

УДК 575.22:599.74.4

Посвящение  
Виктору Николаевичу Орлову, одному из основоположников  
русской школы кариологии в зоологических исследованиях, к юбилею.

## ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА КАРИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA*) И ДРУГИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MARTES* (CARNIVORA, MAMMALIA)

© 2023 г. В. М. Малыгин\*, Л. Д. Сафронова\*\*, Е. Г. Сергеев\*\*\*, @, Е. С. Левенкова\*\*

\*МГУ им. М.В. Ломоносова, Воробьевы горы, 1/12, Москва, 119992 Россия

\*\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

\*\*\*ФГБНУ НИИ пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева,  
ул. Трудовая, б, п. Родники, Московская обл., 140143 Россия

@E-mail: seg06@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.01.2022 г.

После доработки 12.12.2022 г.

Принята к публикации 19.12.2022 г.

На основании обзора публикаций и дополнительного собственного материала проведена ревизия первоописания кариотипа соболя *Martes zibellina*, представлены данные о митотических метафазных хромосомах самки и самца этого вида и сравнение их наборов с таковыми у близко родственных видов рода *Martes*. Также приведено описание синаптонемного комплекса (СК) в ранней – средней профазе мейоза сперматоцитов соболя. Сравнительный анализ подтвердил основные цитогенетические показатели соболя и куниц ( $2n = 38$ ,  $NF_a = 64–68$ ,  $X$  – средней величины субметацентрик, а  $Y$  – самый мелкий акро- субмета- или метацентрик). Эти характеристики мало пригодны для разработки внутривидовой таксономии соболя, однако могут быть использованы для выявления филогенетических связей на видовом и родовом уровнях, а также для выяснения последствий природной гибридизации близких видов рода *Martes*.

**Ключевые слова:** соболь, куница, кариотип, митоз, мейоз, синаптонемный комплекс, систематика

**DOI:** 10.31857/S1026347022600765, **EDN:** MJYDJC

Соболь, *Martes zibellina* L., 1758, пушной зверь семейства кунцеобразных, обитает на огромной лесной территории Евразии. В России – от Предуралья на восток до Камчатки и от северной границы тайги до Южного Приморья, на Алтае и Южном Урале от юга таежной зоны Сибири до лесостепи Казахстана (Гептнер и др., 1967). В связи с изменяющимся спросом на шкурки соболя на международном рынке наблюдаются значительные колебания цены на них. По данным ООО “Союзпушнина” на Международном пушном аукционе в Санкт-Петербурге стоимость шкурки в 1987 г. достигала 268.5 \$, в последующие годы отмечено ее снижение с 199.0 \$ в 2012 г. до 43.2 \$ в 2020 г. (<https://sojuzpushnina.ru/>). Считается, что наиболее ценным мехом обладают особи с темным окрасом, которые в основном поступают из Забайкалья (Баргузинский кряж) и с Енисея, доля таких зверьков из этих мест составляет более половины в добыче охотников.

Однако, как показал анализ открытых источников, особи с темным мехом поступают на рынки пушнины и из других частей ареала соболя, в том числе в количестве от одного до десяти процентов из юго-восточных окраин, включая островные популяции Сахалина (Левенкова, Каштанов, 2019). Это свидетельствует, с одной стороны, о единстве вида, а с другой – указывает на мозаику фенотипической изменчивости по всему ареалу, что создает трудности для подвидовой таксономии. Так, в сводке В.Г. Монахова (Monachov, 2011) приведены данные о выделении в разных источниках от 2 до 30 подвидов соболя. Внутривидовая систематика соболя также осложнена тем, что после периода чрезмерного промысла было проведено несколько этапов его масштабной реинтродукции, для которой были использованы в первую очередь особи с ценным мехом из Прибайкалья. Эти меры, наряду с ограничением промысла, привели к увеличению численности вида, а его

способность к значительным естественным миграциям и благоприятные климатические факторы – к восстановлению непрерывного ареала и даже расширению его границ (Захаров, Сафронов, 2012; Сафронов, 2016; Каштанов и др., 2022). Генетический анализ с применением молекулярных маркеров обнаружил, при значительной вариабельности аллельных вариантов, генетическое сходство популяций центральной части ареала, что может быть обусловлено расселением и перемещением аборигенных соболей с потомками интродуцентов. Наибольшее своеобразие выявили у краевых или тех, чьи места обитания отделены крупными естественными преградами (Пищулина, 2013; Каштанов и др., 2015а; 2022).

Несмотря на наличие новых подходов к изучению генетической структуры вида, кариотип с середины XX столетия до сих пор остается универсальным как интегральным, так и дифференцирующим признаком в систематике млекопитающих (Орлов, Булатова, 1983). Соболю – один из первых видов, с изучения кариотипа которых начиналась отечественная кариосистематика. Первое описание кариотипа соболя (Орлов, Малыгин, 1969) было опубликовано в сборнике, подготовленном к II Всесоюзному совещанию по млекопитающим, включавшему серию сообщений по цитогенетике млекопитающих в стране. Так оказалось, что для первоописания и последующих исследований по ходу развития методов цитогенетики (Графодатский и др. 1977; Графодатский, Раджабли, 1988 и т.д.) материалы по кариотипу соболя были получены не непосредственно из природных популяций, а от животных из звероферм, и до сих пор данные по кариотипической характеристике подвидов отсутствуют. Однако проведение сравнительных исследований кариотипов соболя и родственных таксонов дает достаточные основания для рассмотрения вопросов если не внутривидовой таксономии, то межвидовых отношений линнеевского вида *Martes zibellina* L.

### Подвиды соболя и положение в системе

Пока нет единого понимания систематики соболя на видовом и внутривидовом уровнях. В первом случае это касается в основном таксономического положения краевых популяций, тогда как ревизия внутривидовых форм должна затрагивать в целом ареал этого вида. Так, в сводке В.Г. Гептнера с соавторами (1967) для Советского Союза приведено 17 подвидов, которые объединены в 7 групп (больших популяций): тобольскую, алтайскую, саянскую, енисейскую, забайкальскую, сахалинскую и камчатскую. Выделение двух последних отражает своеобразие островных и полуостровных популяций, что генетически подтверждено обнаружением уникальных тандемных повторов в ядерной

ДНК у особей на периферии ареала (Пищулина, 2013; Каштанов и др., 2015а).

В мировой сводке по млекопитающим признаются также 17 подвидов соболя (Wozencraft, 2005), но по всему ареалу. Однако, исследуя большие выборки соболей по особенностям экстерьера, окраске шкурок и краниальным промерам, было подтверждено существование всего 4 подвидов: *averini*, *sahalinensis*, *kamtshadalica* и *zibellina* (Монахов с соавторами 1976; 2020; Монахов и др., 2021). В монографии Н.Н. Бакеева с соавторами (2003) подтверждено только 4 реально существующих подвида соболя, имеющих достаточно четкие морфологические различия и обитающих на относительно изолированных территориях: алтайский, тобольский, сахалинский и камчатский соболю, те же которые перечислялись ранее (Монахов, 1976). В пределах современной России другие исследователи рассматривают до 8 подвидов: *zibellina*, *yenisseensis*, *averini*, *princeps*, *schantaricus*, *sahaliensis*, *kamtshadalica*, *brachyura* (Аристов, Барышников, 2001).

Молекулярно-генетический анализ митохондриальной и ядерной ДНК предоставил новые возможности ревизии вида и внутривидовых форм русского соболя и других представителей рода *Martes* (Kyle *et al.*, 2003; Рожнов и др., 2010, 2013; Ishida *et al.*, 2013; Kinoshita *et al.*, 2015; Каштанов и др., 2015а, 2015б; 2018; и др.).

Как отмечено выше, в связи с перепромыслом и резким сокращением численности соболей, в СССР проводились мероприятия по реинтродукции. Всего с 1901 по 1970 гг. было выпущено 19 тыс. зверьков, но в 1970 г. работы по расселению соболей были прекращены (Бобров и др., 2008). Однако, несмотря на антропогенное вмешательство в структуру вида (промысел и реинтродукция), а также на процессы миграции, отмеченные для соболя в течение разных промысловых сезонов, методом анализа микросателлитов ядерной ДНК выявлено своеобразие популяций из разных частей ареала (Пищулина, 2013; Каштанов и др., 2015б), что указывает на возможность ревизии вида и внутривидовых форм с помощью генетических методов.

За пределами России, соболю встречается в Казахстане, Китае, Монголии, в Корее и Японии. На севере Японских островов представлены следующие подвиды: на Хоккайдо – *M. z. brachyura*; а на Хонсю (Хондо), Сикоку и Кюсю – японский соболю, *M. z. melampus*; на острове Цусима в Корейском проливе – *M. z. tsuensis*; а на Корейском полуострове – *M. z. koreensis* (синоним, *hamgyensis*) (Гептнер и др., 1967). На западе ареала соболю контактирует с лесной куницей (желтодушкой), *Martes martes* родственным видом, в результате чего в ловушки промысловиков попадают межвидовые гибриды – кидусы (или кидасы).

В Неарктике представлено 2 вида рода *Martes* — илька (куница-рыболов), *M. pennanti* с 3-я подвидами, и американская куница, *M. americana* с 14-ю подвидами (Hall, 1981). В подроковой характеристике *Martes* наблюдается морфологическая и генетическая близость *M. americana* и группы евразийских видов (*martes/zibellina/melampus*), которые иногда объединялись в единый “надвид” (Павлинов, Лисовский, 2012). Другой американский вид рассматривают как подрод рода *Martes*, либо как отдельный род *Pekaria*, аргументируя это молекулярно-генетической обособленностью — *Pekaria pennanti* (ASM Mammal Diversity Database). <https://www.mammaldiversity.org/explore.html#species-id=1005825>).

Благодаря ценному меху и в связи с резким сокращением численности, в начале 30-х годов прошлого века соболя начали разводить в клетках (Портнова, 1941) и смогли создать технологию производства этого вида в звероводческих хозяйствах (Казакова и др. 1986). К настоящему времени в России насчитывается 11 зверохозяйств по разведению соболя с общим маточным поголовьем 45.2 тыс. самок (Сводка ..., 2021).

Так, с 1931 г. соболей разводят в зверосовхозе “Пушкинский” Московской области. Первоначально завезли более 100 животных, отловленных на воле и принадлежащих к различным кряжам: баргузинскому, амурскому, енисейскому, алтайскому, минусинскому и тобольскому (Павлов, Балиева, 1941). Позднее завозили соболей из Забайкалья и Сахалина (Каштанов и др., 2016). С 1948 г. соболя разводят в зверосовхозе “Салтыковский” Московской области, причем первые 35 самок и 20 самцов были завезены из зверосовхоза “Раисино” Московской области. Но, к сожалению, не установлены места отловов этих зверьков (Каштанов и др., 2020). Разнообразие исходных мест отлова соболей, смешивание и длительность их разведения позволяют предположить, что генетические показатели, у особей из разных зверосовхозов, вряд ли могут быть использованы в построении внутривидовой структуры представительной рода *Martes*.

Попытки разведения соболя были предприняты в Китае (Монахов, Ли 2013). Исследования по соболю, кроме России, проводят в Китае, Японии, США и других странах, особенности морфологии и биологии этого вида относительно хорошо изучены (Мартынов, 1987; Monachov, 2011; Сергеев, 2016).

Таксономическая обособленность рода *Martes*, представленного 3 или 2 подродами и 6 или 8 видами, общепризнана (Гептнер и др., 1967, Павлинов, 2006), однако есть расхождения в трактовке видового статуса и состава подродов. В.Г. Гептнер, проводя ревизию куницеобразных, придерживался широкой трактовки рода *Martes*, поэтому

рассматривал таксономическую обособленность харзы, *Martes flavigula* и ее викариата — южноиндийской харзы, *M. gwatkinsii* (раса харзы) только на уровне подрода *Charronia* (Гептнер и др., 1967), тогда как возможно выделение харзы в отдельный род *Charronia* (Аристов, Барышников, 2001). Возможно, последняя трактовка более объективна, так как кариотип харзы ( $2n = 40$ ;  $NF_a = 68$ ; Fredga, 1966; Atlas of Mammalian Chromosomes, 2020) отличен от остальных видов рода *Martes* (Орлов, Булатова, 1983). Выделение в отдельный род, но на основе молекулярно-генетических данных, предложено и для североамериканского вида *M. pennanti* (см. выше). В России род *Martes* представлен 4 видами — три вида включены в подрод *Martes* s.str. (*M. zibellina*, *M. foina*, *M. martes*), один, *M. flavigula*, выделен в подрод (возможно, род) *Charronia*.

Анализ генетических маркеров обнаружил общие закономерности у видов рода *Martes* — огромное разнообразие гаплотипов, максимальное для материковых популяций соболя, лесной и американской куниц, несоответствие их генотипической и фенотипической изменчивости, вместе с тем своеобразие популяций по генетическим маркерам, наиболее выраженное для островных популяций на краю ареалов (Kyle *et al.*, 2003; Kinoshita *et al.*, 2015).

Однако отметим, что даже с использованием современных молекулярно-генетических методов затруднено точное картирование генов без их привязки к цитогенетическим картам (Рубцов, Карамышева, 1999).

Вопросы генетической связи и таксономических различий подвидов соболя *M. zibellina*, межвидовые отношения в подроде *Martes* и между подродами рода остаются актуальными и ждут решения в комплексе новых и классических подходов.

### Цитогенетические характеристики таксонов рода *Martes*

С 60-х годов исследователи заинтересовались генетикой соболя. Первой из методически доступных в это время характеристик генома стало описание кариотипа (табл. 1). Впоследствии были проведены биохимические (в основном иммунохимические; Беляев и др., 1980, 1984), а в настоящее время — молекулярно-генетические исследования (Hosoda *et al.*, 1999; Kurose *et al.*, 1999; Inoue *et al.*, 2010; Пищулина, 2013; Рожнов и др., 2013; Kinoshita *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2021 и др.).

Первое упоминание о кариотипе вида из рода *Martes* было дано Эрлихом (Ehrlich, 1949), который обнаружил в соматических клетках каменной куницы, *M. foina*, 19 пар хромосом. А.С. Графодатский с соавторами (1982а) исследовали современными методами кариотип самки *M. foina* (фермерского содержания), а Р.И. Дзюев с соавто-

Таблица 1. Кариотипы видов р. *Martes*

Виды и подвиды	Район исследования	2n	NF <sub>a</sub>	AA	X	Y	Метод	Литература
<i>M. foina</i>	Швейцария	38	—	—	—	—		Ehrlich, 1949
<i>M. foina</i>	Новосибирск, Экспер. база Биолог. ин-та	38	66	3	Sm	—	G, C, NOR	Графодатский и др., 1982б
<i>M. foina</i>	Линия фибробластов из банка Куньминь, Китай	38	66	3	M	a	G+	Nie et al. 2002, 2012
<i>M. foina nehringi</i>	Северный Кавказ, села Безенги, Терскол	38	66	3	M	a		Дзуев и др., 2020
<i>M. martes</i>	Швеция	38	—	—	—	—		Fredga, 1967
<i>M. martes</i>	Новосибирск, Экспер. база Биолог. ин-та	38	68	4	Sm	m	G+, C, NOR	Графодатский и др., 1982а
<i>M. martes larezi</i>	Центральный Кавказ, хутор Сарский, село Аргудан	38	64	4	Sm	m		Дзуев и др., 2013
<i>M. americana</i>	США	38	66	4	Sm	sm		Wurster, Benirschke, 1967, 1968
<i>M. zibellina</i>	Москва, Салтыковский зверосовхоз	38	64	3	M	m		Орлов, Малыгин, 1969
<i>M. zibellina</i>	Новосибирск, Экспер. ферма Биолог. ин-та	38	66	4	Sm	a	G+, C, NOR	Графодатский и др., 1977
<i>M. zibellina brachyura</i>	Япония, о-в Хоккайдо	38	66	4	M	a		Obara, 1982
<i>M. melampus melampus</i>	Япония, о-в Shikoku	38	68	3	M	a		Tsuchiya, 1979
<i>M. melampus melampus</i>	Япония, префектура Aichi	38					G+	Graphodatsky et al. 2002
<i>M. pennanti</i>	США	38	64	4	Sm	sm		Benirschke, Yong, 1966; Wurster, Benirschke, 1967, 1968

Примечание. 2n – число хромосом в диплоидном наборе; NF<sub>a</sub> – число плеч аутосом; X- и Y-хромосомы: M, m – мета-, Sm, sm – субмета- и а – акроцентрики, AA – число пар акроцентриков. Метод: G-, C- или AgNOR- дифференциальной окраски; G+ – хромосомный пэинтинг.

рами (2013, 2020) практически повторил это описание для самки и двух самцов *M. foina nehringi* из природы, из двух пунктов на Кавказе (табл. 1). К 1967 г. относится первое упоминание о диплоидном числе (2n = 38) лесной куницы *M. martes* (Fredga, 1967; Wurster, Benirschke, 1967), а полное описание кариотипа самца было приведено в работе (Графодатский с соавторами (1982а). Сходный кариотип обнаружен у трех куниц, *M. martes larezi* (2n = 38), отловленных в 2-х местах Северного макросклона Центрального Кавказа (табл. 1; Дзуев и др., 2013). Описание кариотипа американской куницы, *M. americana* (Wurster, Benirschke,

1968) оказалось близким с данными по кариотипу соболя *M. zibellinae* (Орлов, Малыгин, 1969).

Таким образом, был сделан вывод о сходстве и стабильности кариотипов видов рода *Martes* и, соответственно, об отсутствии перспектив использования цитогенетических показателей для сравнительных таксономических исследований видов этого рода (Графодатский и др., 1976, 1977).

Однако уже первые сравнительные изучения хромосом соболя и родственных видов обнаруживали признаки полиморфизма, природа которого требовала дальнейших цитогенетических исследований (Графодатский и др. 1977, 1982а, 1982б).

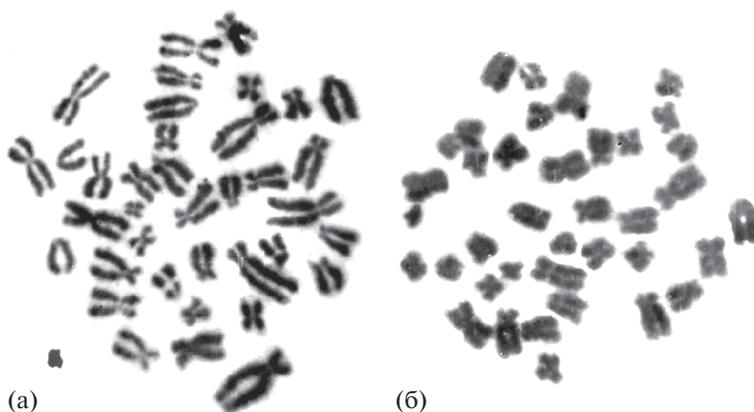


Рис. 1. Метафазные пластинки (ув.  $\times 100$ ) самки (а) и самца (б) соболя, *Martes zibellina*.

В настоящей работе мы обобщили сведения по цитогенетике русского соболя и сравнили показатели его кариотипа с таковыми у близко родственных видов рода *Martes*, что актуально, особенно в связи с тем, что на современных Интернет-ресурсах почти невозможно найти иллюстративные данные к описаниям кариотипов *Martes*, опубликованные в конце прошлого столетия.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Все сведения по цитогенетике соболя в нашей стране были получены из разволок зверосовхозов Московской обл. “Салтыковский” (исследовано 6 самцов и 2 самки; Орлов, Малыгин, 1969) и “Пушкинский” (10 самцов: Сафронова и др., 2018), а также экспериментальной фермы Института цитологии и генетики СО АН СССР и Биологического института (Новосибирск; 1 самец и 2 самки; Графодатский и др., 1977). Соответственно, отсутствуют конкретные данные о географической привязке исследованных животных, вероятность смешанного происхождения этих зверей от прародителей, отловленных в разных сибирских популяциях.

В данной статье мы приводим уточненные данные по кариотипу самки и самца соболя из зверосовхоза “Салтыковский”, откуда кариотип соболя был описан впервые, без подробностей в отношении морфологии хромосом (Орлов, Малыгин, 1969).

Препараты соматических хромосом были приготовлены из костного мозга по обычным методикам (Ford, Hamerton, 1956). Для обработки фотографических изображений использовали инструменты фоторедактора Photoshop CC (бесплатная пробная версия Adobe Creative Cloud).

Для анализа мейотических хромосом использовали семенники 10 половозрелых самцов из популяции зверохозяйства “Пушкинский”. Методика анализа синаптонемных комплексов (СК)

описана ранее (Moses *et al.*, 1977; Сафронова и др., 2018). Длины СК аутосомных и половых бивалентов сперматоцитов измеряли с помощью программы Leica Application Suite V3 на цифровых микрофотографиях. Нумерацию СК бивалентов в кариотипе проводили в порядке убывания их линейных размеров.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В диплоидном наборе исследованных нами самки и самца по 38 хромосом (рис. 1), из них 18 пар аутосом и половые хромосомы, у самки по уточненным данным они представлены пятой по величине парой метацентриков (рис. 2а), у самца — X- такая как у самок, Y-хромосома — самый мелкий акроцентрик (рис. 2б).

Для ранжировки пар рутинно окрашенных элементов мы сопоставили промеры плеч хромосом, выполненные нами ранее на 10 метафазных пластинках у самца и самки соболя, с аналогичными промерами линейкой Photoshop CC, и выделили условно гомологичные пары. Согласно классификации Левана с соавторами (Levan *et al.*, 1964) распределили их по положению центromеры в три морфологические группы: среди аутосом оказалось 7 пар мета-, 7 пар субмета- и 4 пары акроцентриков. В группе метацентриков соотношение плеч хромосом составило от 1.0 до 1.3, субметацентриков — от 1.5 до 3.34, акроцентриков — более 3.40.

Самой крупной оказалась пара субметацентрических хромосом, еще одна пара субмета- и две пары метацентриков близки к ней по размеру, что отличает их от остальных хромосом набора. Также выделяется самая мелкая пара метацентриков, остальные аутосомы плавно убывают по величине (рис. 1, 2). Из акроцентриков самый крупный соответствует седьмой по величине паре аутосом, остальные мельче акроцентриков. Y-хромосома — мелкий акроцентрик, по величине



Рис. 2. Кариотип самки (а) и самца (б) соболя, *Martes zibellina*, где М – мета-, Sm – субмета- и А – акроцентрики.

сходен с 18-й парой самых мелких метацентриков (рис. 26).

Впервые основные показатели кариотипа ( $2n$  и NF) соболя были определены в кратком сообщении и в качестве иллюстрации был приведен только кариотип самки (Орлов, Малыгин, 1969), но в тексте указано, что Y-хромосома представлена самым мелким метацентриком. Однако в последующих описаниях кариотипа этого вида, в том числе с дифференцировано, С- и G-окрашенными хромосомами, Y-хромосома выявлена, как самый мелкий, полностью С-позитивный, акроцентрик набора (Графодатский и др., 1977; Графодатский, Раджабли, 1988; Iwasa, Hosoda, 2002). Пересмотр наших данных подтвердил это описание Y-хромосомы (рис. 26).

Отметим, что самая мелкая акроцентрическая аутосома гетероморфна, по-видимому, один или оба гомолога, несут вторичную перетяжку (рис. 2), что впервые отметил А.С. Графодатский с соавторами (1977). При значительной спирализации рутинная окраска делает эту аутосому сходной с двуплечим элементом.

В целом представленные нами кариотипы соболя сходны с таковыми, описанными А.С. Графодатским с соавторами (1977). Авторы распределили дифференциально окрашенные (G-окраска) аутосомы только в две группы: двуплечие (соответствует нашим мета- и субметацентрикам) и 4 пары одноплечих акроцентриков. Как мы отметили выше, несовпадения описаний связаны с интерпретацией морфологии хромосом, а не с изменчивостью кариотипа.

Мы согласны с высказанным предположением А.С. Графодатского с соавторами (1978) о консерватизме в строении X-хромосомы, как крупного

субметацентрика. Хотя авторы привели сведения по кариотипам 7 видов куницеобразных (Mustelidae), в которые не вошли представители рода *Martes*, но в других публикациях А.С. Графодатского с соавторами (1977, 1982а, 1982б, 1985, Графодатский, Раджабли, 1988), а также в статьях японских коллег (Tsuchiya, 1979; Obara, 1982; 1991; Iwasa, Hosoda, 2002) были выявлены такие же по морфологии X-хромосомы.

Японские исследователи дали описание кариотипа этого вида (*M. z. brachyura*) с острова Хоккайдо, префектура Government, а хромосомы изучали в культуре фибробластов 2-х самцов (Iwasa, Hosoda, 2002). В этой публикации дана сравнительная характеристика дифференциально окрашенных (использованы 2 флуоресцентных красителя – QM и СМАЗ) препаратов *M. z. brachyura* и близко родственного вида – японского соболя, *Martes melampus melampus* (самец из Shikoku). Отметим, что в монографии В. Г. Гептнера с соавторами (1967) этот вид рассмотрен как один из островных подвидов соболя – *M. z. melampus*.

Кариотипы всех перечисленных зверьков оказались сходными (Obara, 1982, 1991; Iwasa, Hosoda, 2002), за малым исключением. В кариотипе *M. z. brachyura* число плеч аутосом (FN = 66), такое же, как у сибирских соболей, но отличается от такового японского соболя (FN = 68) (Tsuchiya, 1979; Obara, 1982). У последнего вида в кариотипе представлены короткие плечи хромосом в мелкой (14-й) паре. Такое различие не влияет на посткопулятивные изолирующие механизмы этих видов (Iwasa, Hosoda, 2002).

Отметим, что анализ митохондриальных и ядерных маркеров у соболей из разных районов материка Евразия, полуострова Камчатка, островных популяций Курильской гряды, о. Сахалин и о. Хоккайдо, обнаружил как родство русского и японского соболей, так и своеобразие гаплотипов соболей – эндемиков этих островов (Ishida et al., 2013; Kinoshita et al. 2015).

Подробное описание кариотипа лесной куницы и его сравнение с соболем было дано А.С. Графодатским с соавторами (1982б). Исследован самец с экспериментальной базы Биологического института, Новосибирск, но, к сожалению, авторы в статье не указали место его отлова. Отметим, что родство соболя и лесной куницы отражено в совпадении практически всех элементов диплоидного набора хромосом, за одним исключением. У соболя Y-хромосома, самый мелкий акроцентрик, а у куницы – наименьший двуплечий элемент набора. Такие же показатели кариотипа приведены у *M. martes lorenzi* с Центрального Кавказа (Дзюев, 2013). Кроме того, отмечено незначительное отличие в величине и распределении гетерохроматина, а также расположении ядрышкообразующих районов, выявляемых с помощью С-

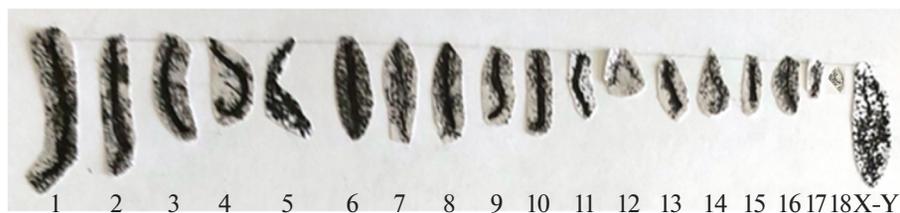


Рис. 3. СК-кариотип самца соболя, *Martes zibellina*.

и AgNOR- окрасок (Графодатский и др., 1977, 1982а, 1982б). Поэтому не удивительно, что на Урале, в местах перекрывания ареалов этих видов происходит их гибридизация.

Вероятно, относительно небольшое количество гетерохроматина в кариотипе соболя коррелирует с низким содержанием ДНК ( $82.2 \pm 3.3\%$  от генома человека) на диплоидную клетку среди всех исследованных видов куницеобразных (Графодатский и др., 1977). По митохондриальной и микросателлитам ядерной ДНК соболя более разнообразен, чем лесная куница (Пищулина, 2013).

Число СК в клетке соответствует числу хромосом в гаплоидном наборе, а относительные длины СК аутосом и половых хромосом коррелируют с относительными длинами соответствующих хромосом в митотическом кариотипе (Демин и др., 1984; Богданов и др., 1996).

В ранней и средней профазе мейоза сперматоцитов четко прослеживается корреляция с митотическим кариотипом. В СК-кариотипе представлено 18 бивалентных элементов аутосом, постепенно убывающих по величине и половой (X-Y) бивалент, по длине соответствующий 9-й–10-й паре. В средней профазе длина оси X в 3 раза превосходит длину оси Y-хромосомы и эти оси синаптируют по всей своей длине (рис. 3).

В настоящее время нам известно только еще одно описание СК у представителя семейства Mustelidae – американкой норки, *Neovison vison* (Koykul, Basrug, 1995). В профазе мейоза половые элементы ведут себя сходным образом, что не удивительно, так как сравнительный анализ кариотипов нескольких видов куницеобразных по G-окраске показал на сходство у них структуры X-хромосомы (Графодатский и др., 1976, 1985).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Те немногие данные о характеристиках кариотипа видов р. *Martes*, что получены за более чем полувековой период с начала их изучения, с учетом диплоидных чисел и гомологии по G-окраске, действительно, свидетельствуют о консервативности хромосомных наборов у видов этого рода.

Мы выяснили, что по цитогенетическим показателям (2n, NF, форме X-хромосомы, G-и

C-окраскам, а также по особенностям СК) соболя либо совпадает с кариотипами других видов рода *Martes s. str.* (например, с лесной куницей), либо весьма близок к ним. Небольшие различия затрагивают две пары акроцентриков, а также У-хромосому, которые могут быть представлены одно- или двуплечими элементами (табл. 1). По-видимому, эти различия обусловлены наличием вторичных перетяжек и положением центромер. Отметим, что в отличие от представителей других родов, в хромосомах видов рода *Martes* мало гетерохроматина, накопление или утрата которого часто вызывает хромосомный полиморфизм.

Поскольку наши и литературные данные подтверждают стабильность кариотипов в роде *Martes*, использование кариологических особенностей для выяснения внутривидовой системы соболя, на наш взгляд, мало перспективно. Однако отметим, что кариология соболя по ареалу изучена фрагментарно и весьма неполно. Наличие полиморфизма, по которому могут быть диагностированы близкие виды – соболя и куница, возможно, затрагивает не все их популяции. Тем не менее, эти показатели различий могут быть применены для филогенетических построений на видовом, родовом уровнях. Кроме того, они могут быть использованы как дополнительный маркер для выявления кидусов при молекулярно-генетических исследованиях и взаимоотношении этих близких видов рода *Martes*.

Мы надеемся, что эта публикация будет востребована как в современных исследованиях для решения проблем филогении, систематики, биоразнообразия русского соболя, так и для решения практических задач при его разведении и селекции.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Нине Шамилиевне Булатовой за ценные советы и корректуру микрофотографий кариотипа соболя.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов А.А., Барышников Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. Санкт-Петербург. 2001. С. 210–225.

- Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицын А.А. Соболь. Вятка. 2003. 2-изд. 336 с.
- Беляев Д.К., Баранов О.К., Терновская Ю.Г., Терновский Д.В. Сравнительное иммунохимическое исследование сывороточных белков у *Mustelidae (Carnivora)* // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 2. С. 254–260.
- Беляев Д.К., Баранов О.К., Фомичева И.И., Смирных С.И., Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Межвидовая антигенная изменчивость сывороточных белков в семействе *Mustelidae (Carnivora)* // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 6. С. 912–922.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2008. С. 123–126.
- Богданов Ю.Ф., Гришаева Т.М., Коломиец О.Л., Федотова Ю.С. Цитогенетические закономерности синнапсиса мейотических хромосом у животных и растений // Генетика. 1996. Т. 32. № 11. С. 1471–1493.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. М. 1967. Т. 2. Ч. 1. С. 507–553.
- Графодатский А.С., Волобуев В.Т., Терновский Д.В., Раджабли С.И. G-дифференциальная окраска хромосом семи видов куньих (*Mustelidae, Carnivora*) // Зоол. журн. 1976. Т. 55. № 11. С. 1704–1709.
- Графодатский А.С., Лушикова Т.П., Ромащенко А.А., Раджабли С.И. Распределение структурного гетерохроматина и повторяющихся последовательностей ДНК на хромосомах ряда видов кунцеобразных (*Carnivora, Mustelidae*) // Генетика. 1985. Т. 21. С. 147–152.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И. Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных животных. Атлас. Новосибирск: Наука. 1988. С. 108–109.
- Графодатский А.С., Терновская Ю.Г., Терновский Д.В. Дифференциальная окраска хромосом каменной куницы *Martes foina (Carnivora, Mustelidae)* // Зоол. журн. 1982а. Т. 61. № 10. С. 1607–1608.
- Графодатский А.С., Терновская Ю.Г., Терновский Д.В. Дифференциальная окраска хромосом лесной куницы (*Martes martes*) // Зоологический журн. 1982б. Т. 61. № 2. С. 313–314.
- Графодатский А.С., Терновская Ю.Г., Терновский Д.В., Раджабли С.И. G- и C-окраска хромосом и количество ДНК у соболя // Цитология и генетика. 1977. Т. 10. № 6. С. 483–490.
- Демин Ю.С., Сафронова Л.Д., Черепанова Л.В., Сафронов В.А. Исследование синаптонемных комплексов у млекопитающих. Сообщение 1. Природа и механизм образования центральных слияний хромосом (Робертсоновских транслокаций) // Генетика. 1984. Т. 20. № 9. С. 1499–1506.
- Дзуев Р.И., Сухомесова М.В., Шарибова А.Х., Чепракова А.А. 2013. Хромосомный набор кавказской лесной куницы (*Martes martes lorenzi* Ogn., 1926) на Северном Кавказе // Изв. Горского гос. агр. ун-та. 2013. Т. 50. № 3. С. 312–315.
- Дзуев Р.И., Сабанова Р.К., Евгажукова А.А., Иругова Э.З., Дзуев А.Р. Хромосомный набор, распространение, численность и биотопическая приуроченность каменной куницы (*Martes foina nehringi Satunin*, 1905) на Северном Кавказе. Полевой ж. биолога. 2020. Т. 2. № 2. С. 132–142. <https://doi.org/10.18413/2658-3453-2020-2-2-132-142>
- Захаров Е.С., Сафронов В.М. Экология соболя (*Martes zibellina* L.) в западной Якутии // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2012. Т. 1. № 17. С. 73–84.
- Казакова Г.П., Снытко Э.Г., Гладилов Ю.И., Павлюченко С.В., Куличков А.Б., Сергеев Е.Г., Аулова С.В. Технология производства шкурки соболя (Наставление) // НИИПЗК. 1986. 42 с.
- Каишанов С.Н., Свищева Г.Р., Пищулина С.Л., Лазебный О.Е., Мещерский И.Г., Симакин Л.В., Рожнов В.В. Географическая структура генофонда соболя (*Martes zibellina* L.): данные анализа микросателлитных локусов // Генетика. 2015а. Т. 51. № 1. С. 21–33.
- Каишанов С.Н., Свищева Г.Р., Лазебный О.Е., Колобков Д.С., Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Рожнов В.В. Влияние антропогенных факторов на генетическое разнообразие вида соболя (*Martes zibellina* L.) // Молекулярная Биология, 2015б. Т. 49. № 3. С. 449–454.
- Каишанов С.Н., Сулимова Г.В., Шевырьков В.Л., Свищева Г.Р. Селекция соболя России: этапы промышленной доместикиции и генетической изменчивости // Генетика. 2016. Т. 52. № 9. С. 1001–1011.
- Каишанов С.Н., Столповский Ю.А., Мещерский И.Г. и др. Таксономический статус и генетическая идентификация соболя Алтая (*Martes zibellina averini* Vazhanov, 1943) // Генетика. 2018. Т. 54. № 11. С. 1327–1337. <https://doi.org/10.1134/S0016675818110073>
- Каишанов С.Н., Кирилушкин К.И., Федорова О.И. Новое селекционное достижение в звероводстве – “Салтыковская серебристая” // Ветеринария, зоотехния и биотехнология. 2020. № 9. С. 85–91.
- Каишанов С.Н., Захаров Е.С., Белецов О.А., Свищева Г.Р., Рычков С.Ю., Филимонов П.А., Онохов А.А., Левенкова Е.С., Мещерский И.Г., Рожнов В.В. Экспансия соболя (*Martes zibellina* L.) севера среднесибирского плоскогорья в экосистемы тундры // Генетика. 2022. Т. 58. № 8. С. 933–944.
- Левенкова Е.С., Каишанов С.Н. Фенотипическая и генотипическая изменчивость русского соболя *Martes zibellina* L. // Генетика – фундаментальная основа инноваций в медицине и селекции: Мат. VIII межд. науч.-практ. конф. Ростов-на-Дону, Таганрог. 2019. С. 168–169.
- Мартынов В.Ф. Соболь: Библиографический указатель 1586–1985 гг. // ВАСХНИЛ. ВНИИБТЖ. Новосибирск. 1987. 380 с.
- Монахов Г.И. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Тр. ВНИИ охот. х-ва и звероводства. 1976. Вып. 26. С. 54–86.
- Монахов В.Г., Ли Б. Современное состояние, охрана и использование ресурсов соболя *Martes zibellina* в России и в Китае // Вестник охотоведения. 2013. Т. 10. № 2. С. 192–197.
- Монахов В.Г. Видоспецифичность строения фронтальной части черепа у соболя (*Martes zibellina*) и куницы лесной (*Martes martes*) // Зоол. журн. 2020. Т. 99.

- № 11. С. 12–98–1306.  
<https://doi.org/10.31857/S0044513420080073>
- Монахов В.Г., Раниук М.Н., Модоров М.В. Популяционная структура соболя Байкальской горной страны: анализ генетических и фенотипических характеристик // Экология. 2021. № 2. С. 143–152.  
<https://doi.org/10.31857/S0367059721020074>
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 1983. 405 с.
- Орлов В.Н., Малыгин В.М. Хромосомный набор соболя, *Martes zibellina* L. Млекопитающие: Эволюция, кариология, таксономия, фаунистика. Тез. II Всес. сов. по млекопитающим. Новосибирск: Сибирское отд. Акад. наук СССР. 1969. С. 22.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. М.: Зоологический музей МГУ. 2006. 297 с.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2012. 604 с.
- Павлов М.К., Балиева И.В. Племенная работа в соболеводстве // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6. С. 15–19.
- Пищулина С.Л. Взаимодействие популяций лесной куницы и соболя в зоне симпатрии: генетический аспект. Авт. канд. дис. к. б. н. М. 2013. 24 с.
- Портнова А.Т. Опыт работы соболиной фермы Пушкинского звероводческого совхоза // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6. С. 20–22.
- Рожнов В.В., Мецкерский И.Г., Пищулина С.Л., Симакин Л.В. Генетический анализ популяций соболя (*Martes zibellina*) и лесной куницы (*M. martes*) в районах совместного обитания на Северном Урале // Генетика. 2010. Т. 46. № 4. С. 553–557.
- Рожнов В.В., Пищулина С.Л., Мецкерский И.Г., Симакин Л.В., Лазебный О.Е., Каушанов С.Н. Генетическая структура соболя (*Martes zibellina* L.) Евразии – анализ распределения митохондриальных линий // Генетика. 2013. Т. 49. № 2. С. 251–258.
- Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В. Статья 5: Многоцветие современной цитогенетики, или Multicolor FISH today. // Вавиловский Вестник ВОГиС 1999. № 11. С. 1–16.
- Сафронов В.М. Изменение климата и млекопитающие Якутии // Зоологический журн. 2016. Т. 95. № 12. С. 1459–1474.  
<https://doi.org/10.7868/S004451341612014X>
- Сафронова Л.Д., Черепанова Е.В., Малыгин В.М., Сергеев Е.Г. Атлас синаптонемных комплексов (СК-кариотипов) некоторых видов млекопитающих. М. Товарищество научных изданий КМК. 2018. С. 11–12.
- Сводка НАЦ. Показатели воспроизводства клеточных пушных зверей в РФ по состоянию на 01.07.2021 г. (оперативные данные). 2021. 6 с. (рукопись)
- Сергеев Е.Г. Собрать. Библиографический указатель 1986–2014 гг. Методическое пособие. Научная библиотека. 2016. М. 140 с.
- Atlas of mammalian chromosomes (2nd edition). eds. *Graphodatsky AS, Perelman PL, O'Brien SJ*. Wiley-Blackwell, USA, 2020, 1008 p.
- Benirschke K., Yang E.* Chromosomes of the fisher (*Martes pennanti*) // Mammal Chromosomes Newsletter. 1966. № 21. P. 150.
- Ehrlich I.* Uber chromozenzahl, hodenzyklen und brunft bei *Martes foina* Erxl. // Revue suisse de zoologie. Geneve. 1949. V. 56. № 34. P. 621–626.
- Ford C.E., Hamerton J.L.* A colchicine hypotonic citrate squash sequences for mammalian chromosomes // Stain. Technol. 1956. V. 31. P. 247–251.
- Fredga K.* Chromosome studies in six species of Mustelidae and one of Procyonidae // Mammal. Chromosomes Newsletter. 1966. № 21. P. 145.
- Fredga K.* Comparative chromosome studies of the family Mustelidae // Heredite. 1967. V. 57. № 4. P. 295.
- Graphodatsky A.S., Yang F., Perelman P.L., O'Brien P.C., Serdukova N.A., Milne B.S., Biltueva L.S., Fu B., Vorobieva N.V., Kawada S.I., Robinson T.J., Ferguson-Smith M.A.* Comparative molecular cytogenetic studies in the order Carnivora: mapping chromosomal rearrangements onto the phylogenetic tree. Cytogenet Genome Res. 2002. V. 96(1–4). P. 137–45. PMID: 12438790.  
<https://doi.org/10.1159/000063032>
- Hall E.R.* The Mammals of North America. N.-Y.—Tor. 1981. V. 2. P. 981–987.
- Hosoda T., Suzuki H., Iwasa M.A., Hayashida H., Watanabe S., Tatara M., Tsuchiya K.* Genetic relationships within and between two Japanese species, the Japanese marten *Martes melampus* and the sable *M. zibellina*, based on variation of mitochondrial DNA and nuclear ribosomal DNA // Mammal Study. 1999. V. 24. P. 25–33.
- Inoue T., Murakami T., Abramov A.V., Masuda R.* Mitochondrial DNA control region variations in the sable *Martes zibellina* of Hokkaido Island and the Eurasian Continent, compared with the Japanese marten *M. melampus* // Mammal Study. 2010. V. 35. P. 145–155.
- Ishida K., Sato J.J., Kinoshita G., Hosoda T., Kryukov A.P., Suzuki H.* Evolutionary history of the sable (*Martes zibellina brachyura*) on Hokkaido inferred from mitochondrial Cytb and nuclear Mc1r and Tcf25 gene sequences // Acta Theriol. 2013. V. 58. P. 13–24.  
<https://doi.org/10.1007/s13364-012-0103-z>
- Iwasa M.A., Hosoda T.* A note on the karyotype of the sable, *Martes zibellina brachyura*, in Hokkaido, Japan // Mammal Study. 2002. V. 27. P. 83–86.
- Kinoshita G., Sato J.J., Meschersky I.G., Pishchulina S.L., Simakin L.V., Rozhnov V.V., Malyarchuk B.A., Derenko M.V., Denisova G.A., Frisman L.V., Kryukov A.P., Hosoda T., Suzuki H.* Colonization history of the sable *Martes zibellina* (Mammalia, Carnivora) on the marginal peninsula and islands of northeastern Eurasia // Journal Mammal. 2015. V. 96. № 1. P. 172–184.  
<https://doi.org/10.1093/jmamma/gyu021>
- Koykul W., Basrur P.K.* The XY pair of the mink (*Mustela vison*) during different periods of testicular activity // Hereditas. 1995. V. 122. № 2. P. 169–176.
- Kurose N., Masuda R., Siraaroot B., Yoshida M.C.* Intra-specific variation of mitochondrial cytochrome b gene sequences of the Japanese marten *Martes melampus* and the sable *Martes zibellina* (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) in Japan // Zool. Science. 1999. V. 16. P. 693–700.
- Kyle C.J., Davison A., Strobeck C.* Genetic structure of European pine martens (*Martes martes*), and evidence for

- introgression with *M. americana* in England // Conservation Genetics. 2003. V. 4. P. 179–188.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A.A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. 1964. V. 52. P. 201–220.
- Li B., Lu J., Monakhov V., Kang H., Xu Y., An B., Ghani M.U., Li M., Peng W., Ma X. Phylogeography of subspecies of the sable (*Martes zibellina* L.) based on mitochondrial genomes: implications for evolutionary history. Mammalian Biology 2021. doi.org/10.1007/s 42991-020-00092-0
- Moses M.J., Slatton G.H., Gambling T.M., Starmer C.F. Synaptonemal complex karyotyping in spermatocytes of the Chinese hamster (*Cricetulus griseus*). III. Quantitative evaluation // Chromosoma (Berl.). 1977. V. 60. № 4. P. 345–375.
- Monachov V.G. *Martes zibellina* (Carnivora: Mustelidae) Mammalian Species. 2011. V. 43. № 876. P. 75–86. <https://doi.org/10.1644/876.1>
- Nie W., Wang J., Su W., Wang D., Tanomtong A., Perelman P.L., Graphodatsky A.S., Yang F. Chromosomal rearrangements and karyotype evolution in carnivores revealed by chromosome painting. Heredity (Edinb). 2012. V. 108(1). P. 17–27. Epub 2011 Nov 16. PMID: ; PMID: PMC3238119. <https://doi.org/10.1038/hdy.2011.10722086079>
- Nie W., Wang J., O'Brien P.C., Fu B., Ying T., Ferguson-Smith M.A., Yang F. The genome phylogeny of domestic cat, red panda and five mustelid species revealed by comparative chromosome painting and G-banding. Chromosome Res. 2002. V. 10(3). P. 209–22. PMID: 12067210. <https://doi.org/10.1023/a:1015292005631>
- Obara Y. C- and G-banded karyotypes of the Japanese marten, *Martes melampus melampus* // Chromosome Information Service. 1982. № 33. P. 21–23.
- Obara Y. Karyosystematics of the mustelid carnivores of Japan // Honyurui Kagaku [Mammalian Science] 1991. V. 30. P. 197–220 (in Japanese with English abstract).
- Tsuchiya K. A contribution to the chromosome study in Japanese mammals // Proceedings of the Japan Academy. 1979. V. 55 (B). P. 191–195.
- Wozencraft W.C. Order Carnivora. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference (eds. D.E. Wilson and D.M. Reeder), 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 2005. P. 532–628.
- Wurster D.H., Benirschke K. Chromosome numbers in thirty species of Carnivores // Mammal. Chromosomes Newsletter. 1967. № 8. P. 195.
- Wurster D.H., Benirschke K. Comparative cytogenetic studies in the order Carnivora // Chromosoma. 1968. V. 24. № 3. P. 336–382.

## Taxonomic Assessment of the Karyological Characteristics of Sable (*Martes zibellina*) and Other Representatives of the Genus *Martes* (Carnivora, Mammalia)

V. M. Malygin<sup>1</sup>, L. D. Safronova<sup>2</sup>, E. G. Sergeev<sup>3, #</sup>, and E. S. Levenkova<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Moscow State University, Vorobyovy Gory, 1/12, Moscow, 119992 Russia

<sup>2</sup> Institute of Problems of Ecology and Evolution named after A.N. Severtsov Russian Academy of Sciences, Leninsky prospect, 33, Moscow, 119071 Russia

<sup>3</sup> FGBNU Research Institute of fur farming and rabbit breeding named after V.A. Afanasiev, st. Trudovaya, 6, Rodniki Settlement, Moscow Region, 140143 Russia

#e-mail: seg06@rambler.ru

A revision of the original description of the karyotype of the sable *Martes zibellina* was carried out, data on the mitotic metaphase chromosomes of the female and male of this species and a comparison of their sets with those of closely related species of the genus *Martes* are presented. We also provide a description of the synaptonemal complex (SC) in the early – middle prophase of meiosis in sable spermatocytes. Comparative analysis confirmed the stability and similarity of the main cytogenetic parameters of sables and martens ( $2n = 38$ , NFa = 64–68, X is the average submetacentric, and Y is the smallest meta-, submeta-, or acrocentric). A small polymorphism associated with the representation of one- or two-armed smallest elements of the diploid set of chromosomes was revealed. These features are of little use for the development of intraspecific taxonomy of sable, but can be used to reveal phylogenetic relationships at the species and generic levels, as well as to identify the consequences of natural hybridization of closely related species of the genus *Martes*.

**Keywords:** sable, martens, karyotype, chromosome, mitosis, meiosis, synaptonemal complex, systematic