обведено красным) пальцах; *б* – вторая стадия препарирования, видна гистологическая основа (обведено синим) дополнительного пальца (обведено красным); *в* – третья стадия препарирования, видно сухожилие (в красном круге) соединения добавочного пальца; *г* – увеличенное изображение сухожилия; *д* – препарирование сустава (в синем круге) добавочного пальца без рогового чехла (в красном круге).

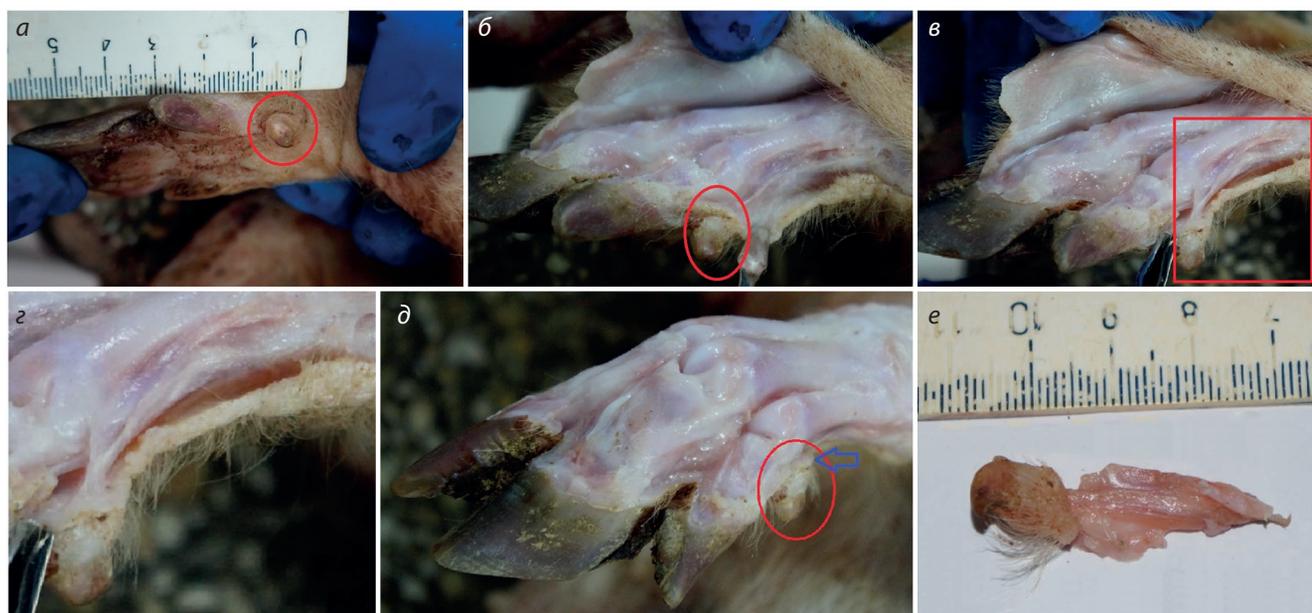


Рис. 4. Анатомио-морфологический анализ грудных конечностей с дополнительным латеральным пальцем пятидневного поросенка мини-свиней ИЦиГ СО РАН.

a – сравнение размеров нормальных и добавочного пальцев (выделено красным); *б* – снятие кожи с препарата конечности мини-свиньи с полидактилией (добавочный латеральный палец обведен красным); *в* – демонстрация сухожилий (обведено красным), образующих крепление добавочного пальца к костям пясти и фаланге нормального пальца; *г* – увеличенная фотография тех же самых сухожилий; *д* – демонстрация костной основы добавочного пальца на препарированной конечности мини-свиньи (синей стрелкой обозначен сустав); *е* – препарат добавочного пальца.

покрова латеральной поверхности видны фаланги дополнительного пальца и грубоволокнистая соединительнотканная связка, являющаяся структурно-функциональной единицей добавочного пальца. На препарате дистального отдела конечности видны межфаланговые суставы всех пальцев, в том числе дополнительного (см. рис. 4, в, д). Четко обозначен межфаланговый сустав дополнительного пальца (см. рис. 4, з). Отделенный препарированный дополнительный палец грудной конечности пятидневного поросенка имеет все характерные морфологические признаки (см. рис. 4, е).

Анатомический анализ дополнительного латерального пальца мини-свиней ИЦиГ показывает, что в этой селекционной группе обнаружена сформировавшаяся потенциально функциональная структура дополнительного латерального пальца, обладающего выраженной опорной костной основой, которая позволяет предполагать при возможной нагрузке конечности на него образование в онтогенезе качественных опорных показателей. А дополнительный медиальный палец, напротив, не имеет такой опорной костной основы и представлен только копытцем. Его положение на месте утраченного в процессе эволюции

первого (большого) пальца допускает неполную реализацию второго дополнительного пальца там, где у свиней дополнительные пальцы «замещают» утраченный первый.

Генеалогический и генетический анализ

Для выяснения источника полидактилии в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ была построена генеалогическая схема, основанная на принципе ближайшего общего предка пары особей. Схема показывает, что все восходящие вероятные линии наследования полидактилии сходятся на общем предке – хряке № 207 (рис. 5). Имеющихся в настоящее время данных недостаточно для объективной достоверной оценки гипотез наследования признака, так как только в 2018 г. после обнаружения в 2017 г. в репродуктивном ядре особей с полидактилией начали осматривать всех новорожденных поросят для регистрации присутствия этой аномалии.

За период с 2018 по 2020 г. получено 8 помётов с полидактилией: всего 51 новорожденная особь, из них 14 – с дополнительными пальцами. В двух помётах, где оба родителя имели нормальный фенотип (см. рис. 5), родилось по шесть поросят, и в каждом один был с полидактилией.

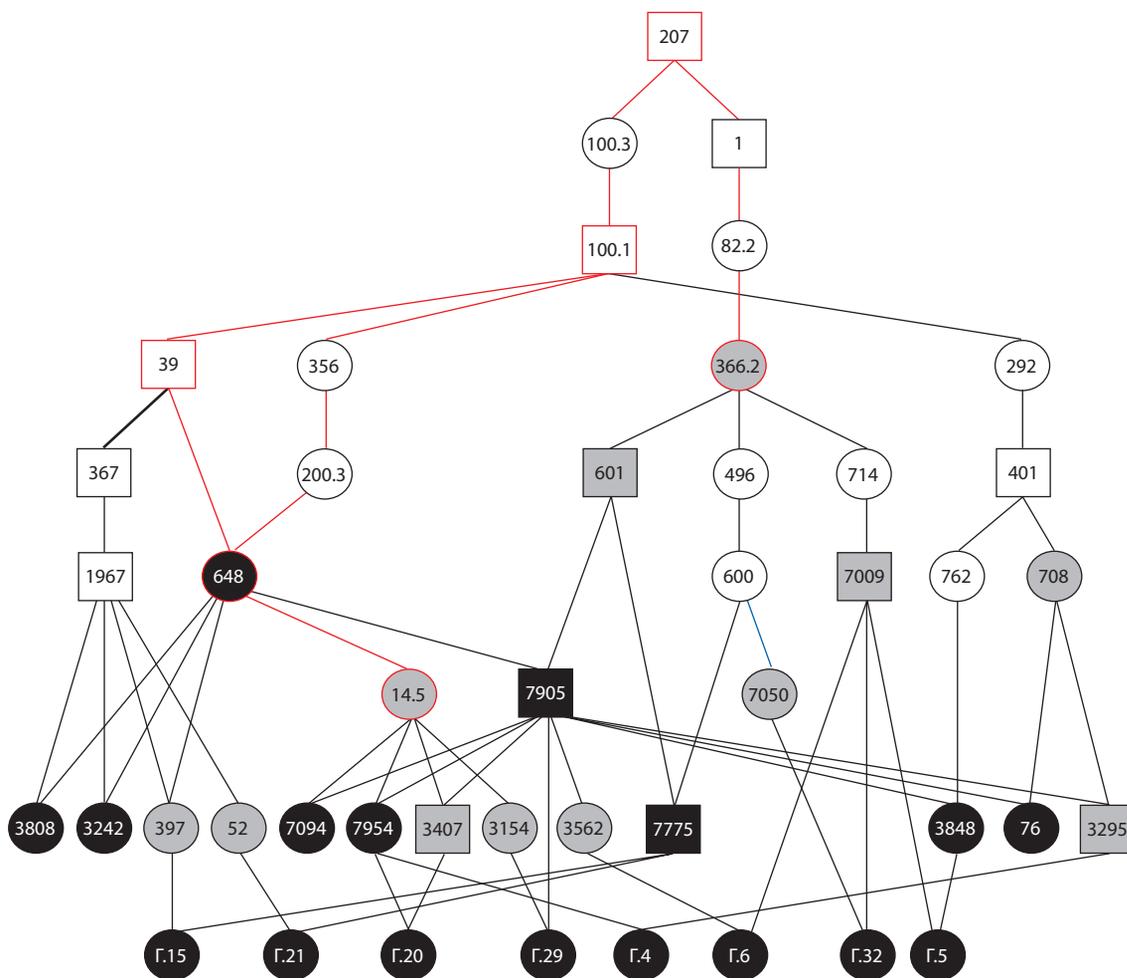


Рис. 5. Схема путей передачи полидактилии в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ СО РАН.

Квадраты – самцы, круги – самки; черные фигуры – особи с полидактилией; серые фигуры – нормальный фенотип; носительство фактора признака подтверждено скрещиваниями; белые фигуры – носительство признака не подтверждено скрещиваниями. Красным цветом отмечены предки, на которых замыкаются родословные особей с проявлением полидактилии, и пути между этими предками.

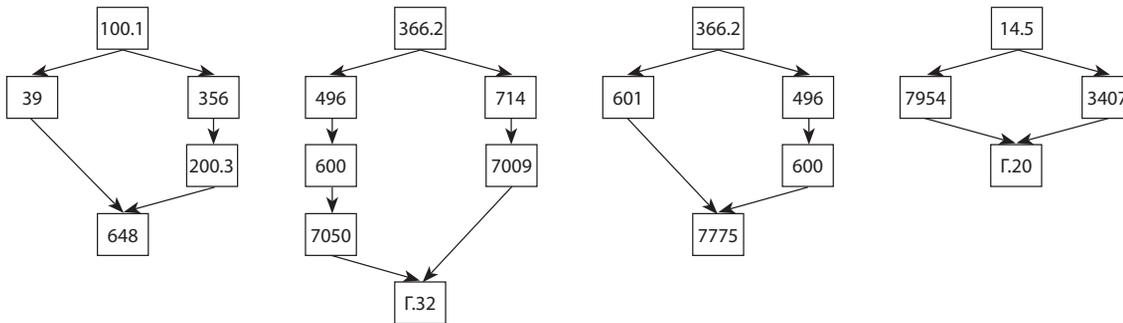


Рис. 6. Фрагменты родословных особей с проявлением полидактилии.

Номера помещены в квадраты вне зависимости от пола особи. Вверху родословных – ближайший общий родоначальник, внизу – пробанд с полидактилией.

Результаты анализирующих скрещиваний свиней с дополнительными пальцами и свиней фенотипически нормальных, но гетерозиготных по фактору полидактилии

Число потомков	Всего	Нормальные	С полидактилией
Фактическое	39.0	27.0	12.0
Ожидаемое		19.5	19.5

В шести пометах один из родителей был с полидактилией, другой – нормальный, но один из его родителей был с полидактилией (см. рис. 5). В них родилось 39 поросят, 12 из которых имели дополнительные пальцы. Генеалогическая схема показывает, что во всех 16 случаях полидактилии имело место замыкание родословных изученных особей на общего как для отца, так и для матери предка (см. рис. 5). На основании родословных (рис. 6), не прибегая к статистическому анализу, уже можно предположить рецессивное наследование полидактилии в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ.

Более информативное представление о генетической природе этой аномалии дал материал анализирующих скрещиваний между свиньями, фенотипически нормальными, но гетерозиготными по фактору (факторам) полидактилии с животными, обладающими дополнительными пальцами. Статистическая оценка результатов анализирующего скрещивания (см. таблицу) показала, что предположение о моногенном наследовании (при котором ожидалось расщепление потомства по фенотипу в соотношении 1:1) отвергается ($\chi^2 = 5.76$, d.f. = 1). Вероятно, имеет место рецессивное полигенное (возможно, майоргенное) наследование, хотя нельзя исключить и моногенное наследование с неполной пенетрантностью, которое может обуславливать визуально не определяемую слабую экспрессию признака. Однако, так как численность потомков в двух классах оказалась относительно невелика, необходима постановка дополнительных скрещиваний для более точной оценки на выборке большего объема.

Цитогенетический анализ

Для выявления особенностей кариотипов селекционной группы мини-свиней ИЦиГ проведено цитогенетическое исследование для четырех индивидуумов. Кариотипы по-

лучены для следующих мини-свиней: двух с обычным фенотипом (самка № 14.5 и самец № 3407) и двух с полидактилией (самка № 3808 и самец № 7905) (рис. 7).

На основании данных GTG-бэндинга установлено, что кариотипы трех исследованных особей, 14.5, 3407, 3808, не отличаются от ранее опубликованных обычных кариотипов *Sus scrofa*: как количеством ($2n = 38$) и морфологией хромосом, так и рисунком GTG-бэндов (Graphodatsky et al., 2020) (см. рис. 7). Для самца № 7905 с полидактилией показано наличие робертсоновской транслокации хромосом Rb 16;17, $2n = 37$, встречаемость которой среди мини-свиней ИЦиГ была отмечена ранее (Тихонов и др., 2010), в том числе и для самца-родоначальника № 207 с полидактилией.

Обсуждение

Проявляющаяся в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ полидактилия уникальна для вида *Sus scrofa*, так как сочетает в себе пре- и постаксиальную формы с заметным превалированием последней. С точки зрения микроэволюционных процессов, полидактилия мини-свиней ИЦиГ – явное новообразование, выражающееся в формировании практически полноценного дополнительного латерального пальца. При максимальной экспрессии признака наблюдается зачаточное медиальное дополнительное копытце на месте первого пальца. Вообще для *Sus scrofa* характерно именно медиальное расположение ранее обнаруженных у некоторых из них дополнительных пальцев (Malynicz, 1982; Gorbach et al., 2010), которые как бы «замещают» первый палец, хотя анатомически эти «замещения» могут весьма существенно различаться (Malynicz, 1982; Gorbach et al., 2010). В целом складывается впечатление, что сам генетический механизм формирования первого пальца в описанных ранее случаях разрушен, но информация о его местоположении сохранилась в геноме.

Напротив, у мини-свиней ИЦиГ с пятипалостью расположение дополнительного пальца с соответствующей полнотой сформированной анатомо-морфологической структурой генетически определено на месте шестого пальца – «второго» мизинца. При проявлении у мини-свиней еще одного варианта аномалии в виде «шестипалости», кроме дополнительного мизинца, на месте первого (большого) пальца находится зачаточное копытце, но здесь отсутствуют все остальные присущие обычным пальцам

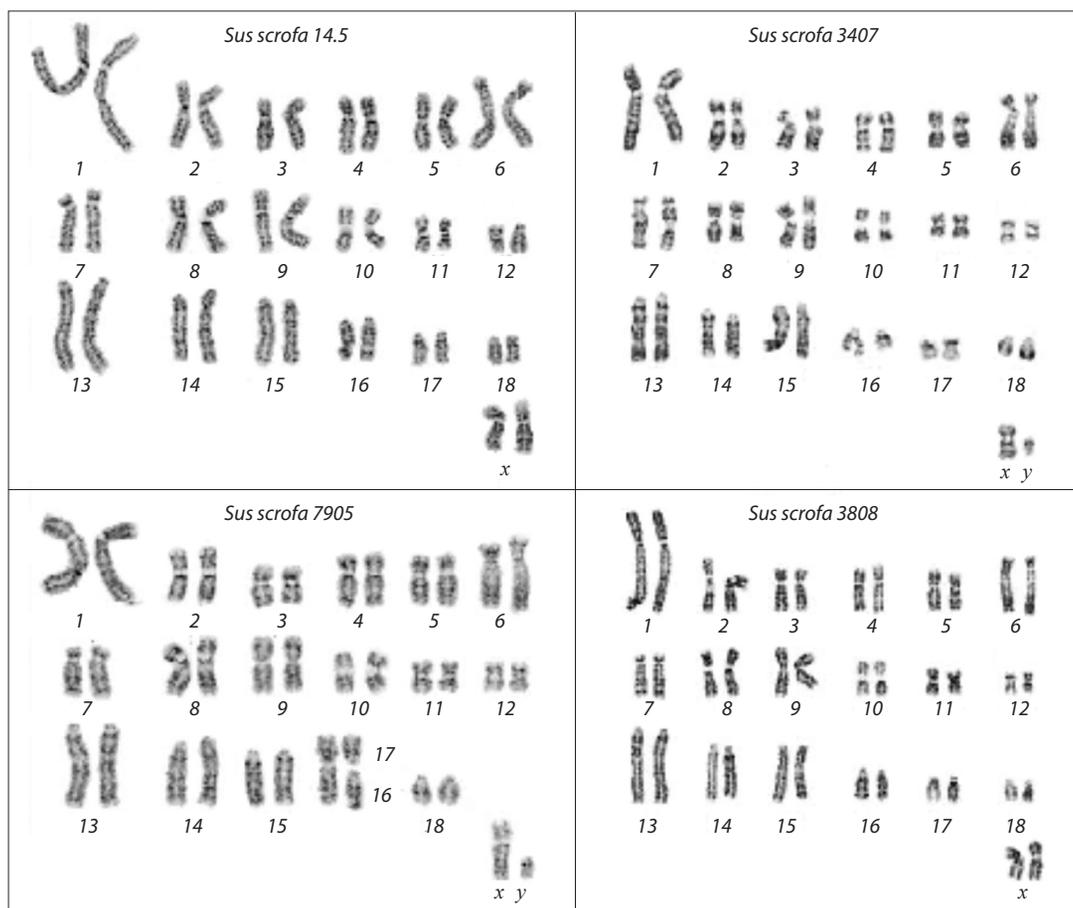


Рис. 7. GTG-окрашенные хромосомы четырех особей селекционной группы мини-свиней ИЦиГ СО РАН.

структуры. Как следствие, зачаточное копытце этого второго дополнительного пальца у шестипалой грудной конечности мини-свиньи расположено на месте первого (большого) пальца кисти. Мы полагаем, что это обстоятельство требует дальнейших анатомо-морфологических и молекулярно-генетических исследований.

Изучение кариотипов стандартными цитогенетическими методами не выявило особенностей аномальных мини-свиней с дополнительными пальцами, за исключением наличия в кариотипе одного из четырех исследованных животных робертсоновской транслокации Rb 16;17, ранее уже обнаруженной в этой популяции (Тихонов и др., 2010).

Гены-кандидаты, определяющие, возможно, полидактилию у свиней, располагаются на хромосоме 18 (Gorbach et al., 2010). Согласно полученным данным GTG-бэндинга, никаких меж- и внутрихромосомных перестроек с вовлечением этой хромосомы у мини-свиней не наблюдается.

Заключение

Результаты анализирующих скрещиваний указывают на рецессивное наследование признака с варьирующей экспрессией и неполной пенетрантностью, которая может быть и следствием того, что слабо выраженные фенотипы визуально не фиксируются. Не исключено, что «медвежья лапа» без дополнительных пальцев, не распознаваемая у новорожденных поросят, может быть у них фенотипом полидактилии. В заключение следует заметить, что по-



Рис. 8. Взрослая мини-свиноматка с полидактилией и неправильной постановкой ног («медвежья лапа»).

лидактилия мини-свиней ИЦиГ сопровождается явным селекционно-негативным эффектом. У животных с «медвежьей лапой» может происходить разрастание копытного рога на 3-м и 4-м пальцах, что приводит к хромоте (рис. 8). Собственно, при осмотре животных, выбраковываемых из племенного состава из-за неправильной постановки ног или хромоты, полидактилия и была впервые обнаружена среди мини-свиней ИЦиГ СО РАН.

Список литературы / References

- Визнер Э., Виллер З. Ветеринарная патогенетика. М.: Колос, 1979.
[Wiesner E., Wheller Z. Veterinärmedizinische Pathogenetik. Jena, 1974. (Russ. ed.: Wizner E., Wheller Z. Veterinary Pathogenetics. Moscow: Kolos Publ., 1979. (in Russian))]
- Глаголев П.А., Ипполитова В.И. Анатомия сельскохозяйственных животных с основами гистологии и эмбриологии. М.: Колос, 1977.
[Glagolev P.A., Ippolitova V.I. Anatomy of Farm Animals with the Basics of Histology and Embryology. Moscow: Kolos Publ., 1977. (in Russian)]
- Графодатский А.С., Раджабли С.И., Баранов О.К. Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных млекопитающих: Атлас. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988.
[Graphodatsky A.S., Radzhabli S.I., Baranov O.K. Chromosomes of Farm and Laboratory Mammals: Atlas. Novosibirsk: Nauka Publ., 1988. (in Russian)]
- Иванчук В.А. Биогенетические особенности редких и исчезающих пород свиней. *Ветеринария с.-х. животных*. 2011;2:55-60.
[Ivanchuk V.A. Biogenetic characteristics of rare and endangered breeds of pigs. *Veterinariya Sel'skokhozyaystvennykh Zhivotnykh = Veterinary Medicine of Farm Animals*. 2011;2:55-60. (in Russian)]
- Кудрявцев П.Н. Племенное дело в свиноводстве. М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1948.
[Kudryavtsev P.N. Breeding Business in Pig Husbandry. Moscow: OGIZ-Selkhozgiz Publ., 1948. (in Russian)]
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990.
[Lakin G.F. Biometrics. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1990. (in Russian)]
- Лебедев М.И., Зеленецкий Н.В. Практикум по анатомии сельскохозяйственных животных. СПб.: Агропромиздат, 1995.
[Lebedev M.I., Zelenevsky N.V. Tutorial on the Anatomy of Farm Animals. St. Petersburg: Agropromizdat Publ., 1995. (in Russian)]
- Никитин С.В., Князев С.П., Шатохин К.С. Миниатюрные свиньи ИШИГ – модельный объект для изучения формообразовательного процесса. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014; 18(2):279-293.
[Nikitin S.V., Knyazev S.P., Shatokhin K.S. Miniature pigs of ICG as a model object for morphogenetic research. *Rus. J. Genet. Appl. Res.* 2014;4(6):511-522].
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Т. 3. М.: Высш. шк., 1979.
[Sokolov V.E. Taxonomy of Mammals. Pt. 3. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1979. (in Russian)]
- Тихонов В.Н., Кочнева М.Л., Бобович В.Е. Интродукция кариотипического полиморфизма ($2n = 36, 37, 38$) в геном домашних свиней *Sus scrofa domestica*. *Информационный вестник ВОГиС*. 2010;14(4):647-653.
[Tickhonov V.N., Kochneva M.L., Bobovich V.E. Introduction of karyotypic polymorphism ($2n = 36, 37, 38$) in genome of domestic pigs *Sus scrofa domestica*. *Informatcionny Vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 2010;14(4):647-653. (in Russian)]
- Beklemisheva V.R., Perelman P.L., Lemskaya N.A., Kulemzina A.I., Proskuryakova A.A., Burkanov V.N., Graphodatsky A.S. The ancestral carnivore karyotype as substantiated by comparative chromosome painting of three pinnipeds, the walrus, the Steller sea lion and the Baikal seal (Pinnipedia, Carnivora). *PLoS One*. 2016;11(1): e0147647. DOI 10.1371/journal.pone.0147647.
- Gorbach D., Mote B., Totir L., Fernando R., Rothschild M. Polydactyl inheritance in the pig. *J. Hered.* 2010;101(4):469-475. DOI 10.1093/jhered/esq037.
- Graphodatsky A.S., Perelman P.L., O'Brien S.J. Atlas of Mammalian Chromosomes. 2nd ed. Wiley-Blackwell. USA, 2020.
- Lange A., Muller G.B. Polydactyly in development, inheritance, and evolution. *Q. Rev. Biol.* 2017;92(1):1-38. DOI 10.1086/690841.
- Malynicz G.L. Complete polydactylism in Papua New Guinea village pig, with otocephalic homozygous monsters. *Ann. Genet. Sel. Anim.* 1982;14(3):415-420. DOI 10.1186/1297-9686-14-3-415.
- Ptak W. Polydactyly in wild boar. *Acta Theriologica*. 1963;6:312-314.
- Seabright M. A rapid banding technique for human chromosomes. *Lancet*. 1971;2:971-972. DOI 10.1016/s0140-6736(71)90287-x.
- Stanyon R., Galleni L. A rapid fibroblast culture technique for high resolution karyotypes. *Ital. J. Zool.* 1991;58:81-83. DOI 10.1080/11250009109355732.

ORCID ID

S.V. Nikitin orcid.org/0000-0002-8239-5450
S.P. Knyazev orcid.org/0000-0002-4767-0795
V.A. Trifonov orcid.org/0000-0003-0454-8359

A.A. Proskuryakova orcid.org/0000-0003-3812-4853
K.S. Shatokhin orcid.org/0000-0002-0885-2772
V.I. Zaporozhets orcid.org/0000-0002-1337-5093
D.S. Bashur orcid.org/0000-0001-9725-3888

Благодарности. Работа поддержана бюджетным финансированием по проекту № 0259-2021-0015.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 04.02.2021. После доработки 15.04.2021. Принята к публикации 19.04.2021.