

**Sravnitel'náá tsitogenetika i kariosistematika mlekopitaíuëshchikh / V.N. Orlov, N. Sh. Bulatova.**

**Contributors**

Orlov, Viktor Nikolaevich.

Bulatova, N. Sh.

Sokolov, V. E.

**Publication/Creation**

Moskva : Izd-vo "Nauka", 1983.

**Persistent URL**

<https://wellcomecollection.org/works/aec4sh62>

**License and attribution**

You have permission to make copies of this work under a Creative Commons, Attribution, Non-commercial license.

Non-commercial use includes private study, academic research, teaching, and other activities that are not primarily intended for, or directed towards, commercial advantage or private monetary compensation. See the Legal Code for further information.

Image source should be attributed as specified in the full catalogue record. If no source is given the image should be attributed to Wellcome Collection.



Wellcome Collection  
183 Euston Road  
London NW1 2BE UK  
T +44 (0)20 7611 8722  
E [library@wellcomecollection.org](mailto:library@wellcomecollection.org)  
<https://wellcomecollection.org>

В. Н. Орлов, Н. Ш. Булатова

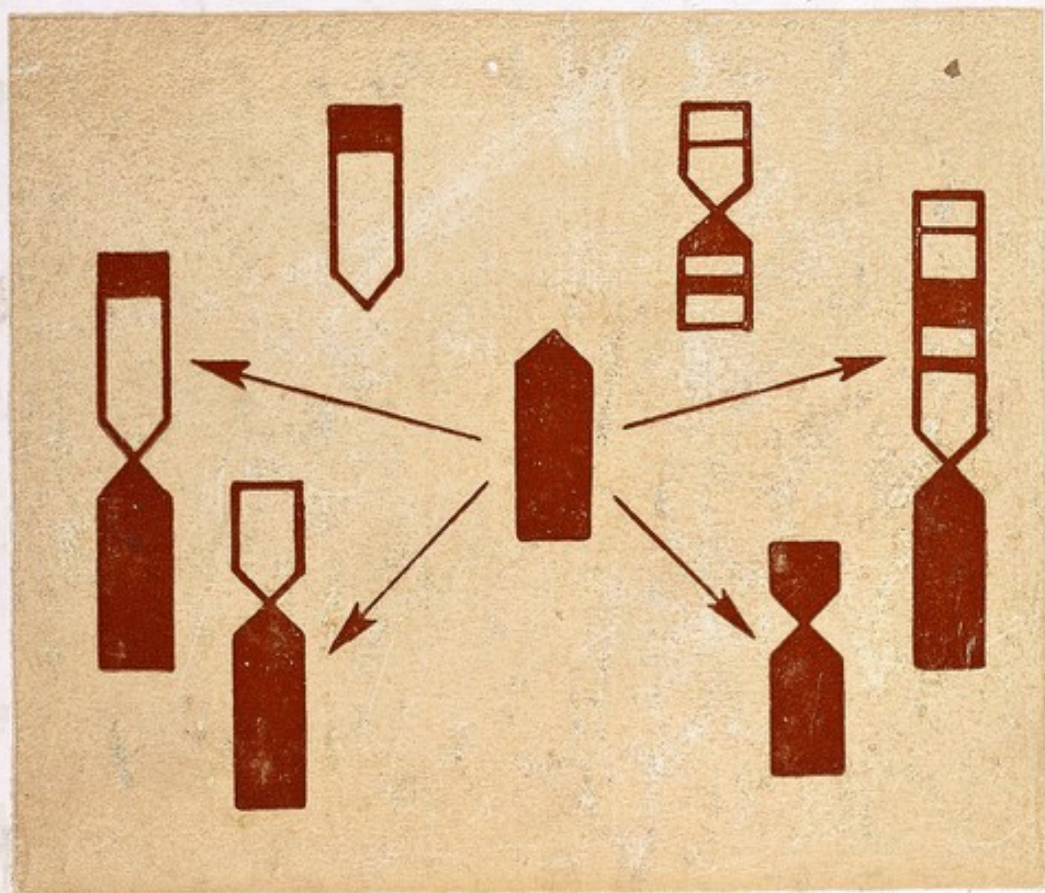
СРАВНИТЕЛЬНАЯ  
ЦИТОГЕНЕТИКА  
И  
КАРИОСИСТЕМАТИКА  
МЛЕКОПИТАЮЩИХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Современная систематика не ограничивается вопросами классификации, она тесно связана с изучением эволюции. Именно эволюционные интересы систематиков побуждают их все чаще использовать в своей работе генетические методы. Анализ использования в систематике млекопитающих цитогенетических методов, т.е. особенностей строения хромосом, и посвящена эта книга. Она содержит ряд новых идей. Разбор нерешенных вопросов и постановка новых задач могут оказаться полезными для начинающих специалистов. В книге описаны методы приготовления и окраски хромосомных препаратов, в том числе методы дифференциальной окраски хромосом. Благодаря обширной библиографии книга может служить справочным пособием по сравнительной цитогенетике млекопитающих.

4 р. 20 к.





22500291421



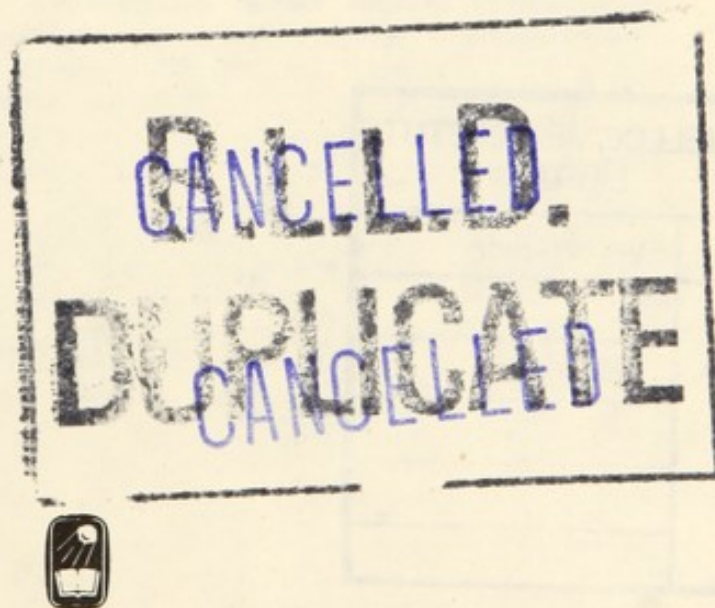
OLLA  
TACUHUO

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ  
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

---

В.Н. Орлов, Н.Ш. Булатова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ  
ЦИТОГЕНЕТИКА  
И  
КАРИОСИСТЕМАТИКА  
МЛЕКОПИТАЮЩИХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"  
МОСКВА 1983

19 724 750

Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1983.

В книге обобщаются результаты сравнительно-кариологического изучения млекопитающих за последние 10 лет главным образом на основе новых методов изучения хромосом (дифференциальная окраска хромосом). Преимущественное внимание уделено палеарктическим видам, но освещены также вопросы сравнительной кариологии некоторых голарктических групп, происхождения и родственных связей домашних животных по кариологическим данным, эволюции гоминид.

Для териологов, генетиков, систематиков.

Ответственный редактор  
академик В.Е. СОКОЛОВ

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
Coll.	WalMOrtec
Coll.	
No.	QH



## ПРЕДИСЛОВИЕ

Хромосомные наборы млекопитающих весьма интенсивно исследуются в мировом масштабе вот уже почти четверть века. Хромосомный анализ является необходимой частью серьезного систематического изучения современных групп млекопитающих, и ныне ни одно новописание не может считаться совершенным без привлечения кариологических данных. Крепкие и давние традиции существуют у советской цитогенетической школы. Исследования 20–30-х годов по праву признаются классическими, хотя выполнены они несовершенными методами и на небольшом числе видов, преимущественно сельскохозяйственных животных и их диких родичей. С середины 60-х годов проводятся широкие кариологические изыскания популяций и видов диких млекопитающих, обитающих на территории нашей страны. Большой вклад в понимание эволюционных и систематических взаимоотношений некоторых групп млекопитающих, систематического статуса целого ряда форм из разных отрядов внесли исследования, осуществленные в Институте эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР, Зоологическом институте АН СССР, Московском государственном университете, Институте цитологии и генетики СО АН СССР, ряде институтов ДВНЦ АН СССР, Институте экологии растений и животных УФ АН СССР, Институте зоологии АН АзССР, Саратовском, Кабардино-Балкарском, Томском государственных университетах и других научных учреждениях и вузах. Кариологически изучено более 200 видов нашей фауны. В целом по классу это число достигает 1870 видов. Исследование кариотипов прочно вошло в обиход американских зоологов, имеются различные европейские центры цитогенетического изучения диких популяций и видов, вклад в изучение кариотипов вносят исследователи Азии и Австралии.

Первая отечественная монография, обобщившая целый период сравнительно-кариологического и кариосистематического изучения класса млекопитающих (Орлов В.Н. Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука), вышла в 1974 г., тем не менее назрела необходимость создания новой сводки. К началу 80-х годов не только накоплен значительный новый материал, но и произошел определенный качественный сдвиг в обсуждаемой области. Получившие распространение методы дифференциальной окраски хромосом оказались полезными как для исследователей тонкой хромосомной структуры, так и для тех, кого прежде всего интересуют вопросы взаимоотношений популяций и видов и даже, по-видимому, таксонов более высокого таксономического ранга. Предлагаемая вниманию читателя монография является на сегодня наиболее подробной сводкой по сравнительной цитогенетике и кариосистематике млекопитающих не только в отечественной, но и в мировой литературе. Ее обобщения на основе анализа современных цитогенетических данных свидетельствуют о богатых возможностях этой важной и интересной области исследований.

В.Е. Соколов

## ВВЕДЕНИЕ

Современная система и филогения животных созданы преимущественно тремя методами: морфологическим, эмбриологическим и палеонтологическим. Эта триада не потеряла своего значения до настоящего времени, и несомненно, что многие пробелы наших знаний удастся заполнить, применяя эти традиционные методы. Вместе с тем ответы на ряд вопросов можно получить, лишь используя иные подходы. В области систематики и филогении животных с применением биохимических, цитогенетических, генетических и этологических методов связан прогресс в таких, например, исследованиях, как видообразование, видовые изолирующие механизмы, эволюция популяций, таксономия отдельных групп. Полем приложения преимущественно традиционных методов по-прежнему остаются макроэволюционные исследования, хотя имеются и все активнее используются реальные возможности более широкого применения биохимических и цитогенетических, а также молекулярных методов в филогенетических работах.

Изучение хромосомных наборов приобрело особенно важное значение в таксономических, зоогеографических и эволюционных исследованиях млекопитающих. Без большого преувеличения можно сказать, что кариологические исследования последних 20 лет заново подняли интерес к систематике разных групп млекопитающих. Прежде всего они нашли применение в области изучения географически удаленных популяций, подвидов и близких форм неясного систематического статуса [Орлов, 1974]. Многие интересные результаты были получены при кариологическом изучении "обычных" для систематика видов. Описано впечатляющее разнообразие внутривидовых кариологических форм у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L., обыкновенного ежа *Erinaceus europaeus* L., домового мыши *Mus musculus* L., слепыша *Microspalax leucodon* Nord., копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall. и т.д. На основании цитогенетического критерия репродуктивной изоляции установлена (или подтверждена) видовая самостоятельность большого числа форм. Так, четверем географически замещающим друг друга подвидам обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pall. на основании изучения их кариотипов и параллельного гибридологического анализа присвоен видовой ранг и описан новый вид *Microtus subarvalis* Mejer, Orlov et Skholl, 1972, не укладывающийся в схему ранее принятой подвидовой классификации. Вслед за основоположником кариосистематики млекопитающих швейцарским исследователем Р. Маттеем увлечение диагностическими возможностями кариотипа получило широкое распространение, хотя рас-

смотрение одних и тех же данных под разными углами зрения иногда позволяет отдать предпочтение широкой трактовке вида [Орлов, 1978]. В целом увеличение систематического разнообразия на основе кариологических данных находит поддержку у современных систематиков [Громов, Поляков, 1977; Каталог млекопитающих СССР, 1981; Corbet, 1978].

Не последнюю роль в успешном распространении кариологического анализа сыграла его относительная простота. Возникнув в первой трети века в форме трудоемкой и малоэффективной научной отрасли, цитогенетический анализ животных в 50–60-е годы был значительно усовершенствован и приспособлен как к лабораторным, так и полевым условиям в основном благодаря работам Ч. Форда (C.E. Ford), Т. Шю (T.C. Hsu) и их последователей. К настоящему времени это к тому же весьма экономичный способ научного исследования, позволяющий получать высококачественные результаты на основе анализа 0,2 мл крови крупного животного [Ryder et al., 1978] или небольшого кусочка биопсированного материала из уха [Greenbaum et al., 1978] или хвоста [Yosida et al., 1971].

Современный этап кариологических исследований на позвоночных вообще и млекопитающих в частности тесно связан с изучением дифференциально окрашенных хромосом. Методы дифференциальной окраски получили широкое распространение в начале 70-х годов и ныне являются ведущими в кариологии. Благодаря этим методам получена возможность прямой идентификации хромосом на основе выявления специфического рисунка поперечной исчерченности. Рисунок исчерченности является основным критерием, по которому узнают хромосомы-гомологи одной пары либо гомеологичные хромосомы или их участки при сравнении разных хромосомных наборов. Применение дифференциальной окраски наряду с "классическими" морфологическими характеристиками хромосом, такими, как размер, соотношение длин плеч и наличие дополнительных маркерных особенностей, позволяет привлечь в сравнительный анализ кариотипов элементы недоступной до сего времени внутренней морфологии хромосом. Механизмы дифференциальной окраски остаются еще во многом дискуссионными, хотя в основе их, несомненно, лежат определенные закономерности структурно-функциональной организации эукариотических хромосом [Захаров, 1977; Босток, Самнер, 1981].

Активное развитие новых методов уже сейчас порождает узкую специализацию в изучении хромосомных наборов млекопитающих и до известной степени затрудняет взаимопонимание зоологов и систематиков с кариологами. В этой связи следует подчеркнуть, что применение методов дифференциальной окраски не просто увеличивает точность анализа хромосом, но и возводит сравнительно-кариологическое исследование на качественно новую ступень [Hsu et al., 1975; Раджабли, Графодатский, 1977]. Совершенно очевидно, что эти методы в огромной степени увеличивают возможности цитогенетики не только в разработке ряда чисто цитологических и генетических проблем, но и в эволюционной зоологии. В течение 70-х годов цитогенетический анализ с применением дифференциальной окраски становится повседневным в медицинской цитогенетике, приматологии, экспериментальной кариологии и цитогенетике сельскохозяйственных животных, и в некоторых своих направлениях

эти области определенно сливаются с молекулярной цитогенетикой. В изучении диких млекопитающих также достигнуты большие успехи, однако здесь не преодолен консерватизм традиционных представлений, заложенных, как правило, в 30–50-е годы. Настоящая книга предназначена, по намерению авторов, ликвидировать этот недостаток. В ней затронуты те стороны кариологического анализа, которые прежде всего касаются изучения систематических и эволюционных взаимоотношений видов — главным образом палеарктических видов, но также некоторых групп голарктических видов, домашних и диких млекопитающих, человека и человекообразных обезьян. В конце книги приводится полный список кариологически изученных млекопитающих. В описании каждого вида упоминаются по возможности все изученные подвиды и/или популяции и способы дифференциальной окраски, использованные при их исследовании. Список подготовлен В.Н. Орловым и Е.Ю. Иваницкой. Последней также написан раздел о берингийских связях голарктических млекопитающих. Е.Ю. Иваницкой авторы выражают особую признательность. Авторы благодарны Ю.М. Ковальской, А.И. Козловскому, В.Н. Яценко, С.И. Раджабли, А.С. Графодатскому, И.М. Громову, М.Н. Мейер, Е.А. Ляпуновой, Н.Н. Воронцову, В.М. Малыгину, Е.Е. Погосянц и В.Н. Тихонову за полезные консультации и обсуждение во время работы над книгой.

## ГЛАВА I

### МОРФОЛОГИЯ КЛЕТОЧНОГО ЯДРА

#### 1. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ГЕНОМА ЭУКАРИОТ

Большинство существующих ныне представителей животного и растительного царств являются эукариотами, или организмами с обособленным ядром. В отличие от прокариот (к ним относятся вирусы и бактерии), генетические системы которых объединены в единую кольцевую структуру, у эукариот геном образован рядом структурно обособленных образований, отличающихся особенностями морфологии и функционирования. Структурно обособленные компоненты генома носят название хромосом. Основу их строения составляет двухцепочечная молекула ДНК, образующая сложную спираль в комплексе с белками.

Хромосомы в геноме эукариот присутствуют в двойном, диплоидном, наборе, а в генеративных ядрах простейших или клетках многоклеточных — в одинарном, гаплоидном. Деление клеток у многоклеточных организмов сопровождается исчезновением ядерной оболочки, причем хромосомы претерпевают определенную последовательность превращений, приводящих к эквационному делению в соматических клетках и к редукционному — в клетках генеративного пути.

Дифференциация и специализация клеток в онтогенезе многоклеточных сопровождается дифференциальным функционированием хромосом или их частей либо иногда целых родительских геномов. Дифференциальная активность хромосом обусловлена особенностями их строения, скорее всего, по-видимому, характером связи ДНК с белковыми компонентами. ДНК хромосом также характеризуется неравномерностями строения, создающими предпосылки для дифференциальной активности генетического материала в онтогенезе и эволюции видов [Захаров, 1977; Босток, Самнер, 1981].

#### 2. РАЗМЕРЫ ГЕНОМОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Размер генома оценивается на основе биохимических и цитохимических измерений содержания ДНК на ядро. Наиболее распространена двухволновая цитоспектрофотометрия ядер, предварительно окрашенных по Фельгену. Этот тип окраски позволяет определить тотальное количество ДНК в интерфазном диплоидном ядре. Количество ДНК на диплоидное ядро обозначается как  $2C$ .

Содержание ДНК у диплоидных организмов может отличаться на два порядка. У млекопитающих содержание ДНК на ядро составляет 7,3 пг с отклонениями в 10% в ту и другую сторону и модальным значением 8 пг.

По этому показателю среди позвоночных близкими к млекопитающим оказываются Anura. У рыб (Teleostei) модальное значение существенно меньше — 1,7 пг, у рептилий и птиц составляет примерно половину этого количества — 3,7 пг [Bachmann, 1972].

При сходстве модальных значений млекопитающие отличаются от амфибий значительно меньшими вариациями 2С внутри группы. Соотношение минимальных и максимальных значений составляет 1 : 2 в первом случае и 1 : 10 — во втором.

Размеры геномов млекопитающих принято выражать в условных единицах по отношению к диплоидному геному человека, принятому за 100%. В этих единицах одно из наименьших значений содержания ДНК определено у рукокрылого *Tadarida brasiliensis* (84), наибольшее у *Orycteropus afer*, *Tubulidentata* (167) [Bachmann, 1972].

Считается, что обычно в ядрах (в том числе и у млекопитающих) содержится больше ДНК, чем ожидается теоретически на основе предположительного генного состава. Это значит, что "избыток" ДНК должен определяться последовательностями ДНК, не участвующими в кодировании белков. Строение, величина и характер распределения таких последовательностей в геноме вызывают в настоящее время все возрастающий интерес.

### 3. ЭУХРОМАТИН И ГЕТЕРОХРОМАТИН

По крайней мере часть генетически инертного материала хромосом выявляется цитологически либо в виде блоков и телец в интерфазном ядре, либо в качестве сегментов различной локализации и протяженности на метафазных хромосомах. Участки хромосом, отличающиеся по скорости конденсации—деконденсации от основного хромосомного материала, по характеру репликации ДНК и ряду других цитологических свойств, называют гетерохроматиновыми. Основная часть хромосомного генома представлена эухроматином. На тотально окрашенных препаратах хромосом гетерохроматиновые участки обычно не прокрашиваются или плохо окрашиваются основными ядерными красителями. До сих пор для изучения этих районов применялся достаточно трудоемкий радиоавтографический анализ. В последнее десятилетие были разработаны новые простые методы так называемой дифференциальной окраски, позволяющие успешно идентифицировать гетерохроматиновые блоки на метафазных хромосомах млекопитающих.

В настоящее время любые участки хромосом, обнаруживающие неодинаковое отношение к какому-либо варианту дифференциального окрашивания, принимают за гетерохроматиновые. Следствием этого подхода явилось установление неоднородности понятия "гетерохроматин". Под этим названием объединяют, как выяснилось, не менее пяти типов гетерохроматина [Jalal et al., 1974]. Среди них можно назвать центромерный гетерохроматин, гетерохроматин половых хромосом, гетерохроматин "добавочных" хромосомных плеч, интеркалярный, или интерстициальный, гетерохроматин. Некоторые исследователи еще более увеличивают разнообразие типов гетерохроматина.

Сравнительное изучение количества ДНК на диплоидное ядро, количества цитологически идентифицируемого гетерохроматина и относитель-

Таблица 1

Количество ДНК и гетерохроматина и относительные длины кариотипов девяти видов куницеобразных [по Графодатскому и др., 1977]

Вид	ДНК, % от генома человека	Гетерохроматин, % от эухроматина	Относительная длина кариотипа, усл. ед.	
<i>Martes zibellina</i>	82,2±3,2	9,2±4,8	21,03±0,62	
<i>Lutreola lutreola</i>	82,6±1,4	11,8±4,0	21,55±0,17	
<i>Kolonocus sibirica</i>	84,6±3,1	13,4±4,7	21,02±0,52	
<i>Putorius evermanni</i>	104,0±1,3	20,6±2,2	24,06±0,40	
<i>P. putorius</i>	107,5±1,0	22,7±3,4	24,48±0,27	
<i>Mustela erminea</i>	106,4±2,0	22,8±3,5	—	
<i>M. vison</i>	111,8±1,5	25,4±4,7	—	
<i>M. nivalis</i>	118,2±2,6	34,5±3,2	25,96±0,79	
<i>M. altaica</i>	121,0±1,3	39,2±5,8	26,66±0,30	
$r_{32} = 0,97;$	$m_r = 0,13;$	$R_{3/2} = 0,2;$	$m_R = 0,003;$	$Y_{3/2} = 19,2+0,2x;$
$r_{12} = 0,95;$	$m_r = 0,13;$	$R_{1/2} = 1,4;$	$m_R = 0,2;$	$Y_{1/2} = 70,4+1,4x;$
$r_{13} = 0,99;$	$m_r = 0,06;$	$R_{1/3} = 7,1;$	$m_R = 0,4;$	$Y_{1/3} = -65,8+7,1x;$

ных длин кариотипов обнаруживает высокую корреляционную зависимость между этими характеристиками [Графодатский и др., 1977]. Анализ полученных уравнений регрессии позволяет сделать ряд важных выводов. Во-первых, межвидовые изменения в количестве ДНК и длинах соответствующих кариотипов оказываются обусловленными различиями в количестве гетерохроматина, в том числе центромерного и гетерохроматина добавочных хромосомных плеч. Во-вторых, эухроматиновая часть геномов почти не изменяется при перестройках хромосом и составляет примерно 70% от количества ДНК человека. Наконец, уравнение регрессии между количеством ДНК и относительной длиной кариотипа показывает, что ДНК в гетерохроматиновых участках должна быть упакована примерно в 2 раза плотнее, чем в эухроматине. Указанные закономерности проанализированы на примере группы видов куницеобразных (табл. 1), но показаны и для других групп млекопитающих на основании литературных данных.

Некоторые типы гетерохроматина не сказываются на изменении содержания ДНК, а являются, по-видимому, результатом функциональных изменений части эухроматинового материала. О механизмах этого явления пока ничего не известно, однако оно не является редкостью. Гетерохроматинизация целых хромосом или их сегментов характерна для длительно перевиваемых клеточных культур, сопровождающихся трансформацией кариотипа. При межвидовых сравнениях в гомеологичных хромосомах иногда обнаруживаются интеркалярные, как правило, очень небольшие блоки гетерохроматина, которые не создают "избытка" ДНК. Не исключено, что эти примеры имеют общую природу с хорошо известным для млекопитающих случаем функциональной инактивации одной из двух X-хромосом самок. В данном случае гетерохроматинизация происходит в онтогенезе особи и выразится в мозаичном "выключении"

одной из родительских X-хромосом в различных клетках развивающегося организма. Этот тип гетерохроматина носит название факультативного в отличие от "постоянного" — структурного, или конститутивного — гетерохроматина. Последний является важной видовой характеристикой хромосомного генома.

#### 4. ЗНАЧЕНИЯ $2n$

Значения диплоидных чисел хромосом варьируют у млекопитающих в широких пределах, от  $2n = 6$  у карликового индийского мунтжака *Muntiacus muntjak* [Wurster, Benirschke, 1970] до  $2n = 92$  у *Anotomys leander*, Cricetidae [Gardner, 1971].

Модальным является значение  $2n = 48$  [Matthey, 1973]. Ни для одного вида млекопитающих до сих пор не получено свидетельств полиплоидного происхождения. Все многообразие кариотипов и, следовательно,  $2n$  получено за счет структурных перестроек хромосом. Согласно точке зрения, развиваемой Р. Маттеем, предковые кариотипы млекопитающих имели значения  $2n$ , близкие к модальному, от которого произошли как высокохромосомные, так и низкохромосомные формы. В последнее время, однако, получены убедительные доказательства того, что эволюция кариотипа млекопитающих в основном шла в направлении уменьшения числа хромосом [Графодатский, Раджабли, 1981, 1981б]. Подтверждением этой тенденции является обнаружение неслучайной связи среднего числа хромосом в отряде и палеонтологического возраста отряда. Сопоставление этих характеристик дало высокий коэффициент корреляции с отрицательным значением (табл. 2).

Из табл. 2 следует, что эволюция в сторону уменьшения числа хромосом сопряжена с филогенетическим обособлением группы. Сумчатые и на-

Т а б л и ц а 2

Связь между числом хромосом и палеонтологическим возрастом отряда в классе млекопитающих [Графодатский, Раджабли, 1976]

Отряд	Возраст, млн. лет [по Симпсону, 1948]	$2n$	$\delta$	Число кариотипированных видов
Marsupialia	125	16,7	4,6	87
Insectivora	125 (70)	40,5	10,4	66
Lagomorpha	70	50,5	9,2	24
Rodentia	70	45,6	8,8	554
Carnivora	70	43,1	13,0	131
Cetacea	60	43,8	0,7	18
Edentata	60	58,1	6,0	9
Perissodactyla	55	63,3	17,0	12
Artiodactyla	55	52,7	12,7	91
Proboscidea	50	56,0	—	2

$$r = -0,914; \quad m_r = 0,14; \\ R_{2/1} = -0,56; \quad m_R = 0,09;$$

$$Y_{2/1} = 85,4 - 0,56x.$$



секомядные имеют одинаковый "абсолютный" возраст — около 125 млн. лет. Однако адаптивная радиация последних запаздывает по сравнению с первыми примерно на 55 млн. лет. Лишь около 70 млн. лет назад предки насекомых дали начало как собственно современному отряду насекомых, так и остальным отрядам плацентарных. Более позднему их отделению от предкового ствола соответствуют и более высокие средние значения хромосомных чисел по сравнению с сумчатыми. Можно предполагать, что период до обособления современных отрядов связан с существованием гипотетической генерализованной группы, имеющей кариотипы с высокими числами хромосом. Наиболее молодые отряды должны сохранять в своих кариотипах сходство с этими предковыми кариотипами. В подтверждение этой тенденции А.С. Графодатский и С.И. Раджабли [1976] указывают на то, что домашние животные, которых принято сближать с генерализованными формами, имеют одни из наиболее высоких значений  $2n$ : собака — 78, лошадь — 64, корова и коза — 60, овца — 54—58, северный олень — 70, лама, альпака и верблюды — 74, слоны — 56. Исключением являются кошка и свинья — 36 и 36—38 соответственно.

Полученное названными авторами уравнение регрессии позволяет определить скорость изменения числа хромосом в эволюции 2 за 3,57 млн. лет. Сходный результат дают данные других подсчетов [Wilson et al., 1975]. Это еще раз подчеркивает неслучайность связи между возрастом группы и числом хромосом. Для сравнения укажем, что корреляции между размером генома и числом хромосом у млекопитающих не обнаружено [Bachmann, 1972].

## ГЛАВА II

### МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕТАФАЗНЫХ ХРОМОСОМ

#### 1. СТАДИИ КЛЕТЧНОГО ЦИКЛА

В течение жизни клетки хромосомы проходят через ряд состояний, соответствующих стадиям клеточного цикла. На этих стадиях они либо четко индивидуализированы и поддаются микроскопическому анализу, либо образуют клубок деконденсированных нитей и морфологически не могут быть идентифицированы.

Период между делениями, называемый интерфазой, является основным в жизнедеятельности клетки. В интерфазе осуществляется функционирование генетического аппарата на основе процессов транскрипции и трансляции, завершающееся синтезом специфических клеточных белков в цитоплазме. Выделяют три периода в интерфазе: период  $G_1$  связан с активным синтезом РНК и белков; в S-периоде происходит репликация ДНК хромосом и удвоение хромосомного набора клетки; период  $G_2$  завершает интерфазу и подготавливает клетку к делению. Хромосомы с удвоенным генетическим материалом вступают в митоз, завершающий цикл и являющийся наиболее коротким периодом клеточного цикла (рис. 1). Наиболее варьирующим по длительности является период  $G_1$ ,

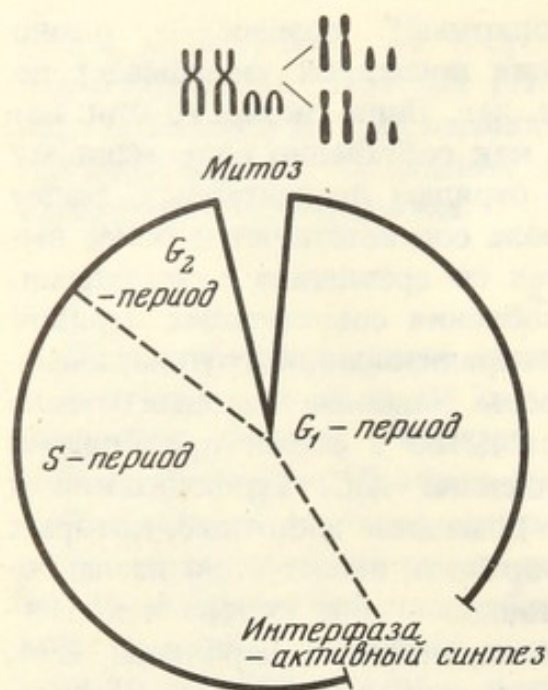


Рис. 1. Относительная длительность периодов клеточного цикла (схематическое изображение)

в котором стволовые клетки и специализированные неделящиеся клетки могут оставаться сколь угодно долго. Фазы митоза следуют одна за другой, напротив, очень быстро и при изучении митотических хромосом приходится задерживать митоз с помощью, например, колхицина или его аналогов.

Митоз определяют как стадию клеточного цикла, во время которой хромосомы становятся видимыми как отдельные структуры, разделяются на две равные группы и расходятся по одной в каждую дочернюю клетку

[Босток, Самнер, 1981]. Хромосомы начинают конденсироваться в профазе митоза, утолщаются и достигают максимального сжатия в метафазе; в анафазе расходятся к полюсам клетки, в телофазе вновь деконденсируются и формируют интерфазные ядра дочерних клеток. Применение колхицина блокирует образование веретена деления, благодаря чему накапливаются клетки в стадии метафазы, когда индивидуальные особенности хромосом проявляются наиболее четко.

## 2. МОРФОЛОГИЯ МЕТАФАЗНОЙ ХРОМОСОМЫ

В метафазе предшествующее удвоение генетического материала выражается цитологически в том, что каждая хромосома оказывается состоящей из двух параллельно расположенных хроматид. По существу это две сестринские хромосомы, сохраняющие связь друг с другом в области центромеры перед расхождением к противоположным полюсам. Именно благодаря этому обстоятельству удается точно локализовать центромерный участок, или первичную перетяжку, в каждой хромосоме хромосомного набора. Положение центромеры строго постоянно для каждой хромосомы и является определяющим при классификации морфологических типов хромосом (рис. 2). Тонкое строение центромеры остается невыясненным. Электронно-микроскопический анализ выявляет парные плотные структуры в области первичной перетяжки по одной на каждом плече или по две на хроматиде. Специальными методами окраски при исследовании в световом микроскопе удается получить пару окрашенных телец в хромосоме, т.е. по одному на каждой хроматиде [Босток, Самнер, 1981]. Взаимоотношения между этими структурами пока не установлены. Центромера связана с кинетохором, принимающим участие в расхождении сестринских хромосом, и поэтому функционально чрезвычайно важна для хромосом.

Концевые участки хромосом проявляют особые свойства и называются теломерами. Из экспериментальной цитогенетики известно, что если в результате какого-либо повреждения происходит разрыв хромосом, то

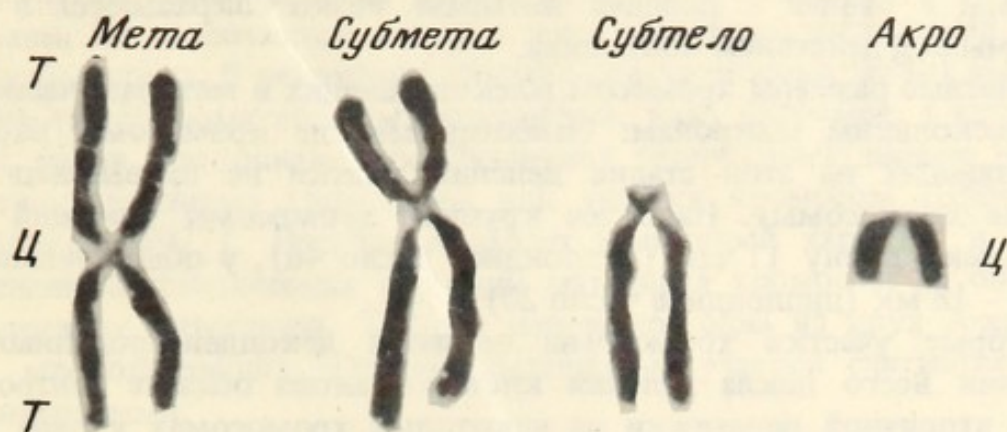


Рис. 2. Морфологические типы метафазных хромосом

МЕТА — метацентрические; СУБМЕТА — субметацентрические; СУБТЕЛО — субтелоцентрические и АКРО — акроцентрические хромосомы; Ц — центромерный участок; Т — теломера

их отдельные фрагменты могут вновь соединяться между собой в различной последовательности, но только не с теломерами. Считают, что теломерные районы обладают определенной полярностью, препятствующей их соединению друг с другом или со свободными концами хромосом. Концепция теломерной стабильности [Muller, 1938] играет важную роль в теории хромосомных перестроек (см. главу IV). Молекулярная модель теломеры предполагает, что в основе ее строения лежит короткий сегмент ДНК, содержащий особую (палиндромную) последовательность оснований [Cavalier-Smith, 1974]. В такой последовательности две ее части зеркально подобны друг другу относительно центра. Они могут соединяться друг с другом, образуя шпилькообразную структуру (стабильная теломера), либо (в зависимости от фазы клеточного цикла или иных причин) с таковыми же последовательностями других хромосом (теломерное соединение, рис. 3). В силу своего строения палиндромные последовательности одинаковы во всех хромосомах, и, таким образом, теломеры всех хромосом должны быть гомологичными друг другу. Сходным образом центромеры трактуются как структуры, образованные специфическими, возможно, — иными последовательностями ДНК, чем в теломерах [Holmquist, Dancis, 1980]. Взгляд на теломеры и центромеры как на структурное проявление особенностей строения ДНК, несомненно, перспективен для понимания активности и изменчивости этих районов, их участия в перестройках и регуляции.

Участок хроматиды от теломеры до центромеры называют плечом хромосомы. Оба плеча хромосомы могут быть приблизительно равны или же весьма отличаться по длине (см. рис. 2).

Как уже упоминалось, длина хромосомы закономерно изменяется на разных стадиях деления клетки. Она максимальна в интерфазе, но начиная с профазы хромосомная нить спирализуется и сильно укорачивается. Одновременно увеличивается диаметр хроматиды, и в профазе она становится различимой под световым микроскопом. Процесс спирализации продолжается в метафазе и анафазе, когда хромосома достигает минимальной длины. В метафазе по сравнению с профазой хромосома укорачивается более чем в 10 раз. Велико также различие длины

хромосомы в ранней и поздней метафазе. Резко сокращаются в длину хромосомы под действием колхицина.

Абсолютные размеры хромосом млекопитающих в метафазе чаще всего равны нескольким микронам. Наиболее мелкие хромосомы набора у млекопитающих на этой стадии деления клетки не превышают 1 мк (точечные хромосомы). Наиболее крупные хромосомы человека в метафазе имеют длину 11 мк (диплоидное число 46), у обыкновенной бурузубки — 18 мк (диплоидное число 20).

Некоторые участки хромосомы остаются деконденсированными на протяжении всего цикла деления клетки. Такова область центромеры, а также вторичной перетяжки на некоторых хромосомах у ряда видов (см. рис. 2). Этим объясняется слабая окрашиваемость ядерными красителями указанных районов. Вторичная перетяжка является очень характерным признаком, позволяющим идентифицировать ее носителей в наборе уже при первом знакомстве с кариотипом при микрофотографии. Ее положение строго постоянно, хотя проявление (размер, присутствие на обоих гомологах или только на одном) может варьировать от индивидуума к индивидууму и даже в разных клетках одного и того же

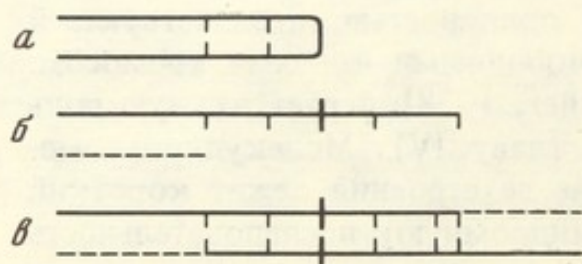


Рис. 3. Схема палиндромной последовательности ДНК

а — замкнутая шпилькообразная структура (стабильная теломера); б — "открытая" структура; в — соединение с аналогичной последовательностью

организма. В настоящее время становится ясно, что это связано с различным функциональным состоянием участка ДНК, образующего вторичную перетяжку. С районами вторичной перетяжки обычно связаны ядрышковые организаторы, т.е. гены, участвующие в образовании ядрышка. Методами гибридизации нуклеиновых кислот *in situ* доказано, что эти гены содержат ДНК, кодирующую два типа рибосомной РНК: 28-S и 18-S-рРНК [Evans et al., 1974]. Специфическое окрашивание ядрышкового организатора на метафазных хромосомах многих видов животных обнаруживается в зоне вторичной перетяжки, но нередки случаи выявления ядрышкового организатора и у видов без видимых вторичных перетяжек на хромосомах (рис. 4, см. вкл.). Разные виды могут отличаться по числу хромосом, несущих ядрышковые организаторы. Так, у кунцеобразных рДНК локализована в одной, двух или трех парах хромосом [Графодатский, Раджабли, 1980], у человека — в пяти акроцентрических парах [Захаров, 1977], у разных видов полевок — в пяти-семи парах (наши данные). В силу одинакового строения районы ядрышковых организаторов любых видов генетически гомологичны.

Перетяжки могут быть локализованы как на длинных, так и на коротких плечах хромосом. Если вторичная перетяжка расположена недалеко от конца хромосомы, то дистальный участок, ограниченный ею, называют спутником.

Некоторые участки хромосом постоянно спирализованы даже в интерфазе. Их называют гетерохроматиновыми. Чаще всего гетерохромати-

новые участки располагаются вблизи теломер, центромер или вторичных перетяжек, но встречаются иногда в виде отдельных вкраплений по всей длине хромосомы. В некоторых случаях вся хромосома может быть представлена гетерохроматиновым материалом, как, например, Y-хромосомы многих видов млекопитающих. Различают гетерохроматиновые и гетерохроматинизированные хромосомы или участки хромосом [Прокофьева-Бельговская, 1977]. Последние имеют временный характер и связаны с изменением генетических функций материала хромосом на определенных отрезках онтогенеза. Такова, например, одна из двух X-хромосом самок млекопитающих. Гетерохроматиновые участки считаются генетически инертными.

Те участки хромосомной нити, которые претерпевают закономерную спирализацию и деспирализацию в течение цикла клеточного деления, называют эухроматиновыми. Все активные гены хромосомы сосредоточены именно в эухроматиновых районах. Гетерохроматиновые и эухроматиновые районы хромосом различаются по своим способностям к дифференциальному окрашиванию (см. далее).

### 3. КЛАССИФИКАЦИЯ ХРОМОСОМ ПО ПОЛОЖЕНИЮ ЦЕНТРОМЕРЫ

Форма хромосомы определяется исключительно положением центромеры. Если форма хромосомы оценивается визуально без промеров, то желательно пользоваться менее дробной классификацией, относя каждую хромосому к одному из четырех следующих типов (см. рис. 2):

- а) метацентрические — плечи хромосом практически равной длины;
- б) субметацентрические — плечи хромосом явно неравной длины;
- в) субтелоцентрические — резко неравноплечие хромосомы;
- г) акроцентрические — центромера расположена очень близко к одному из концов хромосом.

Подробная классификация хромосом была разработана А. Леваном, К. Фредга и А. Сандбергом [Levan et al., 1964]. Она основана на соотношении большего и меньшего плеч хромосомы и различает шесть типов хромосом: 1 и 2) метацентрические хромосомы — М, соотношение плеч равно единице, и m, соотношение плеч 1,0–1,7; 3) субметацентрические хромосомы — sm, соотношение плеч 1,7–3,0; 4) субтелоцентрические хромосомы — st, соотношение плеч 3,0–7,0; 5) акроцентрические хромосомы — t, соотношение плеч от 7,0 до бесконечности; 6) телоцентрические хромосомы — Т, короткое плечо отсутствует.

Пользование этой классификацией имеет смысл лишь в том случае, если промерены хромосомы нескольких метафазных пластинок, и притом в одинаковой степени спирализованные. Дело в том, что спирализация не только укорачивает хромосому в целом, но и несколько меняет соотношение плеч, так как большое плечо абсолютно и относительно укорачивается сильнее малого. Поэтому субметацентрическая хромосома при сильной спирализации может выглядеть метацентрической и т.п. Не следует прибегать к этой классификации, если форма хромосом оценивается визуально без промеров.

Следует заметить, что термин "телоцентрическая" хромосома в своем

точном значении обозначает хромосому с концевым положением центромеры. До сих пор возможность существования подобных хромосом дискутируется, и поэтому в обиход вошел термин "acroцентрическая" хромосома, обозначающий хромосому с очень коротким вторым плечом [John, Lewis, 1968]. Действительно, в настоящее время ни в одном случае, за исключением отдельных примеров, полученных в культуре, хромосому млекопитающих нельзя с уверенностью назвать телоцентрической в точном значении этого термина. Теоретически, однако, такие хромосомы возможны на основании молекулярной модели, предполагающей палиндромное строение центромер [Holmquist, Dancis, 1980].

Вопросы классификации хромосом наиболее подробно разработаны в отношении кариотипа человека и одомашненных животных [Ford et al., 1980]. Классификации и идентификации хромосом посвящены заседания Денверской (1960 г.), Лондонской (1963 г.) и Чикагской (1966 г.) конференций по стандартизации кариотипа человека. На Парижской конференции (1971 г.) внесены существенные изменения в принципы классификации, что связано с применением дифференциальной окраски хромосом. Последняя классификация практически упраздняет использование морфологических терминов, таких, как "метацентрики", "acroцентрики" и т.д. Взамен предлагается символика, в которой фигурируют обозначения плеч точно идентифицированных хромосом. Всем хромосомам набора присваивается порядковый номер по порядку убывания величины и в обоих плечах каждой хромосомы (p — короткое плечо, q — длинное плечо) нумеруются участки плеч и полосы в каждом участке по направлению от центромеры. Подобная система обозначений дает возможность детально описывать хромосомные аномалии и перестройки, не прибегая к весьма расплывчатой типологии.

#### 4. ХРОМОСОМНЫЙ НАБОР СОМАТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

Хромосомный набор соматической клетки млекопитающих диплоидный ( $2n$ ) и состоит из двух гаплоидных наборов ( $n$ ), один из которых вносится в зиготу женской, а другой — мужской гаметой. Поэтому хромосомы набора парные, т.е. каждая хромосома имеет своего морфологического двойника, или гомолога (гомологичные хромосомы). Одна пара хромосом у млекопитающих имеет непосредственное отношение к определению пола и называется половыми хромосомами. XX — хромосомы самки, XY — хромосомы самца. Все остальные хромосомы набора называются аутосомами.

Совокупность хромосом организма, т.е. его диплоидный набор, характеризующийся определенным числом, формой и величиной хромосом, называют кариотипом. В более узком смысле кариотипом называют также определенным образом систематизированный набор хромосом единичной клетки. Такой кариотип получают, вырезав из микрофотографии метафазной пластинки отдельные хромосомы и разложив их по группам в соответствии с величиной или формой.

Число хромосом — один из наиболее известных признаков хромосомного набора (см. главу I). В основном диплоидные числа видов постоянны, однако в некоторых случаях они обнаруживают внутривидовую

ную или индивидуальную изменчивость за счет вариации числа так называемых "добавочных" хромосом.

Важной характеристикой кариотипа является число плеч хромосом, или основное число (NF — фр. *nombre fundamental*) [Matthey, 1949]. В NF входит число плеч аутосом и двух X-хромосом. Иногда подсчитывают отдельно число плеч аутосом  $NF_a$ . При определении NF акроцентрические хромосомы считают одноплечими. Так же поступают в случае мелких хромосом неясной морфологии.

## 5. МОРФОЛОГИЯ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНО ОКРАШЕННОЙ ХРОМОСОМЫ

Идентификация хромосом и сравнительный анализ хромосомных наборов в современной кариологии базируются на изучении дифференциально окрашенных хромосом. Сущность методов дифференциальной окраски состоит в том, что сочетанием различных способов предобработки фиксированных препаратов и последующей их окраски основными, флуоресцирующими или некоторыми другими красителями достигается дифференцированное окрашивание материала хромосом. Природа этой дифференциации еще далека от понимания. Ясно, однако, что в основе ее лежат различия в структурно-функциональной организации по длине хромосомы [Захаров, 1977]. Разные методы дифференциальной окраски выявляют различные аспекты цитологической неоднородности хромосомы, что находит отражение в разных типах полос или блоков. В совокупности они дают вполне индивидуальную морфологическую характеристику хромосомы и хромосомного набора в целом. В соответствии с рекомендациями Международной номенклатурной комиссии (Paris Conference, 1971 г., suppl. 1975 г.) различают несколько основных типов дифференциальной окраски и соответствующих им типов продольной исчерченности на хромосомах.

**Q-полосы и окраска:** дифференцированность участков хромосом по интенсивности флуоресценции после окраски флуорохромами, без предварительной обработки препаратов. Красители акридинового ряда (акрихин, акрихин-иприт) выявляют тонкую поперечную исчерченность вдоль хромосомы, обусловленную чередованием ярко светящихся и бледных полос различной ширины [Caspersson et al., 1968]. Находят, что эти полосы отвечают участкам ДНК, богатым АТ- и ГЦ-парами азотистых оснований соответственно. С помощью флуорохромов возможна также цитологическая локализация некоторых типов гетерохроматина. Например, упомянутые флуорохромы дают особенно яркое свечение на крупном сегменте длинного плеча Y-хромосомы человека. Сходный феномен обнаружен у гориллы, тогда как у других приматов и всех видов млекопитающих Y-хромосома флуоресцирует тускло [Pearson, 1973].

Флуорохром 33258 Hoechst — производное бензимидазола, у ряда видов обнаруживает светящиеся блоки хроматина, например, в прицентромерных районах всех аутосом домового мыши *Mus musculus*, в отдельных аутосомах полевой мыши *Apodemus agrarius* или в крупных гетерохроматиновых блоках на половых хромосомах темной полевки *Microtus agrestis*. Наряду с этим возможно выявление типичной Q-исчерченности [Gropp et al., 1973].

**G-полосы и окраска:** дифференциальное окрашивание участков хромосом основными красителями, и прежде всего красителем Гимза, после различных предобработок при участии, как правило, солевого буфера  $2 \times SSC$ . Одинаковую картину исчерченности, обусловленную чередованием темных и светлых полос различной ширины и интенсивности, дает обработка одним горячим буфером  $2 \times SSC$  [Evans et al., 1971], протеолитическими ферментами в сочетании с буфером или без него [Seabright, 1971; Chiarelli et al., 1972; Раджабли, Крюкова, 1973] и десятками агентов различной природы, в том числе мочевиной, детергентами стиральных порошков или перманганатом калия.

Темноокрашенные G-диски или полосы обнаруживают соответствие с позднореплицирующимися участками хромосом, в них могут быть преимущественно локализованы повторяющиеся последовательности ДНК [см. обзоры: Захаров, 1977; Босток, Самнер, 1981]. Распределение G-полос напоминает, наконец, хромомерный рисунок мейотических (пахитенных) хромосом [Okada, Comings, 1974]. Каждому G-диску, выявляемому с помощью световой микроскопии, соответствует несколько дисков на электронно-микроскопическом уровне [Burkholder, 1975]. Соотношение цитологических и генетических характеристик G-исчерченности еще предстоит выяснить. Вместе с тем известно, что рисунок G-полос хромосомы непосредственно отражает последовательность расположения генов [Miller et al., 1971] и что, таким образом, возможна экстраполяция генетических данных с одного объекта на другой при условии установления гомологии G-окраски между ними. Рисунки G-окраски и Q-окраски во многом совпадают, причем ярко светящимся Q-полосам отвечают темноокрашенные G-полосы. Лишь некоторые районы хромосом при Q- и G-окраске ведут себя по-разному, как, например, районы вторичных перетяжек, полиморфных гетерохроматиновых блоков и гетерохроматин Y-хромосомы у человека.

**R-полосы и окраска:** рисунок дифференциации хромосом при тепловой денатурации в сочетании с окраской по Гимза, обратный тому, который получается при Q- и G-окраске [Dutrillaux, Lejeune, 1971]. Нефлуоресцирующие и G-негативные участки или полосы соответствуют темноокрашенным или ярко светящимся R-полосам, тогда как позитивные Q- и G-полосы, напротив, неокрашенным и несветящимся R-участкам. R-окраска оказывается полезной для идентификации концов хромосом и мелких хромосом, обычно не окрашиваемых при первых двух типах окраски, а также перестроек, в которых эти хромосомы участвуют.

**C-полосы и окраска:** избирательная окраска красителем Гимза гетерохроматиновых участков хромосомы после специальных обработок, основанных на процедуре денатурации—ренатурации хромосомной ДНК [Pardue, Gall, 1970; Arrighi, Hsu, 1971; Yunis et al., 1971; Sumner, 1972]. В большинстве случаев это окрашивание околоцентромерных блоков гетерохроматина, иногда части половых хромосом, X или Y, и реже — других районов хромосом. Полосы, окрашиваемые при C-окраске, идентифицируют со структурным, или конститутивным, гетерохроматином, выявляемым разнообразными цитологическими и биохимическими методами. Его обозначают как C-гетерохроматин. Факультативный гетерохроматин, например, одной из двух X-хромосом самок при C-окраске



не выявляется, хотя в принципе его можно окрашивать после некоторого изменения в процедуре фиксации хромосомных препаратов [Kanda, Yosida, 1979].

Центромерный гетерохроматин мыши и человека в основном представлен фракцией ДНК, состоящей из высокоповторенных копий коротких сегментов [Arrighi et al., 1970; Hsu, Arrighi 1971; Saunders et al., 1972]. Такова же, по-видимому, природа околоцентромерного гетерохроматина других видов, гетерохроматина половых хромосом и "добавочных" гетерохроматиновых плеч во многих других, хотя и не во всех случаях. В каждом конкретном случае она должна быть выяснена особо. Типы С-гетерохроматина, помимо различий в местах локализации, отличаются особенностями окраски — более плотная, менее плотная, а также соотношением с другими типами дифференциальной окраски. Так, интенсивная С-окраска таких районов в хромосомах человека, как дистальная часть длинного плеча Y-хромосомы и области вторичных перетяжек в 1, 9 и 16-й парах аутосом, соответствует ярко флуоресцирующим Q-полосам. При G-окраске они, однако, не окрашиваются. Центромерный гетерохроматин мыши окрашивается как типичный С-гетерохроматин и ярко флуоресцирует при окраске 33258 Hoechst [Gropp et al., 1973]. Напротив, у крупного рогатого скота (*Bos taurus*) центромерный гетерохроматин окрашивается не всеми принятыми видами С-окраски и не обнаруживает флуоресценции [Seth, Gropp, 1973]. Эти и ряд других примеров варьирования свойств и окраски С-гетерохроматина в настоящее время рассматриваются как доказательство неоднородности понятия "конститутивный гетерохроматин", несомненно включающего в себя несколько разных типов гетерохроматина [Seth, Gropp, 1973; Jalal et al., 1974].

Специальными методами дифференциальной окраски осуществляется теломерное окрашивание (Т-полосы и окраска) и окрашивание районов ядрышкового организатора (N-полосы или NOR-окраска). Первое из них получают кратковременной обработкой препаратов горячим соевым буфером 2 X SSC и окраской по Гимза [Dutrillaux, 1973] либо акридин-оранжем [Bobrow, Madan, 1973]; второе — при использовании солей серебра [Matsui, Sasaki, 1973; Goodpasture, Bloom, 1975; Bloom, Goodpasture, 1976; Lau et al., 1978] (см. рис. 4).

## 6. МЕЙОТИЧЕСКИЕ МЕТАФАЗНЫЕ ХРОМОСОМЫ

Мейотические хромосомы чаще всего исследуют на стадии поздней профазы (диплотена, диакинез) или метафазы I. В поздней профазе хорошо видны биваленты, т.е. попарно конъюгирующие гомологичные хромосомы. На мейотических препаратах удается подсчитать диплоидное число и идентифицировать половые хромосомы (рис. 5, см. вкл.). Изучение мейоза дает представление о регулярности образования бивалентов или ее нарушениях у гибридов, а также о характере образования и числе хиазм.

На стадии диплотены тесно соединенные хромосомы начинают расходить, отталкиваясь друг от друга. Однако это разделение неполное, так как сохраняется связь в точках перекрестка, или хиазмах. Последние обычно рассматриваются как проявление кроссинговера, при помо-

щи которого происходит обмен участками хромосом между членами гомологичной пары. На стадии диакинеза продолжается укорочение и утолщение бивалентов и наряду с этим продолжается процесс терминализации, т.е. перемещение хиазм от центромеры к концам хромосом.

В метафазе I спирализация достигает максимума, одновременно исчезает ядерная оболочка. К началу метафазы I хромосомы располагаются у экватора. На этой стадии обе гомологичные хромосомы занимают такое положение, что их центромеры обращены к противоположным полюсам.

Необычным мейотическим поведением отличаются добавочные хромосомы, найденные более чем у десятка видов млекопитающих. В отличие от основных хромосом набора добавочные хромосомы не образуют биваленты, но вступают в ассоциации друг с другом либо с основными хромосомами. Нередко в ходе мейотического процесса они остаются одиночными, в виде унивалентов. Поэтому распределение добавочных хромосом по клеткам в результате второго мейотического деления может носить случайный характер, как это показано, например, у серебристо-черных лисиц [Раджабли и др., 1978]. В то же время, по крайней мере у некоторых видов, обнаруживается тенденция к накоплению добавочных хромосом во вторичных сперматоцитах, что свидетельствует о существовании механизма аккумуляции в системе добавочных хромосом млекопитающих [Patton, 1977].

Все сказанное относится к изучению мужского мейоза. Поведение хромосом в женском мейозе анализировать значительно труднее, и в настоящее время этими данными располагает лишь экспериментальная цитогенетика лабораторных животных [Дыбан, Баранов, 1978].

Применение дифференциальной окраски оказывается успешным при изучении мейотических хромосом, так же как и митотических. Анализ С-окраски вносит вклад в понимание роли гетерохроматина в процессе мейоза и иногда способствует точной идентификации хромосом на стадиях поздней профазы и метафазы I [Patton, 1977]. Возможна идентификация бивалентов с помощью G-окраски [Hsu, Arrighi 1971; Stock et al., 1972]. NOR-окраска не выявляется, поскольку рибосомные гены, подобно многим другим генам, на этих стадиях мейоза не функционируют [Bloom, Goodpasture, 1976]. Большой интерес представляет разработка метода, позволяющего анализировать поведение бивалентов на более ранних стадиях мейоза, в пахитене, с помощью окрашивания нитратом серебра [Pathak, Hsu, 1979; Pathak et al., 1979; Elder, Pathak, 1980].

## МЕТОДЫ КАРИОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

В развитии цитогенетики млекопитающих выделяют несколько периодов, связанных с изменением и совершенствованием методики работы. В первый период (20–50-е годы) цитогенетики работали исключительно с препаратами парафиновых срезов или давленными препаратами го-над или других тканей. Методический уровень работ тех лет был весьма низким, и в настоящее время они представляют лишь исторический ин-терес. Существенный методический прогресс в технике приготовления хромосомных препаратов начался в 50-е годы. В этом решающее влия-ние оказали такие усовершенствования, как получение суспензии кле-ток и обработка их в гипотоническом растворе [Hsu, 1952], примене-ние в качестве фиксатора спирт-уксусной смеси [Sachs, 1953], предва-рительное колхицинирование [Ford, Hamerton, 1956] и воздушное подсушивание препаратов [Rothfels, Siminovitch, 1958], совершенст-вование методов культуры тканей [Moorhead et al., 1960]. С введени-ем в практику исследования этих приемов появилась возможность де-тально описывать морфологию каждой метафазной хромосомы. Про-грессивные методы обусловили расцвет цитогенетики млекопитающих в 60-е годы, когда за относительно короткий срок были исследованы хромосомные наборы примерно одной трети видов. Они же явились ос-новой всего последующего сравнительно-кариологического изучения млекопитающих. Достаточно сказать, что любой самый тонкий совре-менный анализ хромосом производится на препаратах, получаемых стандартным способом, включая суспензирование материала, гипотони-ческую обработку клеток, фиксацию в спирт-уксусной смеси, с предва-рительным колхицинированием *in vivo* или *in vitro*. Варьируют лишь детали этого процесса, связанные со спецификой изучаемой ткани либо с особыми задачами исследования.

В самом начале 70-х годов начался новый (третий) период в цитоге-нетических исследованиях млекопитающих, связанный с разработкой и широким применением методов дифференциальной окраски хромо-сом ("полосатые" хромосомы). Эти методы исключительно многооб-разны, и их перечень постоянно растет. Несмотря на то что вообще все методы кариологического анализа в настоящее время сильно упроще-ны и обучить им даже неспециалиста не представляет особого труда, не-обходимо отметить, что как получение хромосомных препаратов, так и их обработка и последующий анализ требуют не только определенных навыков, но и подлинной цитологической культуры. К тому же тенден-ция современной цитогенетики ко все большему усложнению и углуб-лению не может не порождать требования соответствующей подготовки исследователей.

Поскольку хорошее качество препаратов является необходимым ус-ловием для их анализа и дифференциальной окраски хромосом, ниже мы подробнее остановимся на методах приготовления хромосомных пре-паратов и лишь укажем некоторые, получившие наибольшее распростра-нение методики окраски.

Вся процедура кариологического исследования может быть сведена к трем основным этапам: 1) приготовление хромосомных препаратов; 2) различные способы их окраски и 3) анализ.

## 1. ПРИГОТОВЛЕНИЕ ХРОМОСОМНЫХ ПРЕПАРАТОВ

Свежие ткани животных, обладающие высокой митотической активностью (костный мозг, селезенка, семенники, яичники, эмбриональные ткани и др.), можно непосредственно использовать для получения препаратов хромосом без предварительного более или менее продолжительного культивирования в питательных средах. В тех случаях, когда приходится определять кариотип у млекопитающего крупных размеров, пользуются, как правило, иными методами получения хромосомных препаратов. Для этих целей у животного берут кровь для постановки культуры лейкоцитов, пунктат костного мозга или кусочек кожи и хромосомные препараты готовят из культуры клеток. Различия между "прямым" и культуральными методами касаются лишь первого этапа работы, а именно способа получения материала, из которого будут приготовлены препараты хромосом. Начиная с момента получения суспензии клеток в гипотоническом растворе непосредственное приготовление хромосомных препаратов остается в сущности неизменным.

В настоящее время цитогенетики используют различные модификации одного основного метода, разработанного во второй половине 50-х годов и произведшего в свое время подлинную революцию в кариологических исследованиях позвоночных.

### Метод высушенных препаратов

Со времени описания этого метода [Hsu, 1952; Ford, Hamerton, 1956; Rothfels, Siminovitch, 1958] было предложено очень много его модификаций, и сейчас почти каждый исследователь, длительно работавший с хромосомами, пользуется собственной вариацией этого метода. Ниже приводится методика, принятая в нашей лаборатории.

**Оборудование, реактивы:** шприц с иглами, ножницы, центрифуга, пробирки центрифужные, пастеровские пипетки со шлангом или грушей, стекла предметные, коробки для препаратов, спиртовка, термометр или термостат, холодильник; колхицин 0,04%-ный, раствор цитрата натрия 0,9–1%-ный и/или раствор KCl 0,075 M, метиловый спирт, ледяная уксусная кислота.

Зверька колхицинируют за 1–1,5 ч до забоя, делая инъекцию колхицина внутрибрюшинно из расчета 1 мл на 100 г массы животного. Колхицин и его аналог колцемид блокируют образование веретена деления клетки на стадии метафазы. Поэтому в митотически активных тканях накапливаются клетки, остановившиеся в своем делении на стадии метафазы. Кроветворные органы — костный мозг и селезенка — наиболее предпочтительны для получения хромосомных препаратов. От очень мелких зверьков целесообразно брать и то и другое, что позволяет получить больше препаратов. От более крупных, размером с мышь и более, обычно достаточно костного мозга из обеих или даже одной бедренной кости.

Костный мозг из извлеченной бедренной кости вымывают при помощи шприца теплым гипотоническим раствором. В качестве последнего применяют 0,9–1%-ный раствор трехзамещенного цитрата натрия или 0,075 М раствор хлористого калия. При воздействии хлористого калия хроматиды одной хромосомы остаются более тесно прилегающими друг к другу, что оказывается благоприятным для получения лучшего качества полос при дифференциальной окраске. Перед вымыванием костного мозга бедренную кость вычленяют, надрезают головку кости, а иглу шприца вводят в кость с противоположной стороны, слегка вращая. Селезенку предварительно измельчают или протирают сквозь капроновое ситечко в маленькой чашке Петри с гипотоническим раствором, а затем взвесь клеток в растворе переносят в центрифужную пробирку. Суспензию клеток костного мозга выдерживают в гипотоническом растворе цитрата натрия 20–30 мин (селезенки 30–40 мин), а в растворе хлористого калия всего 4–6 мин при температуре 37°С в термостате или водяной бане. По окончании инкубации суспензию клеток осаждают центрифугированием на ручной или электрической центрифуге со скоростью не более 1000 об/мин в течение 5 мин. Затем надосадочную жидкость осторожно сливают и заменяют свежеприготовленным фиксатором, состоящим из смеси метилового спирта и ледяной уксусной кислоты в пропорции 3:1.

Общее время фиксации составляет от получаса до одного часа. Более длительное фиксирование, по некоторым наблюдениям, неблагоприятно сказывается на качестве дифференциальной окраски хромосом. За время фиксации фиксатор 2–3 раза заменяют свежим, каждый раз после центрифугирования при тех же условиях. Первый фиксатор желательно наливать в пробирку осторожно, так, чтобы осадок клеток фиксировался целой глыбкой. Слой клеток на дне пробирки должен быть тонким, иначе клетки плохо профиксируются. Меняя фиксатор, надо также следить, чтобы осадок не разбивался. Фиксатора каждый раз наливают в пробирку 1,5–2 мл. Если осадок будет случайно разбит, то его можно осадить на дно пробирки центрифугированием. По окончании фиксации взвесь клеток ресуспендируется в небольшом объеме фиксатора (около 0,5 мл), так что получается молочного цвета слегка опалесцирующая взвесь. Две-три капли этой взвеси наносят на предметное стекло с помощью пастеровской пипетки или шприца, капая с высоты 10 см. Затем стекло проводят через пламя горелки, так, чтобы фиксатор воспламенился, но не допуская перегревания. Фиксатор при этом выгорает, а клетки прочно фиксируются к стеклу. Лишняя влага высушивается феном или сдувается грушей. Иногда препараты готовят и без выжигания, просто подсушивая нанесенную на стекло суспензию.

От одного зверька обычно готовят несколько препаратов, до десятка или более. Предметные стекла должны быть очень чистыми, тщательно вымытыми и предварительно обработанными хромпиком. Суспензию клеток желательно наносить на сильно охлажденные стекла. Для этого стекла, приготовленные для фиксации, в стаканчике с дистиллированной водой помещают в холодильник. Готовые, высушенные препараты окрашиваются.

У старых или долго живущих в неволе животных митотическая активность в тканях обычно понижена, и число метафаз на хромосомных препаратах в таких случаях невелико. Поэтому для стимуляции митотической активности у взрослых животных предлагается за 12 ч до взятия материала провести кровопускание из хвостовой вены [Дыбан, Баранов, 1978]. В последнее время получил распространение метод стимулирования митозов в костном мозге с помощью дрожжей [Lee, Elder, 1980]. Животным заблаговременно вводят подкожно раствор пекарских дрожжей с глюкозой (2–3 г сухих дрожжей и 5–6 г глюкозы на 25 мл теплой воды, инкубируются 20–40 мин при 40°) из расчета 0,5 мл смеси на 25 г массы. Через сутки или двое животное забивают и готовят хромосомные препараты описанным выше методом.

### Хромосомные препараты из кратковременной культуры клеток

Кратковременная культура клеток и колхицинирование *in vitro* дают возможность приготовить хромосомные препараты в таких случаях, когда описанная выше методика неприменима. Таким образом удастся получить хорошие хромосомные препараты из пунктата костного мозга, взятого прижизненно, при отстрелах животных, а также вообще из любых забитых животных, после смерти которых прошло от одного часа до десятков часов (в зависимости от температуры, при которой хранился труп). Малая трудоемкость и быстрота приготовления препаратов, а также ненужность соблюдения стерильности позволяют применять эту методику в полевых условиях. Лучшие результаты дает использование костного мозга, извлеченного из грудины при помощи костно-мозговой иглы. Получению хромосомных препаратов из костного мозга бедренных костей у крупных животных часто мешает наличие жира.

**Оборудование:** то же, плюс культуральные среды и сыворотка крупного рогатого скота. Колхицин 0,004%-ный.

Извлеченные из грудины клетки мозга помещают в раствор, состоящий на 85% из среды 199 и на 15% из инактивированной телячьей сыворотки. Применяются и иные соотношения компонентов, и часто вместо среды 199 используют раствор Хэнкса. В среду вводят колхицин из расчета 1 гамма ( $10^{-6}$  г) на 1 мл взвеси. Суспензию выдерживают от 40 мин до 1,5 или более часов при 37° в термостате, после чего центрифугируют 5 мин при 1000 об/мин. В дальнейшем работают по стандартной методике.

Хромосомные препараты из эмбрионального материала, как правило, получают при введении его в культуру. Но если нет условий для культуры тканей, то можно получить хромосомные препараты непосредственно из эмбриональной ткани. Для этого активно делящихся ткани эмбрионов (печень, селезенка и пр.) или целый эмбрион на ранних стадиях развития помещают в центрифужную пробирку, содержащую питательную среду Игла с глутамином (или среду 199), и ресуспензируют медицинским шприцем с толстой иглой. Клетки остаются в суспензии при температуре 37° в течение 1–1,5 ч. За 40 мин до конца инкубирования вводят 0,2 мл 0,004%-ного раствора колхицина. Затем клетки осаждают центрифугированием и всю дальнейшую обработку проводят как описано выше.

## Хромосомные препараты из культуры лейкоцитов периферической крови

Кратко методика сводится к тому, что плазму крови с лейкоцитами смешивают с питательной средой и добавляют фитогемагглютинин (ФГА), благодаря митогенетическому действию которого через 24 ч в культуре появляются первые митозы. Наибольшее количество делящихся клеток, как правило, наблюдается через 72 ч после введения в культуру.

**Оборудование:** то же, плюс гепарин, ФГА, антибиотики, питательные среды; сосуды для культивирования. Колхицин 0,004%-ный. Стерильность!

В зависимости от количества взятой крови различают макро- и микрометод.

**Макрометод.** Кровь берут из яремной вены животного шприцем, предварительно прокипяченным и промытым чистым гепарином, и переливают в пробирку с рабочим раствором гепарина (10 мл раствора Хэнкса и 0,5 мл раствора гепарина). Добиваются осаждения эритроцитов, ставя пробирки в холодильник при +4°С на срок от 0,5 до 2 ч, либо добавляя стерильно 10%-ный раствор желатины в соотношении 3 части крови и 1 часть желатины. После осаждения эритроцитов плазму отсасывают мерной пипеткой. Работу проводят в стерильных условиях. Полученную плазму смешивают с питательной средой (среда 199 или Игла с глутамином) в соотношении 1:3 и к смеси добавляют ФГА (0,2 мл ФГА-М фирмы Wellcome или Difco или 0,02 мл ФГА-Р Difco на 10 мл смеси). Добавляют антибиотики — пенициллин из расчета 100 ед. на 1 мл, стрептомицин — 50 ед. на 1 мл.

Полученную взвесь клеток можно культивировать в чашках Корреля, в матрасах, в плоскодонных колбах или в пенициллиновых флаконах, по 2–3 мл на флакон. Взвесь клеток разливают по флаконам, закрывают резиновыми пробками и оставляют в термостате при 37° на 72 ч. Часть плазмы можно сохранить в холодильнике и ввести в культуру спустя три-четыре дня, когда станут известны результаты первой культуры.

По истечении срока культивирования за 1–1,5 ч до фиксации в культуру вводят подогретый до 37° раствор колхицина (0,2–0,3 мл на флакон). В этой и последующих процедурах не требуется соблюдать стерильность. Иногда инкубацию с колхицином продлевают до 3–5 ч. После ее окончания культуру разливают по центрифужным пробиркам, центрифугируют 5–8 мин, осадок отмывают теплым раствором Хэнкса (или хлористого калия комнатной температуры), вновь центрифугируют и гипотонируют в подогретом до 37° хлористом калии 6–7 мин. В дальнейшем следуют стандартной методике высушенных препаратов.

**Микрометод.** Микрометод применяется в тех случаях, когда в распоряжении исследователя имеется небольшое количество крови. В туберкулиновый шприц, предварительно промытый гепарином, набирается кровь из пальца, уха, хвостовой вены животного либо как-то иначе. Эта кровь вводится в заранее подготовленные стерильные центрифужные пробирки, содержащие 6 мл питательной среды (среда 199 или Игла с глутамином), 1 мл сыворотки крупного рогатого скота без консерванта и ФГА (из расчета 0,2 мл на 10 мл среды). Обязательно добавлять антибиотики, так как малое количество крови обычно не удается взять

стерильно. Содержимое пробирки тщательно перемешивают, и пробирки помещают под углом  $45^\circ$  в термостат при температуре  $37^\circ$ . Инкубируют микрокультуру 3–5 суток. Введение колхицина и вся последующая обработка ведутся так же, как и при макрокультуре.

### Хромосомные препараты из культуры эмбриональных фибробластов

Эмбрион извлекается по возможности стерильно и переносится в раствор Хэнкса, содержащий пенициллин и стрептомицин в концентрации 500–1000 ед/мл. Материал может храниться в холодильнике при  $4^\circ\text{C}$  до введения его в культуру в течение 3 суток.

Практически любая эмбриональная ткань пригодна для культивирования и цитологического исследования. Чаще всего цитогенетиками используется культура эмбриональных фибробластов. Все процедуры проводятся с соблюдением правил стерильности.

В чашке Петри со стерильным раствором Хэнкса от эмбрионов отделяют кусочки кожно-мышечной ткани и тщательно очищают их от сгустков крови. Процедуру очистки повторяют во второй чашке Петри, затем все очищенные кусочки тщательно измельчают ножницами в свежем растворе Хэнкса. Материал переносят в стерильную колбу, наливают холодный 0,25%-ный раствор трипсина, колбу плотно закрывают и ставят в термостат при температуре  $37^\circ$  на 1 ч, после чего содержимое колбы переливают в центрифужные пробирки и центрифугируют 5 мин при 1000 об/мин. Надосадочная жидкость выливается, а осадок переносят в небольшую плоскодонную колбу с питательной смесью, содержащей 50% среды Игла с глутамином, 30% гидролизата лактальбумина и 20% сыворотки крупного рогатого скота. Содержимое колбы перемешивают на магнитной мешалке 10 мин, затем жидкость фильтруется, а в оставшийся осадок снова добавляется питательная среда и вновь перемешивается. Фильтраты объединяются, полученную суспензию разбавляют средой с таким расчетом, чтобы при подсчете в камере Горяева на один квадрат камеры приходилась только одна клетка.

Взвесь выливается в матрас или плоскодонные колбы, закрывается стерильной резиновой пробкой и помещается в термостат при температуре  $37^\circ$  на 48–72 ч. Митотические деления большинства клеток начинаются через 48 ч от начала инкубации и почти прекращаются через 72 ч.

За 1–2 ч до окончания инкубации добавляется подогретый 0,004%-ный раствор колхицина. В дальнейших операциях соблюдения стерильности не требуется. По окончании инкубации среду сливают и наливают немного холодного трипсина, который тут же выливается. Ждут, когда клетки начнут сползать со стекла, и добавляют раствор Хэнкса. Взвесь разливают по центрифужным пробиркам и центрифугируют 5–8 мин при 1000 об/мин. Осадок гипотонируют обычным порядком и фиксируют сначала в охлажденном метанол-уксусном фиксаторе (3:1), затем в фиксирующей смеси другой пропорции (2:1). Далее препараты готовят по стандартной методике высушенных препаратов.



## Культивирование фибробластов кожи

Прижизненное определение хромосомного набора удобнее всего проводить на препаратах клеток, выращенных из биопсированных кусочков кожи. Некоторые исследователи постоянно работают с культурами биопсий хвоста [Yosida et al., 1971] или уха [Greenbaum et al., 1978]. Однако технически эта процедура наиболее сложная из описанных. Принципиальная ее схема состоит в том, что небольшой кусочек кожи, взятый с очищенной спиртом поверхности, промывают в среде с антибиотиками, размельчают и культивируют в специальных культуральных сосудах. К питательной среде добавляют бычью или телячью сыворотку. Культура растет при 37 и 38° не менее одной недели. Перед приготовлением препаратов к среде добавляют колхицин, клетки снимают и обрабатывают гипотоническим раствором. Далее следует обычная процедура приготовления хромосомных препаратов.

### Приготовление препаратов мейотических хромосом

Хорошие препараты мейотических хромосом млекопитающих получить значительно сложнее, чем препараты метафазных хромосом из соматических тканей. Разработано несколько методов получения хромосомных препаратов из семенников млекопитающих. Мейотические хромосомы исследуют как на давленных тотальных препаратах половых желез, так и на препаратах, полученных путем высушивания взвеси клеток, нанесенных на предметное стекло. В настоящее время явное предпочтение отдают второму методу. Ниже мы приводим наиболее популярные методики, принципиальное различие которых заключается в способе выделения делящихся клеток из генеративной ткани.

Многие исследования по мейозу у млекопитающих, выполненные в последние годы, базируются на методике Е. Ивенса с соавторами [Evans et al., 1964].

**Оборудование, реактивы:** глазные пинцеты, чашки Петри небольшого диаметра, центрифужные пробирки, предметные стекла, центрифуга. Растворы цитрата натрия трехзамещенного 2,2%-ный и 1%-ный, этанол-уксусный фиксатор, хлороформ.

У взрослых самцов удаляют семенники и помещают их в изотонический раствор цитрата натрия (2,2%-ный) при комнатной температуре. Прокальывают тунику, и семенные каналцы выворачивают в раствор для удаления сопутствующего жира и интерстициальной ткани. После этих операций семенные каналцы переносятся в свежий раствор цитрата натрия такой же концентрации. Держа массу семенных каналцев глазным пинцетом, другим пинцетом осторожно выдавливают содержимое каналцев в раствор. Полученная клеточная суспензия центрифугируется 5 мин при 500 об/мин. При таком режиме центрифугирования спермии остаются в суспензии, а сперматоциты осаждаются на дно пробирки. Надосадочную жидкость сливают, а осадок ресуспензируют в 1%-ном растворе цитрата натрия. В течение 7–12 мин, в зависимости от того, с семенниками какого вида животного имеют дело, клетки выдерживают в 1%-ном гипотоническом растворе цитрата натрия при комнатной температуре (длительность гипотонического воздействия подбирается эмпирически, про-

должительное гипотонирование разрушает сперматоциты). После гипотонической обработки клетки осаждают 5-минутным центрифугированием при 500 об/мин с медленным ускорением. Надосадочную жидкость удаляют очень осторожно, а осадок сразу же ресуспензируют легким встряхиванием пробирки. Фиксируют клетки смесью, состоящей из одной части ледяной уксусной кислоты, трех частей этилового спирта и хлороформа (1 часть на 40 частей этил-уксусного фиксатора). В период фиксации клетки постоянно перемешивают встряхиванием. Спустя 5 мин взвесь центрифугируют, и осадок ресуспензируют в свежем фиксаторе. Повторная смена фиксатора проводится через 10 мин. Капелька взвеси клеток в фиксаторе наносится на обезжиренное сухое стекло при комнатной температуре. Число капель зависит от концентрации клеток в суспензии. Препараты окрашивают азур-эозином или лактацеторсеином.

При применении этой методики не удается исследовать некоторые стадии мейоза, а также метафазы митоза сперматогоний. При приготовлении из нефиксированных семенных канальцев взвеси изолированных клеток и при действии гипотонии происходит потеря большинства сперматогоний во время метафазы митоза, а при неоднократном центрифугировании и смене фиксатора происходят потери сперматоцитов на стадии метафазы второго деления созревания. Недостатки этой методики впоследствии были устранены. Отказ от центрифугирования, фиксирование целых канальцев до или после гипотонирования дают возможность наблюдать на препаратах одного и того же животного различные стадии сперматогенеза [Дыбан, 1970; Meredith, 1969]. Методика Д. Вильямса [Williams et al., 1971] сочетает в себе достоинства предыдущих методик и отличается простотой процедуры, в связи с чем может быть рекомендована для приготовления мейотических препаратов в полевых условиях. Ниже мы приводим методику этих авторов.

**Оборудование:** глазные пинцеты, чашки Петри, пенициллиновые флаконы, пипетки пастеровские, предметные стекла, цитрат натрия 0,9%-ный, этанол-уксусный фиксатор в пропорции 3:1.

Семенники взрослого животного помещаются в чашку Петри с 0,9%-ным раствором цитрата натрия при комнатной температуре. Содержимое пинцетом освобождается от туники, и канальцы расправляют в свежей порции гипотонического раствора. Общее время нахождения в гипотоническом растворе составляет 15 мин. Затем канальцы помещают во флаконы со свежеприготовленным фиксатором. Фиксатор трижды меняют через каждые 10 мин. В последнем фиксаторе материал сохраняется несколько дней, желательно в холодильнике. Препараты лучше готовить на 2—4-й день. Для этого часть канальцев помещают в чашку Петри в капле свежего фиксатора и тщательно измельчают ножницами. Полученную суспензию разбивают пастеровской пипеткой или шприцем. Набирают в пипетку каплю суспензии, всю выпускают на чистое предметное стекло и поджигают в пламени горелки. Препараты высушивают и окрашивают азур-эозином либо методами дифференциальной окраски хромосом.

## 2. СПОСОБЫ ОКРАСКИ МЕТАФАЗНЫХ ХРОМОСОМ

Получение хорошо окрашенных хромосомных препаратов представляет собой один из важнейших этапов хромосомного анализа. При правильной окраске большинством красителей хромосомы становятся интенсивного красно-фиолетового цвета, а под микроскопом с зеленым фильтром, которым рекомендуется пользоваться при просмотре и фотографировании препаратов, выглядят черными, с четкими неразмытыми краями и хорошо различимыми хроматидами. Качество дифференциальной окраски считается хорошим, когда полосы или блоки четко окрашены на фоне слабо прокрашенного, но отчетливого контура хромосомы. Обычная (рутинная) окраска хромосомных препаратов производится орсеином или чаще азур-эозином. Для получения дифференциальной окраски препараты подвергают предварительному кислотнo-щелoчному, тепловому, солевому или прочим воздействиям, а затем окрашивают флуоресцентными красителями или основным красителем Гимза. Мы приводим ряд методик с применением красителя Гимза для получения G-, C- и NOR-окраски с применением серебра.

### Окраска орсеином

Готовится 2%-ный раствор ацет-орсеина. Для этого 2 г сухого орсеина (Orcein 7091, Merck, Darmstadt, или Gurr, London) растворяют в 45 мл горячей ледяной уксусной кислоты и после охлаждения добавляют 55 мл дистиллированной воды. Можно готовить орсеин не на 45%-ной уксусной, а на 60%-ной пропионовой или молочной кислоте, или на смесях молочной и уксусной кислот (лактацеторсеин). В последнем случае смешиваются равные части 60%-ной молочной и ледяной уксусной кислот, подогреваются, и в этой жидкости растворяется орсеин (из расчета 2 г на 100 мл смеси кислот). Для окрашивания препаратов свежеприготовленный раствор орсеина капают на предметное стекло и покрывают покровным стеклом. Излишек орсеина удаляют фильтровальной бумагой, и по краю покровного стекла заклеивают его горячим парафином (или смесью воска с парафином). В таком виде стекла помещаются в камеру с парами уксусной кислоты, например в чашку Петри, на дно которой положена фильтровальная бумага, смоченная уксусной кислотой, и ставятся в холодильник на 2–3 суток. Затем покровное стекло вместе с парафином осторожно удаляется бритвой, и препараты проводятся последовательно через 45%-ную уксусную кислоту, бутиловый спирт и две смены ксилола, после чего заключаются в бальзам.

Хранить раствор орсеина следует в темной бутылке с притертой пробкой, желательнее на холоде (при 4° можно хранить несколько месяцев), а фильтровать следует непосредственно перед употреблением. Препараты, приготовленные с выжиганием, окрашиваются орсеином плохо.

### Окраска азур-эозином

В отдельных флаконах готовятся запасные растворы красителей: 1) 100 мг сухого азура-II на 100 мл дистиллированной воды и 2) 100 мг сухого водорастворимого эозина на 100 мл дистиллированной воды. При хранении этих растворов происходит их "вызревание", поэтому краски,

приготовленные заранее, красят лучше, чем свежие. Непосредственно перед окраской готовится рабочий раствор: смешиваются две части исходного раствора эозина, три части исходного раствора азура и пять частей дистиллированной воды. Для лучшего окрашивания в готовый краситель добавляется 0,5–1 мл (на 100 мл краски) 0,1%-ного раствора углекислого натрия так, чтобы реакция красителя была близкой к нейтральной. Предметные стекла помещаются в стаканчики с краской и выдерживаются, в зависимости от качества красителей, от 5 до 20 мин. После этого стекла споласкиваются в дистиллированной воде, высушиваются и проводятся сначала через смесь бутилового спирта и ксилола (1:2), а затем через чистый ксилол – орто. После этого на стекло наносится капля канадского бальзама и оно закрывается покровным стеклом.

Покровные стекла кипятят в мыльном растворе, отмывают горячей проточной, а затем дистиллированной водой и кладут в смесь спирта с эфиром или в чистый спирт. Перед употреблением каждое стекло тщательно вытирается чистой, сложенной вчетверо марлей, после чего ими можно покрывать препараты.

Для окраски препаратов можно пользоваться также готовым красителем Гимза (азур-эозин по Романовскому). При этом на 100 мл дистиллированной воды берется 5 мл готового раствора Гимза и 2–3 мл 0,1%-ного раствора углекислого натрия. Препарат погружается в краску на 5–10 мин, затем споласкивается дистиллированной водой, высушивается, проводится через чистый ксилол и заключается в бальзам. Следует отметить, что при окраске Гимзой рутинных препаратов хромосомы выглядят более рыхлыми, чем при других способах окраски, и иногда на них отчетливо проступает дифференцированность типа G-окраски.

Азур-эозином одинаково хорошо окрашиваются как митотические, так и мейотические хромосомные препараты, приготовленные из клеточной суспензии с выжиганием фиксатора и без выжигания.

### Дифференциальная окраска хромосом

Все виды дифференциальной окраски хромосом в конечном счете так или иначе выявляют дифференциацию эухроматина и гетерохроматина. С чисто же утилитарной точки зрения, в смысле возможностей применения в сравнительно-кариологических исследованиях, типы дифференциальной окраски можно условно разделить на две группы. В одну группу войдут методы, позволяющие идентифицировать хромосомы в хромосомных наборах видов, в другую – методы специализированной окраски, способствующие выявлению особенностей некоторых районов, и иногда не всех, а отдельных хромосом (рис. 6, см. вкл.). В этом случае к первой группе можно отнести методы Q-, R-, G-окраски, ко второй C-, T-, NOR-окраски. В практике сравнительно-кариологического изучения млекопитающих наибольшее распространение получили методы G- и C-окраски, и в последнее время все большее внимание привлекает NOR-окраска. Ниже приводятся некоторые из общепринятых методик.

**G-окраска.** Многочисленные модификации G-окраски основываются на методике М. Сибрайта [Seabright, 1971]. Цитологические препараты из клеток костного мозга или культуры тканей, приготовленные по обыч-

ным методикам с применением гипотонии (как правило, в растворе хлористого калия) и техники выжигания фиксатора, на 5–15 мин помещаются в 0,25%-ный раствор трипсина комнатной температуры. По окончании обработки препараты ополаскивают в стаканчике с солевым буфером  $2 \times \text{SSC}$  (0,3 М раствор хлористого натрия, 0,03 М трехзамещенного цитрата натрия, рН 6,8), после чего окрашиваются Гимзой. Запасной раствор красителя готовят из смеси 125 г глицерина (х. ч.), 125 мл метанола и 3 г сухого порошкообразного красителя Гимза, перемешивая ее на магнитной мешалке не менее 20 мин. Полученную смесь отфильтровывают и хранят во флаконе темного стекла, желательнее в холодильнике. Непосредственно перед окраской в стаканчике готовят рабочий раствор Гимзы в следующем соотношении: 1,5–2 мл красителя на 50 мл дистиллированной воды с добавлением 0,5–1 мл 0,1%-ного бикарбоната натрия. Некоторые исследователи предпочитают готовить рабочий раствор красителя на соренсеновском буфере, рН 6,8.

Препараты окрашивают в стаканчике 5–20 мин, споласкивают в дистиллированной воде, подсушивают, анализируют под иммерсией в световом микроскопе и фотографируют. Проводка через ксилол и заключение в бальзам дифференциально окрашенных препаратов нежелательна, поскольку может вызвать их обесцвечивание. При необходимости заключения в бальзам последний должен быть приготовлен с соблюдением соответствующих условий [Ronne et al., 1977].

Методом Сибрайт препараты могут быть окрашены уже через несколько дней после их приготовления. Все же более изящный рисунок G-окраски получается на выдержанных препаратах (2–4 недели) с применением трипсин-буферной обработки [Раджабли, Крюкова, 1973]. По этой методике препараты обрабатываются теплым, подогретым до  $30^\circ$ , 0,25%-ным раствором трипсина, после чего отмываются в буфере  $2 \times \text{SSC}$ , а затем инкубируются в свежем растворе этого буфера в термостате при  $62\text{--}64^\circ$  в течение 1 ч. После инкубации в буфере препараты переносятся в стаканчик с краской, приготовленной, как описано выше. При всех видах дифференциальной окраски стекла хранят в плотно закрытых коробках, оберегая от пыли и света.

**С-окраска.** Препараты обрабатывают в 0,2 N соляной кислоте в течение 30 мин – 1 ч. Более длительная обработка выбирается для препаратов, полученных из культуры тканей, более короткая – для препаратов из костного мозга. После этого стекла споласкивают в дистиллированной воде и помещают в горячий раствор гидроксида бария (5%-ный при  $60^\circ$  на 5–15 мин, в зависимости от возраста препаратов). Затем следует отмывка в трех сменах дистиллированной воды (или в теплой проточной воде), и препараты инкубируют в буфере  $2 \times \text{SSC}$  в течение 1–1,5 ч при температуре  $62\text{--}64^\circ$  в термостате. Окрашивают в краситель Гимза в течение 20–40 мин.

Для С-окраски используются свежеприготовленные препараты, обычно на второй-третий день после их приготовления. Получение С-окраски возможно и после длительного хранения, однако в этом случае препараты должны храниться в 96%-ном этиловом спирте.

**Окраска ядрышкового организатора, NOR-окраска.** Модификации этого метода восходят к методике серебрения, разработанной Блумом

и Гудпастором [Bloom, Goodpasture, 1976] для хромосом млекопитающих. Этот метод усовершенствован Лоу с соавторами [Lau et al., 1978], его мы и приводим. Препараты помещают на 30 мин в боратный буфер (0,1 М  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ , 0,005 М  $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$ , pH 9,0), отмывают в дистиллированной воде 2–5 мин, затем окрашивают 50%-ным раствором  $\text{AgNO}_3$ . Для этого каплю раствора помещают на стекло с препаратом, закрывают покровным стеклом и во влажной камере (чашке Петри с увлажненной фильтровальной бумагой) ставят в термостат при  $50^\circ$  на 12–18 ч. Окрашенные препараты анализируют под иммерсией, фотографируют и в соответствии с оригинальной методикой окрашивают на Q-полосы акрихин-ипритом или 33258 Hoechst. Таким образом, на одном и том же препарате, на одних и тех же хромосомах получают NOR- и Q-окраску, что позволяет идентифицировать хромосомы, несущие ядрышкообразующие районы.

Методики последовательной окраски предложены и для сочетания NOR- и G-окраски как до [Tantravahi et al., 1977], так и после обработки серебром [Mandahl, 1979; Nielsen et al., 1979]. Наилучшие результаты дает следующая последовательность обработок [Графодатский, 1981], позволяющая на одном препарате получить NOR-окраску, обыкновенную и G-окраску хромосом. Препараты сначала окрашиваются серебром по Лоу или другим методом, метафазные пластинки с окрашенными ядрышковыми организаторами фотографируются; затем серебро отмывают в растворе красной кровяной соли, споласкивают в воде, высушивают, переокрашивают азур-эозином для получения обыкновенной окраски, снова фотографируют те же метафазы. Краску отмывают в фиксаторе метанол–ледяная уксусная кислота (3:1), и препараты переокрашивают по методу Сибрайт, вновь фиксируя отмеченные метафазы на фотопленке. Таким образом удается точно локализовать районы ядрышковых организаторов в хромосомных наборах исследуемых видов и выявить их соответствие с зонами вторичных перетяжек или иными районами хромосом.

### 3. АНАЛИЗ ХРОМОСОМНЫХ ПРЕПАРАТОВ

Для визуального анализа хромосомных препаратов пригодны световые микроскопы любого типа с иммерсионными объективами  $\times 90$  или  $\times 100$ . Обычно предметное стекло просматривается полностью "челноком". Поиск метафазных пластинок ведут при малом увеличении микроскопа, порядка 100–120. Такого увеличения вполне достаточно не только для обнаружения метафазной пластинки, но и при некотором навыке исследователя для оценки ее качества. "Хорошей" считается метафазная пластинка, в которой хромосомы лежат отдельно друг от друга, однако если некоторые хромосомы лишь частично накладываются, то такая пластинка может быть использована. Совершенно обязательно, чтобы все хромосомы лежали в одной плоскости. Форма метафазной пластинки должна быть по периферии округлой или овальной, но в последнем случае ее большой диаметр должен составлять не более двух малых. Слишком сильный разброс хромосом обычно сопровождается потерей некоторых из них, и такие пластинки для анализа непригодны. Хромосомы не должны быть слишком спирализованы, иначе бывает невозможно правильно опреде-

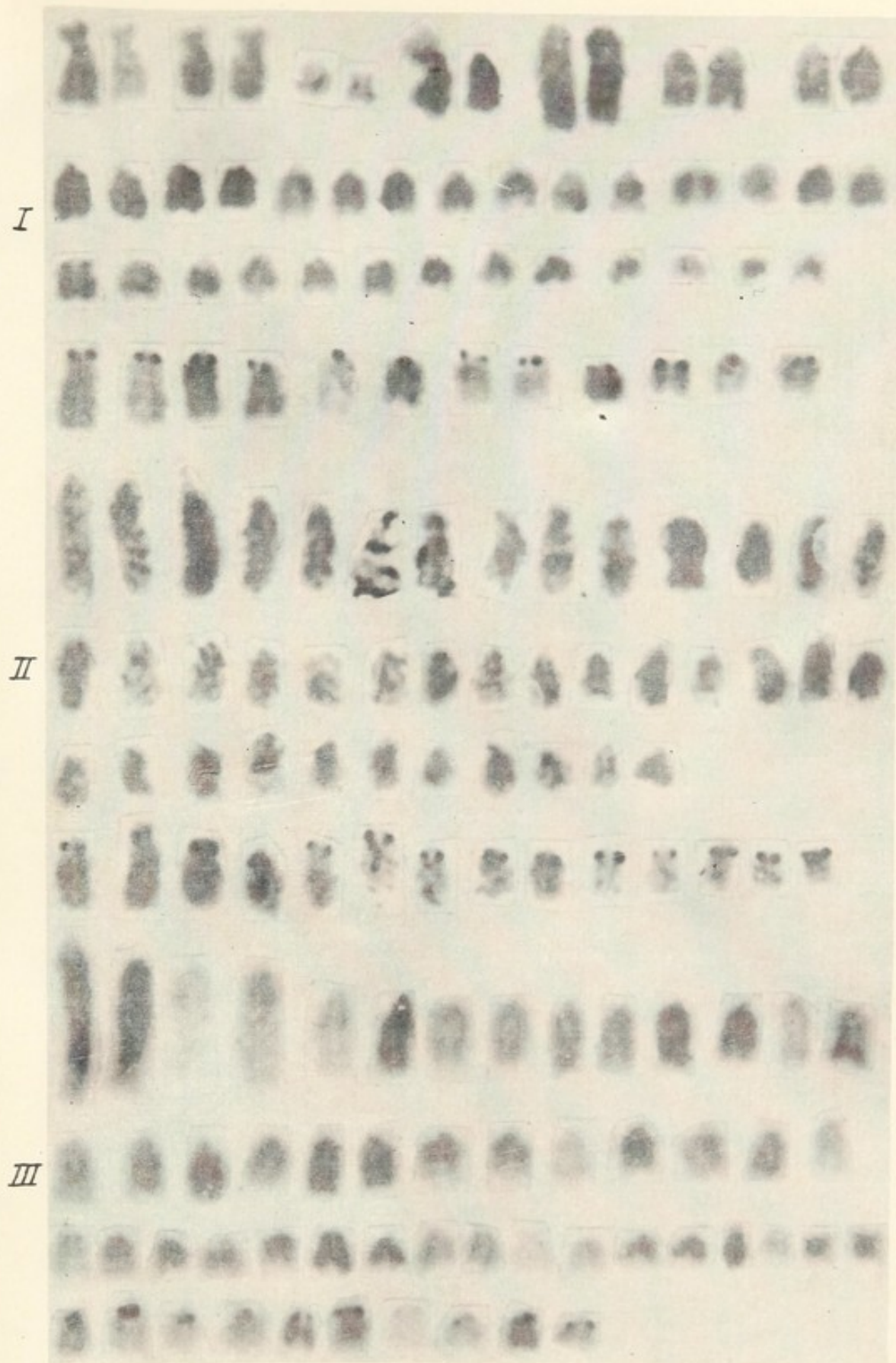
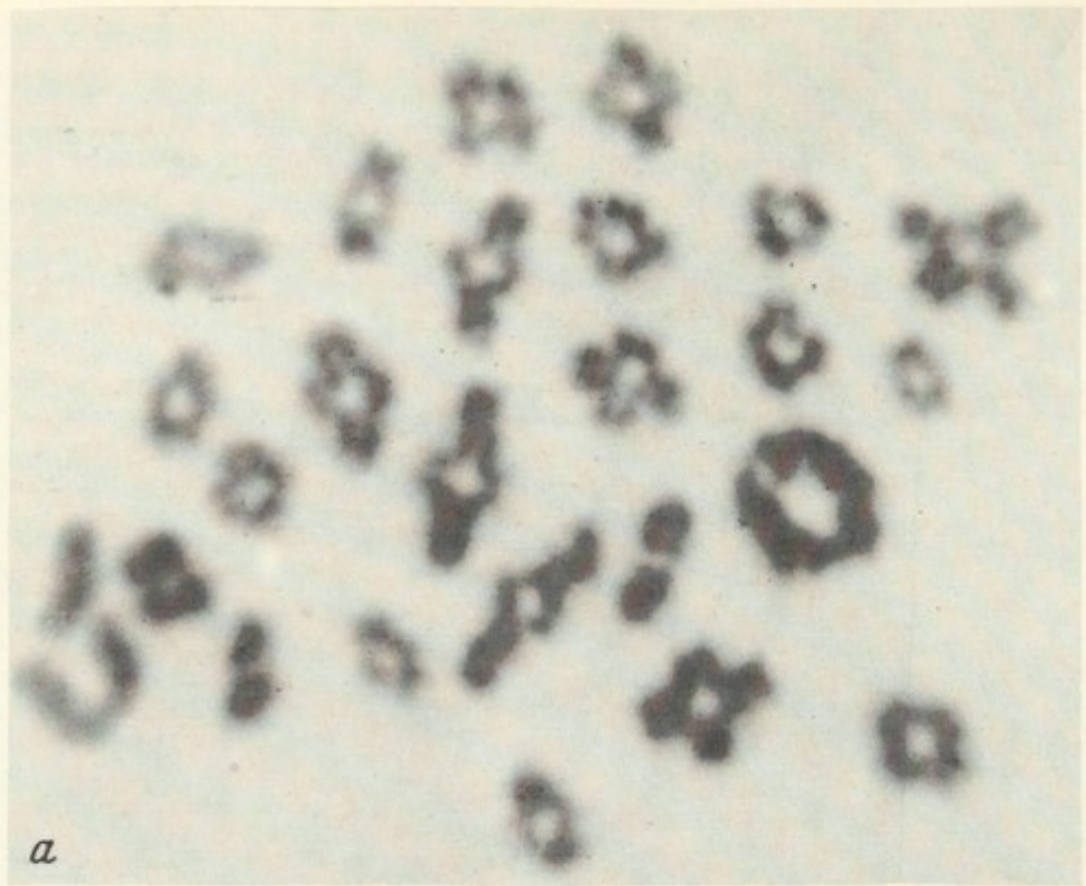
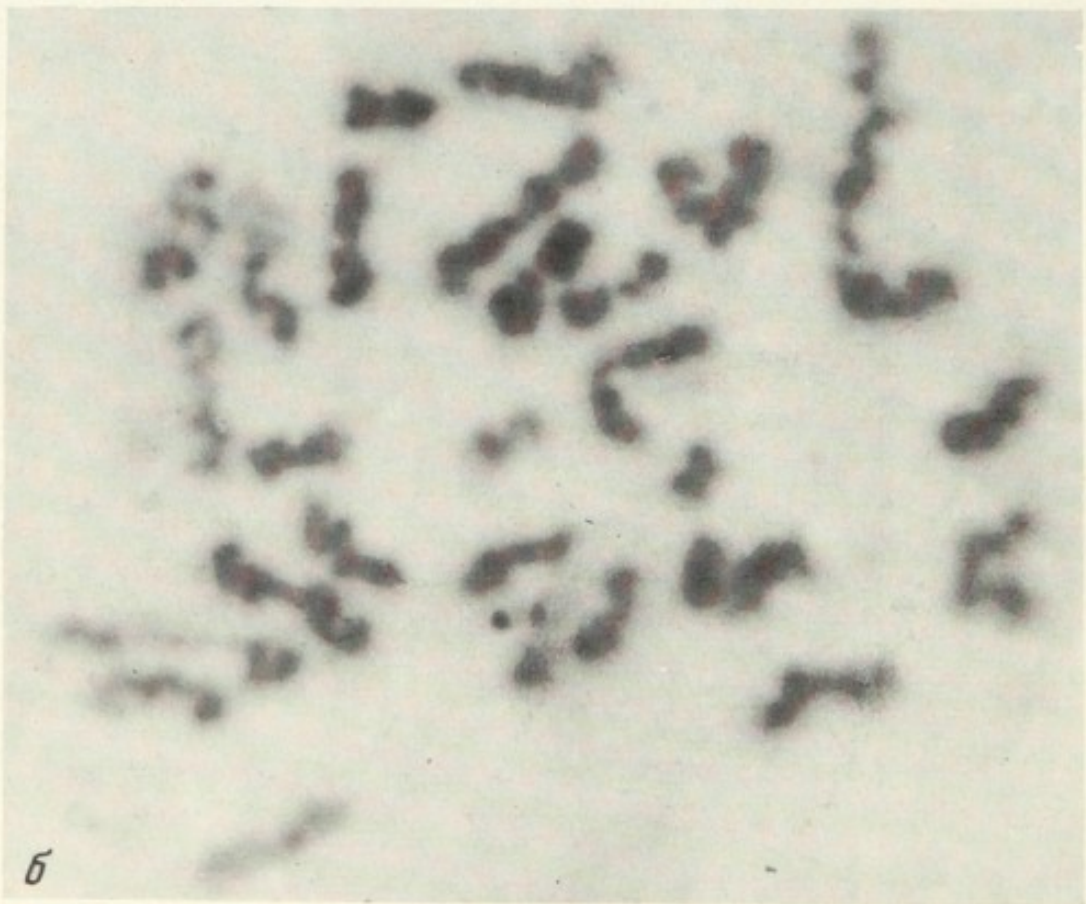


Рис. 4. Локализация ядрышковых организаторов в хромосомах полевок (окраска серебром)

I — памирская полевка *Phajomys juldaschii* Sev.; II — арчовая полевка *Phajomys carruthersi* Thos.; III — обыкновенная полевка *Microtus subarvalis* Mejer e.a.



*a*



*б*

Рис. 5. Мейотические хромосомы памирской полевки в диакинезе (*a*) и метафазе II (*б*)



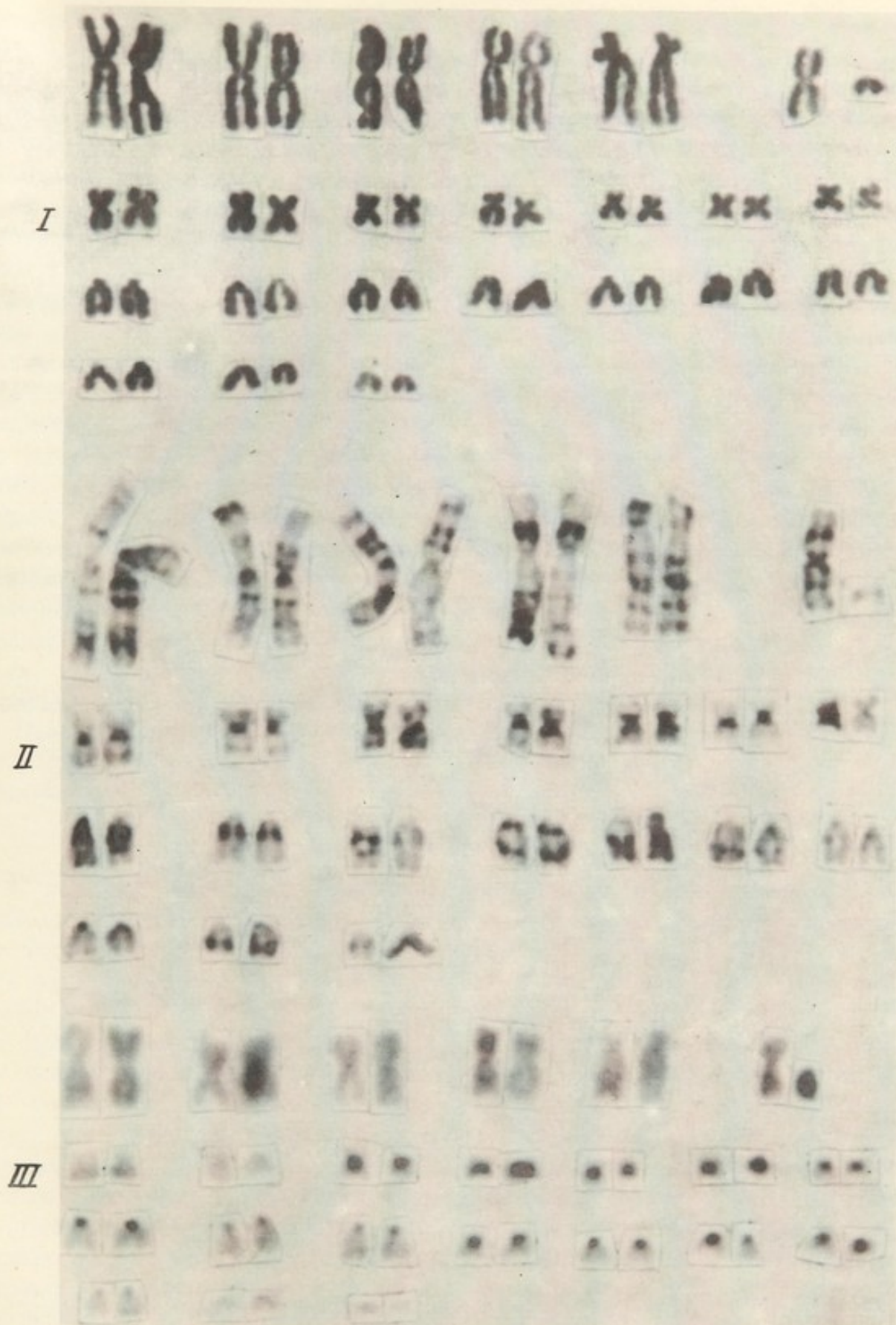


Рис. 6. Дифференциальная окраска метафазных хромосом *Microtus arvalis* Pall.

I — тотальная окраска; II — G-окраска по Раджабли, Крюковой; III — C-окраска по Самнеру

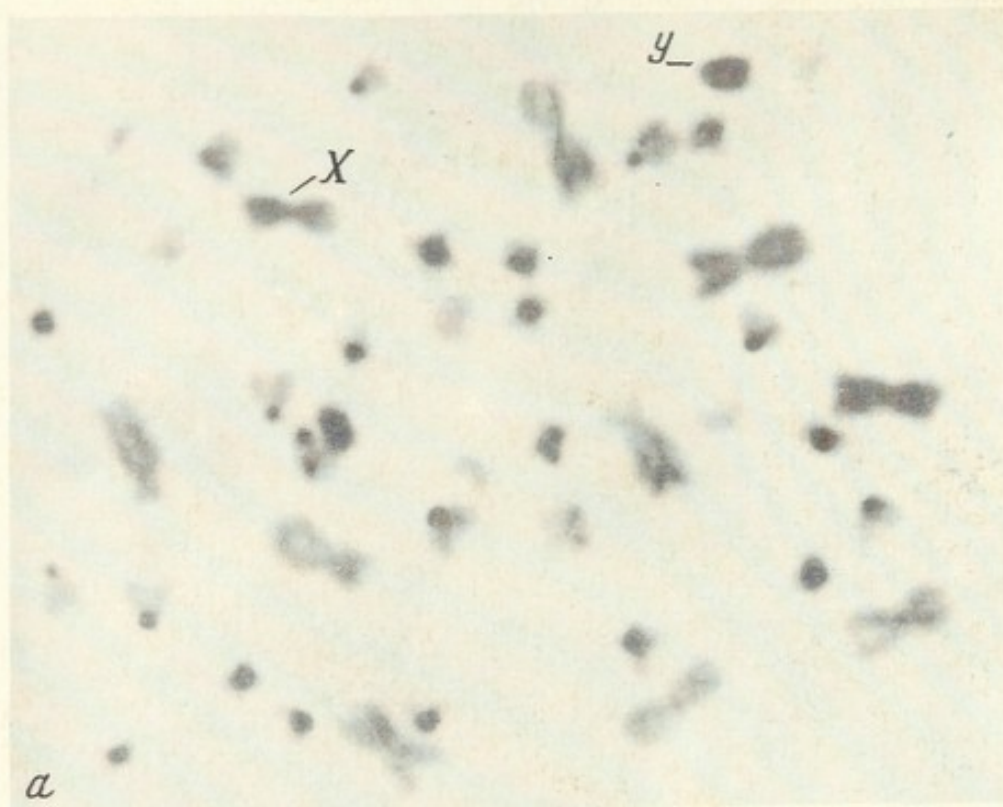


Рис. 12. С-гетерохроматин в аутозомах и половых хромосомах двух видов полевок  
а — ♂ *M. arvalis*; б — ♂ *M. subarvalis*

лить форму мелких хромосом. Но и на слишком вытянутых и изогнутых хромосомах определения их морфологических характеристик не производится. Анализ дифференциальной окраски лучше всего проводить на таких хромосомах, которые выглядят достаточно длинными и хроматиды которых лежат тесно и параллельно друг другу. Такое качество чаще достигается при использовании гипотонии хлористым калием.

На одном препарате в зависимости от интенсивности митотической активности ткани изучаемого животного можно встретить от единиц до десятков метафазных пластинок. Чтобы составить представление о кариотипе исследуемого вида, необходимо просмотреть достаточно большое число метафазных пластинок, порядка 20–50, а иногда и больше. В том случае, когда анализируется небольшое число метафазных пластинок, появляется опасность неточного определения модального числа, поскольку некоторые хромосомы могут "отлететь" в сторону и исчезнуть из поля зрения, что приведет к заниженному результату. Точно так же могут возникнуть метафазные пластинки с "избыточным" числом хромосом. Нерасхождение хромосом в митозе может повлечь за собой появление пластинок с большим или меньшим числом хромосом по сравнению с диплоидным. Чтобы точно установить диплоидное число у исследуемого объекта, подсчитывают число бивалентов на мейотических препаратах. Эта процедура оказывается особенно желательной в тех случаях, когда диплоидный набор включает несколько десятков пар хромосом, а также при наличии в наборе добавочных хромосом.

Лучшие метафазные пластинки с модальным числом хромосом фотографируют. Наиболее употребительна пленка типа "Микрат-200" или "Микрат-300".

### Кариотипирование

С негатива метафазной пластинки делают фотоотпечатки и вырезают хромосомы из микрофотографии. Если все хромосомы лежат отдельно, то достаточно с одного негатива сделать две фотографии: одна пойдет для вырезания отдельных хромосом, а другая останется неразрезанной, чтобы иметь общий вид метафазной пластинки. Если хромосомы налегают друг на друга, то приходится делать большее число отпечатков или же печатать отдельные фрагменты тех участков метафазной пластинки, где встречаются наложения. Гомологи отдельных пар из тотально окрашенных метафаз подбираются по принципу подобия с учетом индивидуальных морфологических особенностей, а именно: размера, положения центромеры, наличия спутников, вторичных перетяжек, расположения и количества полос — на дифференциально окрашенных метафазах. Правильно идентифицировать половые хромосомы удается только на метафазных пластинках самцов, и то не во всех случаях. Нередко для этого необходимо изучение дифференциально окрашенных хромосом как G-, так и C-методом.

Разложенные по парам и сгруппированные по тем или иным морфологическим признакам хромосомы наклеивают на лист ватмана резиновым или поливинилацетатным клеем. Если гетерохромосомы легко идентифицируются, то их, как правило, помещают чуть в стороне от аутосомных пар. Чтобы иметь дубликат кариотипа, оригинал следует переснять.

## Кариограммный анализ

До недавнего времени для определения хромосомных характеристик и более точной идентификации гомологичных хромосом прибегали к кариограммному, или морфометрическому, анализу. С появлением дифференциальной окраски он утратил свое прежнее значение, однако может быть использован в ряде случаев в качестве вспомогательного средства. Так, промеры необходимы для оценки полиморфных вариантов С-окрашенных хромосом человека и в других аналогичных случаях. Для морфометрического анализа подбирают несколько метафазных пластинок, происходящих от одной или разных особей изучаемого вида, в зависимости от целей исследования.

Измерения хромосом проводят на 10 или более метафазных пластинках сходной степени спирализации. Отбор пластинок проводится визуально либо с учетом более строгих критериев однородности спирализации. Например, специальными исследованиями было показано, что длина одной или нескольких пар гомологичных хромосом является достаточно репрезентативной для характеристики степени спирализации всего набора и поэтому может быть использована в качестве достоверного критерия отбора кариотипов для создания однородной выборки [Павулсоне, Иорданский, 1971]. Унифицированная система измерений хромосом отсутствует, поэтому они измеряются разными способами. Существует способ измерения длины плеч хромосом под микроскопом с помощью окуляр-микрометра как в относительных единицах, так и в микронах. Более распространен метод измерений по предварительно сделанным рисункам хромосом или по микрофотографиям. Как правило, отдельные детали на негативе бывают видны более четко, чем на соответствующих фотоотпечатках, поэтому нередко производят промеры на рисунках хромосом, сделанных при проецировании негатива метафазной пластинки через фотоувеличитель на бумагу, либо прямо на проекции, без зарисовывания хромосом. Для промеров пользуются кронциркулем.

Независимо от способа измерений определяют требуемые характеристики хромосом. Как правило, этими характеристиками являются относительная длина  $L$  — отношение длины хромосомы к общей длине гаплоидного набора, включая X-хромосому, выраженное в промиле; центромерный индекс  $I^c$  — отношение короткого плеча к длине всей хромосомы в процентах. Все метафазные пластинки, использованные для кариограммного анализа, должны быть кариотипированы, и пары хромосом представлены на кариотипах в одинаковой последовательности. Если в кариотипе имеется несколько пар морфологически неотличимых хромосом, то их следует поставить группой, не разбивая на пары. По абсолютным значениям индексов  $L$  и  $I^c$  для наглядности могут быть построены поликариограммы. Если исследователь намерен провести сравнительный анализ кариотипов двух близких видов или кариологически отличающихся популяций, то в таком случае можно воспользоваться методом наложения поликариограмм. Этот метод позволяет выявить гомологичные пары хромосом и опять-таки компетентен лишь в том случае, если сравниваются выборки, степень спирализации хромосом в которых варьирует в достаточно узком диапазоне.

На основании средних значений индексов составляется идиограмма хромосомного набора, схематично изображающая гаплоидный кариотип исследуемого вида. После измерений хромосом проводится статистическая обработка материалов, определяются средние значения параметров ( $M$ ) и ошибка средней ( $m$ ). Если необходимо определить достоверность полученных различий, то она находится по стандартным значениям критерия Стьюдента [Плохинский, 1970]. Цифровые данные могут быть вынесены в таблицы.

### Анализ мейотических хромосом

Анализ мейотических хромосомных препаратов намного сложнее, чем митотических. Мы рекомендуем обратиться к специальным работам и ограничимся лишь некоторыми замечаниями.

При описании мейотических хромосом обращают внимание на форму бивалентов, подсчитывают число хиазм в каждом биваленте и среднее число хиазм на клетку, описывают способ конъюгации X- и Y-хромосом в половом биваленте (с образованием или без образования хиазм между ними) или форму полового тривалента в случае множественных половых хромосом. Клетки на стадии диакинеза фотографируются, и составляются кариограммы в стадии диакинеза, причем часто каждый бивалент дополнительно схематически зарисовывается.

Структурные изменения в хромосомном наборе (например, транслокации), не выявляемые при анализе тотально окрашенных митотических хромосом в соматических клетках, ведут к нарушению конъюгации хромосом в мейозе и к образованию три-, тетра- или унивалентов. Особенно важен анализ мейоза гибридных особей, позволяющий в некоторых случаях выявить причину стерильности или пониженной плодовитости гибридов, обнаружить или подтвердить наличие у них хромосомных перестроек. Значительные усовершенствования в анализ мейоза вносят новые методы окраски хромосом [Elder, Pathak, 1980].

## ГЛАВА IV

### ХРОМОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ КАРИОТИПА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

#### 1. ХРОМОСОМНЫЕ МУТАЦИИ

Процессы митоза, мейоза и оплодотворения обеспечивают замечательное постоянство хромосомного набора в поколениях диплоидных организмов. И лишь нарушения этих процессов, в особенности нарушения перемещения хромосом, и разрывы хромосом способны изменить кариотип. Обычно различают три типа хромосомных мутаций: 1) точковые, или генные, мутации на молекулярном уровне; 2) изменения числа хромосом, вызванные нарушениями их перемещения при делении клеток, и 3) структурные перестройки хромосом, обусловленные их разрывами. Генные мутации обнаруживаются лишь в том случае, если они изменяют фено-

тип организма или при генетическом тестировании, остальные хромосомные мутации доступны микроскопическому исследованию.

Последствия хромосомной мутации зависят не только от ее типа, но и от того момента в жизненном цикле животного, когда она появляется. Если мутация возникает в мейозе при образовании гамет, во время оплодотворения или до первого деления дробления зиготы, то все клетки развивающегося организма будут ее носителями. Если мутация возникает на каких-то последующих делениях зиготы, то лишь часть клеток организма окажется мутантной. Такой организм называют хромосомным мозаиком. Чем раньше появляется мутация, тем больше клеток она захватит и тем сильнее окажется ее воздействие.

Второй из названных типов хромосомных мутаций обусловлен нарушениями движения и распределения хромосом в клеточных делениях. Это явление в широком смысле называют нерасхождением целых гаплоидных наборов хромосом (полиплоидия) или отдельных пар гомологичных хромосом (анэуплоидия). Следует иметь в виду, что изменение числа хромосом может быть также и следствием структурных перестроек (см. далее).

### Полиплоидия

Кратное гаплоидному изменение числа хромосом ( $3n$  — триплоидия,  $4n$  — тетраплоидия и т.д.) часто встречается среди растений, но довольно редко в группах бисексуальных животных. Эта хромосомная мутация, несомненно, играла заметную роль в эволюции низших позвоночных [Оно, 1973]. Неоднократно высказывались предположения о возможной роли полиплоидии в эволюции некоторых групп млекопитающих. Именно поэтому имеет смысл подчеркнуть, что млекопитающие — единственный класс позвоночных, в котором неизвестны жизнеспособные постнатальные полиплоиды. Около 30 лет назад был разработан метод подсчета хромосом в бластоцистах мыши, и при этом обнаружилось, что полиплоидные эмбрионы довольно обычны в некоторых линиях мышей [Fischberg, Beatty, 1951]. Появление триплоидных и тетраплоидных эмбрионов объясняют диплоидностью одной из гамет, слиянием второго полярного тельца или второй яйцеклетки с оплодотворенной яйцеклеткой, полиспермией и иными нарушениями оплодотворения, подавлением первого деления дробления зиготы или другими причинами [Beatty, 1957; Austin, 1960; Russel, 1962; Mc-Feely, 1969].

Триплоидные эмбрионы встречаются у млекопитающих чаще тетраплоидных и дольше сохраняют жизнеспособность. Триплоидные эмбрионы мышей и крыс развиваются до середины беременности, тетраплоидные доживают лишь до стадии раннего бластоциста [Beatty, 1957]. Случаи триплоидии и тетраплоидии на ранних стадиях развития известны у кроликов, свиней, крупного рогатого скота [см. обзор: Дыбан, Баранов, 1978]. У людей триплоиды составляют значительную часть всех спонтанно абортированных плодов с хромосомными нарушениями [Бочков, Стонова, 1969; Hamerton, 1971] и отмечались тетраплоиды [Hamerton, 1971]. Очень редкий тип мутаций представляет гаплоидия. Эксперимен-

тально полученные гаплоиды у лабораторных мышей погибают до имплантации [Дыбан, Баранов, 1978]. Жизнеспособными у млекопитающих могут быть только дипло-триплоидные мозаики, но они бесплодны. Такие мозаики известны у кроликов [Melander, 1959] и людей [Böök, Santesson, 1960; Ferrier et al., 1964]. Эта мутация нередко встречается у некоторых пород домашних кошек [Chu et al., 1964; Centerwall, Benirschke, 1975]. Известна дипло-триплоидная и притом гермафродитная норка [Nes, 1966].

### Анеуплодия

Гомологичные хромосомы в первом делении мейоза или сестринские хроматиды в анафазе митоза могут не разойтись к противоположным полюсам, а отойти к одному полюсу. Тогда одна дочерняя клетка получит лишнюю хромосому, а другая потеряет одну хромосому. Если нерасхождение произойдет в мейозе и образовавшаяся анеуплоидная гамета в процессе оплодотворения соединится с нормальной гаметой, то все клетки развивающегося эмбриона будут анеуплоидными. Особей с лишней хромосомой ( $2n + 1$ ), т. е. с тремя гомологичными хромосомами в наборе, называют трисомиками, особей с недостающей хромосомой ( $2n - 1$ ) — моносомиками. Митотическое нерасхождение в первом и последующем делениях зиготы приведет к тому, что эмбрион окажется мозаичным, состоящим из двух линий клеток — моносомиков и трисомиков или даже из трех — нормальных, моносомиков и трисомиков. Трисомию называют первичной, когда лишняя хромосома полностью гомологична хромосомам какой-либо пары набора. В потомстве гетерозигот по транслокации могут появиться трисомики, у которых лишняя хромосома возникла путем транслокации и состоит из частей двух негомологичных хромосом. Такие трисомики называют третичными.

**Анеуплодия по аутосомам.** Жизнеспособных моносомиков по аутосомам у млекопитающих вообще неизвестно. Нехватка одной из аутосом настолько сильно нарушает развитие, что приводит к гибели гамет или эмбриональной смертности. Однако не исключено, что некоторые случаи варьирования так называемых добавочных хромосом (см. ниже) можно рассматривать как моносомию.

Добавление одной из аутосом также чаще летально для организма. Тем не менее трисомики по самым мелким аутосомам набора изредка встречаются и среди живорожденных млекопитающих. У людей все случаи трисомии по аутосомам сопровождаются эмбриональной смертностью или сильными врожденными уродствами. Среди живых лиц трисомия известна также в основном по мелким аутосомам: 21-й (синдром Дауна), 22-й, 18-й (синдром Патау), 13-й (синдром Эдвардса), а также 8-й и 9-й [Hsu, Hirschhorn, 1977]. На основании изучения дифференциально окрашенных хромосом описан целый ряд случаев частичных трисомий, т. е. трисомий по плечам (1q, 3p, 4p и 4q и т. д.), являющихся следствием нарушенного гаметогонеза у родителей, несущих реципрокную транслокацию. Такие трисомики также отличаются крупными врожденными аномалиями, которые, однако, могут быть связаны не только с трисомией как таковой, но и с сопутствующей моносомией по другим аутосомам, как вытекает из схемы транслокации.

Аутосомная трисомия у домовых мышей была обнаружена в потомстве самца, подвергнутого воздействию химического мутагена [Cattanach, 1964]. Фенотипически совершенно нормальный мутант имел 41 хромосому ( $2n + 1$ ) и был обнаружен только вследствие полного бесплодия. В нормального размера семенниках мутанта сперматогенез прекращался после первого мейотического деления. Позднее сообщалось еще о нескольких случаях аутосомной трисомии у домовых (лабораторных) мышей. Эти животные были фенотипически нормальным потомством облученных самцов и исследовались цитогенетически из-за полного или частичного бесплодия [Cattanach, 1964; Griffen, Bunker, 1964; Griffen, 1967]. Однако не исключено, что авторы имели дело с трисомиками по половым хромосомам, а не аутосомам, и именно поэтому описанные ими трисомики имели нормальный фенотип [Lyon, Meredith, 1966; Ford, 1970]. Есть также основания считать, что у таких особей в избытке находилась не целая аутосома, а лишь ее фрагмент [Дыбан, Баранов, 1978].

Несомненные аутосомные трисомики были найдены в потомстве домовых мышей, гетерозиготных по одной из двух реципрокных транслокаций [Lyon, Meredith, 1966]. В линии с транслокацией T158/H у трисомиков лишней была мелкая транслокационная хромосома (случай третичной трисомии). Эти трисомики отличались ненормальным фенотипом, "дефектами позы", а также редуцированными семенниками у самцов и малыми размерами выводка у самок. Трисомики в линии с транслокацией T194/H имели лишнюю очень маленькую транслокационную хромосому (в  $1/4$  длины самой мелкой аутосомы). У самцов были уменьшены размеры семенников, у самок размеры выводка. Описан также спонтанный мозаичный трисомик по очень мелкой транслокационной хромосоме T<sub>6</sub> (в  $1/2$  длины самой мелкой аутосомы) [Mendes et al., 1971]. Трисомия по аутосомам 9-й пары отмечена у новорожденной лабораторной крысы [Tamboise, Tamboise, 1966].

В раннем эмбриогенезе мышей изучено влияние аутосомных трисомий и показано, что они не сказываются на предимплантационном развитии зародышей. На постимплантационных сроках трисомия разных аутосом неодинаковым образом сказывается на развитии, причем нарушения не зависят от размера избыточной аутосомы [Дыбан, Баранов, 1978]. В постнатальном периоде большинства млекопитающих, за исключением человека, аутосомные трисомии встречаются редко. В литературе имеются сообщения о трисомии у молодой особи водяной крысы *Arvicola terrestris* [Fredga, 1968], все клетки которой содержали 37 хромосом, т. е.  $2n + 1$ . Лишней является мелкая акроцентрическая хромосома, гомологичная паре самых мелких аутосом. У трисомика отмечены небольшая зубная аномалия и укороченный хвост. Сообщалось об одном случае трисомии у детеныша шимпанзе, сопровождавшемся отклонениями, сходными с синдромом Дауна [McClure et al., 1969]. Переисследование этого случая с помощью методов дифференциальной окраски хромосом показало, что лишней в кариотипе животного являлась маленькая акцентрическая хромосома, сходная с 21-й хромосомой человека [Benirschke et al., 1974].

Описан случай аутосомной анеуплоидии у двух собак с врожденным пороком сердца [Shive et al., 1965].

**Анеуплоидия по половым хромосомам.**

**Анеуплоидия по половым хро-**



мосомам встречается, несомненно, чаще, чем по аутоосомам, а ее вредное воздействие на развитие относительно слабее.

*Моносомия по половым хромосомам.* У людей моносомия по X-хромосоме (X0) сопровождается, за единичными исключениями, отсутствием гонад, вторичных половых признаков и многими пороками развития. Этот случай хорошо известен как синдром Шерешевского—Тернера. Хорошо известна также повышенная частота абортосомиков по X-хромосоме, так что выживает только один такой эмбрион из 40 [Carr, 1969].

Напротив, моносомии по X-хромосоме среди домашних мышей (39, X0) оказываются фенотипически нормальными и плодовитыми самками, лишь с несколько пониженной жизнеспособностью [Russel, Bangham, 1959; McLaren, 1960; Cattanach, 1961; Kindred, 1961]. В эмбриональном периоде их смертность значительна, хотя и меньше, чем у человека. Теоретически в потомстве самок (X0), спаренных с нормальными самцами, половина самок должна быть нормальной (XX) и половина моносомиями (X0). Однако фактическое соотношение в потомстве (X0) самок домашних мышей значительно изменено в пользу нормальных самок. Следовательно, эмбриональная смертность моносомиков близка к 60%. Особенно много зигот с кариотипом 39, X0 гибнет перед имплантацией [Morris, 1968]. У домашних мышей известны и мозаики 40, XX/39, (X0) [Cattanach, Polard, 1969; Evans et al., 1969; Lyon, 1969].

Предполагаемая моносомия по X-хромосоме описана у черных крыс из Малайи. Все три моносомика были фенотипически нормальными самками [Yong, 1971]. Нормальной была и самка X0, обнаруженная при изучении 10 черных крыс из колонии Дэвиса [Yosida et al., 1973]. Кариотип X0 описан у котенка с нормальным развитием половой системы [Norby et al., 1974] и у макаки резус с аномалией яичника [Weiss et al., 1973].

*Трисомия и полисомия по половым хромосомам.* У людей добавочные X-, Y-хромосомы (XXY, XXXY, XXXXY) приводят к так называемой мужской интерсексуальности (синдром Кляйнфельтера). Для больных характерно бесплодие, атрофия гонад и умственная отсталость. Домовые мыши с половыми хромосомами XXY оказались фенотипически нормальными и регулярно спаривавшимися самцами, которые, однако, были бесплодны из-за нарушений сперматогенеза [McLaren, 1960; Russel, Chu, 1961]. Кариотип XXY описан у домашних котов и собак, у которых также нарушен сперматогенез [Clough et al., 1970; Pyle et al., 1971; Centerwall, Benirschke, 1973].

Полисомия по X-хромосоме как в мужском, так и в женском кариотипе связана, как правило, с сильной умственной отсталостью и определенными физическими отклонениями (кариотипы XXXXY, XXXX, XXXXX), кроме случая трисомии по X-хромосоме, когда женщины физически и психически нормальны [см. обзор: Hsu, Hirschhorn, 1977]. Кариотип XYU описан у мужчин, характеризующихся высоким ростом и особенностями поведения, которые некоторые авторы склонны трактовать как тенденцию к антисоциальному поведению [Hook, 1973]. Кариотип XYU обнаружен также у лабораторных мышей, кариотип XXX у коров, сообщалось о кариотипе XXXY у мыши [Дыбан, Баранов, 1978].

## 2. ПЕРЕСТРОЙКИ ХРОМОСОМ В КУЛЬТУРЕ

Важную информацию о перестройках хромосом дает цитогенетическое изучение культивируемых клеток. В длительно перевиваемых культурах тканей и клеточных линиях можно наблюдать разнообразные типы перестроек хромосом, которые являются следствием определенной эволюции хромосомных наборов в условиях культуры. В культурах разных видов и различных клеточных линиях эти перестройки неодинаковы, что позволяет некоторым исследователям видеть в них проявление различных эволюционных тенденций кариотипов [Koulisher, 1971]. Наиболее обычны в культуре слияния хромосом или их фрагментов с образованием подчас совершенно "новых" элементов, не свойственных исходному хромосомному набору. Широко распространены также изменения, связанные с гетерохроматином [Резник и др., 1980]. Идентификация подобных перестроек стала возможной только с применением методов дифференциальной окраски хромосом.

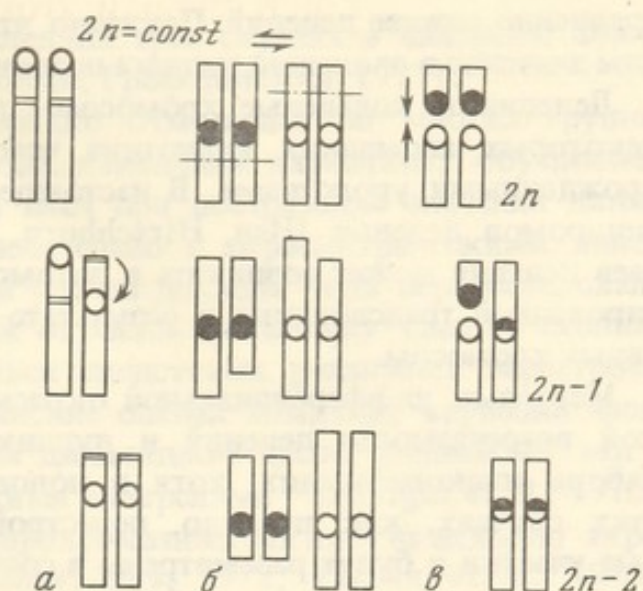
## 3. СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХРОМОСОМ

Эволюционные изменения кариотипа млекопитающих чаще всего связаны со структурными перестройками хромосом. Изменения структуры и морфологии хромосом объясняют поперечными разрывами хромосом или хроматид и последующим соединением разорванных сегментов в иной, чем первоначально, последовательности. В результате изменяется взаимное положение генов, часто меняется и морфология хромосом, т. е. их относительные размеры или положение центромеры, или даже число хромосом. Молекулярные механизмы перестроек пока не выяснены. В частности, неизвестно, обе ли нити ДНК претерпевают разрывы или достаточно повреждения в одной из комплементарных цепочек ДНК [Dutrillaux, 1977]. Возможно, определенную роль в структурных изменениях хромосом играет негомологичный кроссинговер, обусловленный ассоциацией гетерохроматических сегментов из разных участков хромосомы [Сафронова, Демин, 1978]. Модели хромосомных перестроек, основанные на участии кроссинговера, вызывают в настоящее время большой интерес [Kurnit, 1979]. Структурно-функциональная дифференциация вдоль хромосомы, несомненно, сказывается на предпочтительной локализации точек разрыва в одних участках хромосомы и отсутствии или меньшей их встречаемости — в других. Неслучайный характер распределения точек разрыва при различных перестройках демонстрируется на хромосомах человека, изученных с помощью дифференциальной окраски [Hsu, Hirschhorn, 1977]. Наиболее часты разрывы в гетерохроматических околоцентромерных районах и районах вторичных перетяжек. Кроме этого, неслучайное расположение хромосом в ядре и ассоциации некоторых хромосом способны повысить вероятность соединений после разрывов в определенных участках хромосом. Например, ассоциации коротких плеч акроцентрических хромосом человека могут способствовать центральному соединению этих хромосом [Прокофьева-Бельговская, 1966].

В классической цитогенетике известны следующие типы структурных перестроек хромосом: делеции, дупликации, инверсии и транслокации (рис. 7). Все они в той или иной степени участвуют в эволюционных пре-

Рис. 7. Изменение морфологии хромосом в результате структурных перестроек

*а* — перичентрическая инверсия;  
*б* — реципрокная транслокация; *в* —  
 робертсоновское слияние. Сверху вниз:  
 исходная гомозигота — гетерозигота —  
 гомозигота по перестройке



образованиях кариотипа млекопитающих [Орлов, 1974], однако наиболее характерными считались транслокации робертсоновского типа, известные также под названием центрических слияний.

За последние годы с помощью методов дифференциальной окраски удалось многое уточнить в отношении особенностей структурных перестроек хромосом и их распространения у млекопитающих. До этого рассуждения об эволюционных изменениях кариотипа у млекопитающих основывались прежде всего на изменении формы и/или числа хромосом, чего, как оказалось, недостаточно для правильного понимания наблюдаемых явлений. В настоящее время большое внимание стали уделять изучению вариаций в числе, размерах и локализации гетерохроматиновых блоков. Изменения, обусловленные гетерохроматином, составили особый класс структурных перестроек хромосом млекопитающих. Новое освещение получил вопрос о слияниях хромосом. Ниже мы приводим данные о классических перестройках, подтвержденные методами дифференциальной окраски. Другие типы структурных перестроек рассмотрены в следующих разделах главы.

**Делеции и дупликации.** Делецией называют утрату хромосомой какого-либо сегмента. Делеция может возникнуть в результате двух разрывов и одного соединения, когда утрачивается участок хромосомы, лежащий между разрывами. Это так называемая интерстициальная делеция. Кроме того, существуют концевые делеции, когда в результате одного разрыва хромосома теряет концевой фрагмент с теломерой. Предполагается, что такая делеция ведет в дальнейшем к элиминации aberrантной хромосомы в ходе митотических делений. Две концевые делеции в одной хромосоме могут привести к образованию кольцевой хромосомы.

**Дупликация** — это удвоение какого-либо участка хромосомы. Генные дупликации возникают после неравного кроссинговера между двумя хроматидами одной хромосомы или между двумя гомологичными хромосомами во время мейоза. Такие дупликации удается выявить лишь генетическими методами. Может произойти также дупликация целого участка хромосомы после разрыва хромосомы и воссоединения ее с концами сегмента, реплицированного в G-периоде. Увеличение числа копий повторяющихся последовательностей ДНК также может привести к появлению цитологически регистрируемых дупликаций. При конкретных сравнениях кариотипов не всегда удается решить, в каком направлении произошла перестройка — в направлении делеции или, напротив, дупликации. Однако полагают, что роль дупликаций в эволюции млекопитающих не-

сравненно важнее делеций. Показано, что дубликации имели особенно большое значение в эволюции низших позвоночных [Оно, 1973].

Делеции и кольцевые хромосомы достоверно идентифицированы при некоторых аномалиях кариотипа человека, связанных с характерными врожденными уродствами. В настоящее время известно не менее восьми синдромов делеции [Hsu, Hirschhorn, 1977]. Показано, что в ряде случаев делеция может возникать в потомстве носителей реципрокной сбалансированной транслокации в результате мейотической сегрегации перестроенных хромосом.

Методами дифференциальной окраски хромосом не обнаружено широкой встречаемости делеций и дубликаций в хромосомах аутосомного набора млекопитающих, хотя в половых хромосомах они не редки. В этих случаях, как правило, перестройки затрагивают гетерохроматиновые участки и будут рассмотрены в соответствующем разделе. Лишь у приматов показаны делеции и/или дубликации очень небольших участков эухроматинового материала [Lejeune et al., 1973]. По своему значению эти перестройки, если они затрагивают эухроматиновые участки, сопоставимы с такими нарушениями генного баланса, как полисомия или моносомия по отдельным аутосомам или их районам. По-видимому, этим и обусловлено их ограниченное распространение в эволюционных преобразованиях кариотипа млекопитающих.

**Инверсии.** Инверсиями называют поворот участка хромосомы на  $180^\circ$  (инвертированный участок). В этом участке последовательность генов становится обратной (рис. 7, а). Для инверсии необходимы два разрыва и два соединения концов разорванных участков хромосомы. Если инверсия происходит в одном плече хромосомы, то положение центромеры не меняется и инверсия называется парацентрической. Когда в инвертированный участок попадает центромера, положение последней может измениться. Такую инверсию называют перичентрической. Положение центромеры может измениться и в результате так называемого сдвига или внутрихромосомной транслокации, когда два сегмента хромосомы меняются своими местами. Сдвиг требует большего числа разрывов и соединений, чем инверсия. При использовании тотальной окраски хромосом точно идентифицировать инверсию удавалось лишь в мейозе гетерозигот. Парацентрическую инверсию вообще невозможно было обнаружить, а о перичентрической судили лишь предположительно по изменению положения центромеры.

Неудивительно поэтому, что сведения о парацентрических инверсиях у млекопитающих были крайне скудными. Только у лабораторных мышей описывались межлинейные различия по парацентрическим инверсиям, определяемым цитологически и генетически [Roderick, Hawes, 1970; Roderick, 1971]. Позднее эти данные были подтверждены анализом дифференциально окрашенных хромосом [Davisson, Roderick, 1973].

Применение G-окраски позволило идентифицировать небольшую парацентрическую инверсию в кариотипах двух видов гиббонов — *Hylobates lar* и *H. concolor* [Dutrillaux et al., 1975]. Описаны примеры межвидовых кариотипических различий по парацентрической инверсии у лисицы *Vulpes fulvus*, и песца *Alopex lagopus*, двух видов хомячков — *Crictulus longicaudatus* и *Cr. (Tscherskia) triton*, у полевок группы *Microtus*

arvalis. Примечательно, что в последних трех случаях в инверсию вовлекается все плечо хромосомы [Раджабли, Графодатский, 1977].

Перицентрические инверсии нередко отмечались во многих группах млекопитающих. В некоторых родах изменения кариотипа, обусловленные изменением основного числа плеч при постоянном значении диплоидного числа, связывались исключительно с перицентрическими инверсиями. В настоящее время все эти случаи должны быть переисследованы с применением дифференциальной окраски, поскольку внешне сходные изменения хромосом могут явиться следствием различных перестроек. Так, в роде *Peromyscus* (американские олени хомячки) вариации числа плеч от 52 до 92 при постоянном диплоидном числе, равном 48, могут быть вызваны как перицентрическими инверсиями [Arrighi et al., 1976], так и появлением добавочных гетерохроматиновых плеч на исходно акроцентрических хромосомах [Bradshaw, Hsu, 1972; Pathak et al., 1973].

Межвидовые различия по перицентрическим инверсиям установлены в разных группах приматов [Dutrillaux et al., 1973, 1975; Stock, Hsu, 1973], у крыс рода *Rattus* [Yosida, Sagai, 1972, 1973; Mori et al., 1973], у древесных крыс *Neotoma* (Cricetinae) [Mascarello, Warner, 1974], в роде *Cricetulus* и у некоторых хищных [Раджабли, Графодатский, 1977], у снеговых полевок *Microtus gud* и *M. nivalis* [Кулиев и др., 1978]. Гетероморфная по перицентрической инверсии пара хромосом описана в одной из популяций обыкновенной полевки *M. arivalis* [Раджабли, Графодатский, 1977].

**Реципрокные и нереципрокные транслокации.** Две хромосомы могут обмениваться какими-либо сегментами. Такую перестройку называют реципрокной транслокацией (рис. 7, б). Для ее осуществления необходимы два разрыва и два соединения концов хромосом. Если участки, которыми обменялись хромосомы (транслокационные сегменты), одинаковой длины, то перестройку удастся обнаружить лишь в мейозе гетерозигот. Напротив, при различной длине транслокационных сегментов перестройку можно заметить, исследуя обычно окрашенные митотические хромосомы.

Участок хромосомы может быть перенесен на другую хромосому. Это случай нереципрокной транслокации. Для ее осуществления необходимы три разрыва и три соединения хромосом.

Оба типа транслокаций сильно нарушают мейоз и, видимо, по этой причине встречаются реже инверсий и других типов транслокаций. Реципрокные и нереципрокные транслокации известны у лабораторных мышей [Bennet, 1965; Lyon, Meredith, 1966; Баранов, Дыбан, 1971]. В потомстве таких мутантов высока эмбриональная смертность из-за несбалансированности хромосомных наборов. У человека гетерозиготы по транслокациям часто abortируют в течение беременности [Hsu, Hirschhorn, 1977].

С помощью изучения дифференциальной окраски реципрокные транслокации, в том числе обмен сегментами равной длины, идентифицированы у человека [Hsu et al., 1975; Kim et al., 1975]. Реципрокные обмены плеч между двумя парами хромосом описаны у высших приматов [Dutrillaux et al., 1973, 1975] и у двух видов хомячков — *Phodopus sungorus* и *Ph. bobrovski* [Раджабли, Графодатский, 1977]. Различного рода транслокациями вызваны кариотипические отличия между домашней мышью (*Mus musculus*) и серой крысой (*Rattus norvegicus*) [Nesbitt, 1974].

**Транслокации типа центрического соединения.** В эволюции кариотипа млекопитающих особенно часто встречается хромосомная перестройка, которая внешне выглядит как соединение двух акроцентрических хромосом в одну субмета- или метацентрическую. Такая хромосомная мутация в гетерозиготном состоянии уменьшает диплоидное число на 1, а в гомозиготном — на 2, т. е. из двух пар акроцентрических хромосом образуется одна пара субмета- или метацентрических (см. рис. 7). Этот процесс принято называть **робертсоновским**, поскольку впервые он был описан Робертсоном [Robertson, 1916] при изучении прямокрылых.

Соединение двух акроцентриков в одну хромосому может происходить одним из трех путей [White, 1957]: а) в результате реципрокных транслокаций с последующей элиминацией одной из двух центромер с небольшим количеством околоцентромерного хроматина; б) вследствие разрыва в центромерах и слияния центромер; в) вследствие разрыва в коротких плечах акроцентриков и соединения обоих центромер. Таким образом,

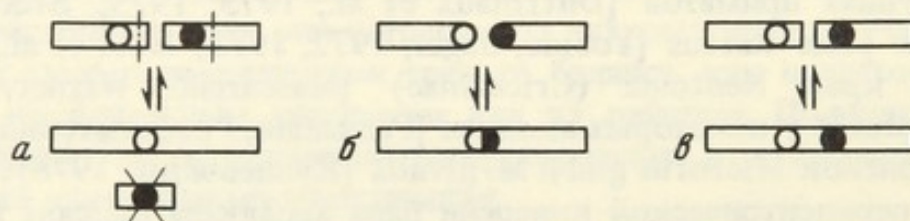


Рис. 8. Различные типы робертсоновских слияний (схема)

*а* — транслокационное соединение с утерей центрического фрагмента; *б* — слияние двух телоцентрических хромосом; *в* — слияние двух акроцентриков с сохранением генетического материала плеч и обоих исходных центромер

в перестройке участвуют длинные плечи исходных хромосом с одной из двух центромер, либо с частями обеих центромер, либо с обеими неповрежденными центромерами. Короткие плечи при этом теряются либо, если сохраняется центромера, также образуют хромосому, но очень мелкую, точечную (рис. 8).

Присутствие очень мелких хромосом в кариотипах некоторых млекопитающих — таких, как нятнистые сунсы (*Spilogale putorius*) [Hsu, Mead, 1969], мешетчатые мыши (*Perognathus bailei*) [Patton, 1972], представители родов *Myotys*, *Plecotus*, *Thomomys* и др. — обычно связывают с транслокациями типа центрических соединений.

Анализ дифференциально окрашенных хромосом как при межвидовых сравнениях [Раджабли, Графодатский, 1977], так и в случае индуцированных перестроек [Lau, Hsu, 1977; Hsu et al., 1978] позволяет допустить возможность транслокационного происхождения этих перестроек (с сохранением одной и элиминацией другой центромеры), так же как и слияния с сохранением обеих центромер. Последний случай, однако, относится к другой группе перестроек, которые мы рассмотрим ниже.

Современные данные подтверждают представление о том, что центрические соединения — одни из самых распространенных хромосомных мутаций млекопитающих. С этими перестройками связаны межвидовые различия в самых разных группах млекопитающих. Так, эволюция кариотипа у парнокопытных сопровождается почти исключительно центрическими слияниями [Benirschke et al., 1972; Gustavsson et al., 1973; Evans et

al., 1973; Nadler et al., 1973; Bruere et al., 1974; Korobitsyna et al., 1974; Schnedl, Czaker, 1974; Tikhonov, Troshina, 1975]. Кариотипы лошади Пржевальского и домашней лошади различаются одним центрическим слиянием [Short et al., 1974]. Примеры центрических слияний доказаны в семействах грызунов Muridae [Gropp et al., 1972; Yosida, Sagai, 1973; Caranna et al., 1975], Cricetidae [Pathak et al., 1973; Wahrman, Gourevitz, 1973], у полевок Microtinae и у куницеобразных Mustelidae [Раджабли, Графодатский, 1977]. Различными вариантами центрических слияний вызван хромосомный полиморфизм у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. [Halkka et al., 1974; Král, Radjabli, 1974; Fredga, Nawrin, 1977]. Значительная межпопуляционная и внутривидовая дифференциация кариотипов, обусловленная робертсоновскими перестройками, обнаружена у домашних мышей из южной Европы. В альпийских областях Швейцарии они имеют значения диплоидного числа, равные 40, 39, 38, 35, 33, 28 и 26 при постоянном  $NF = 40$  [Gropp et al., 1972], а в двух аппенинских популяциях обнаружены хромосомные числа 37, 32, 30, 27, 22 [Caranna et al., 1973, 1973a, 1976]. Робертсоновскими же перестройками объясняются вариации кариотипа у слепушонки *Ellobius talpinus* из Памиро-Алая, у которой обнаружены диплоидные числа от  $2n = 31$  до  $2n = 54$  при также постоянном числе плеч, равном 56 [Lyapunova et al., 1980].

Процесс, обратный вышеописанному, т. е. разделение метацентрической хромосомы на две акроцентрические, длительное время оставался предметом теоретических дискуссий. Между тем от его признания во многом зависит объяснение направления кариотипической эволюции популяций и видов млекопитающих [Todd, 1970]. Затруднения в этом вопросе обусловлены концепцией моноцентричности хромосомы (см. главу II). В самом деле образование двух хромосом из одной, при полном соответствии этой концепции, требует наличия донорской центромеры, которая включается в перестройку транслокационным путем (дислокационная гипотеза М.С. Навашина [1957]). В противном случае необходимо предположить возможность поперечного деления центромеры (centric fission) (рис. 8, а, б). Известно, что такое деление ведет к образованию двух изохромосом, а не стабильных телоцентрических хромосом. Каждая изохромосома образуется двумя идентичными хроматидами, соединенными в области центромеры. Эта перестройка сильно нарушает сбалансированность хромосомного набора. Однако в некоторых случаях центрическое разделение с образованием устойчивых телоцентриков возможно. Так, возникновение стабильных телоцентриков из метацентриков у млекопитающих было продемонстрировано на культуре клеток китайского хомячка *Cricetulus griseus* [Kato et al., 1973]. Случай центрического разделения хромосом седьмой пары описан у человека [Hansen, 1975], центрическое разделение предполагалось у одного вида обезьян [Egozcue, 1971]. О встречаемости центрического разделения в природе убедительно свидетельствует следующий пример. В диплоидном наборе полевки-экономки *Microtus oeconomus* 30 хромосом, все двуплечие. Такой кариотип известен из многих популяций полевки-экономки по всему ареалу вида. Однако в двух скандинавских популяциях найдены особи с 31 и 32 хромосомами [Fredga, Bergström, 1970; Fredga et al., 1980]. У полевок с 31 хромосомой найдены два телоцентрика вместо одного небольшого метацентрика и у

полевков с 32 хромосомами—четыре телоцентрика вместо двух метацентриков. Образование всех этих телоцентрических хромосом объяснялось только путем центрического разделения соответствующих метацентриков. В настоящее время появилась возможность иного объяснения.

Если, как упомянуто выше [White, 1957], две телоцентрические или акроцентрические хромосомы могут соединяться в одну без потери центромерного участка одной из них, то легко допустить и обратный процесс (см. рис. 8, в). Принципиальная возможность всех трех типов робертсоновских слияний показана Лоу и Шу [Lau, Hsu, 1977] на культуре клеток домово́й мыши. В L-линии клеток мыши обычны слияния акроцентриков с образованием двуплечих элементов. Путем специальной обработки — деконденсацией прицентромерного гетерохроматина с помощью 33258 Hoechst и последующей специфической окраской — была выявлена неодинаковая структура центромерных участков двуплечих хромосом. Строго говоря, обнаружены различия в числе центромерных блоков гетерохроматина (один, два, три, а в маркерных хромосомах до пяти блоков), но сохраняются ли при этом собственно центромеры, можно выяснить только с помощью электронно-микроскопического анализа. В случае, если потери центромеры действительно не происходит, разделение такой "ди- или полицентрической" хромосомы на две или более моноцентрических оказывается вполне реальным. Интересно заметить, что "вновь образованные" хромосомы необязательно должны быть телоцентрическими, но могут быть и акроцентрическими, т. е. иметь хорошо видимое короткое плечо (см. рис. 8, в). Наконец, с точки зрения молекулярной модели строения центромер (см. главу II) признается телоцентрическое строение хромосом, что в значительной степени снимает с вопроса о робертсоновских перестройках остроту прежних дискуссий.

#### 4. ГИПОТЕЗА ТАНДЕМНЫХ СЛИЯНИЙ ХРОМОСОМ

Рассмотренные выше перестройки с вероятным сохранением обеих центромер являются новыми для цитогенетики. По существу это тандемные, т. е. происходящие без заметных потерь хромосомного материала, слияния хромосом. Они могут осуществляться транслокационным либо каким-то иным путем, например, благодаря особенностям молекулярной организации соответствующих (теломерных или центромерных) районов хромосом [Holmquist, Dancis, 1980]. Тандемными слияниями хромосом могут быть объяснены многие перестройки хромосом как в культуре, так и в эволюции кариотипа [Hsu et al., 1975; Раджабли, Графодатский, 1977]. Предполагается, что центромерные участки всех слившихся хромосом сохраняются во вновь образованной хромосоме, однако функция кинетохора остается только за одной центромерой, тогда как остальные переходят в неактивное (латентное) состояние. При изучении методами дифференциальной окраски в таких сложносоставных хромосомах не обнаруживается видимых нарушений в структуре участков, соответствующих центромерам и теломерам вошедших в их состав исходных хромосом. Механизмы инактивации функций центромер и теломер в настоящее время обсуждаются [Hsu et al., 1975, 1978; Holmquist, Dancis, 1980; Стобецкий, 1976; Раджабли, Графодатский, 1977].



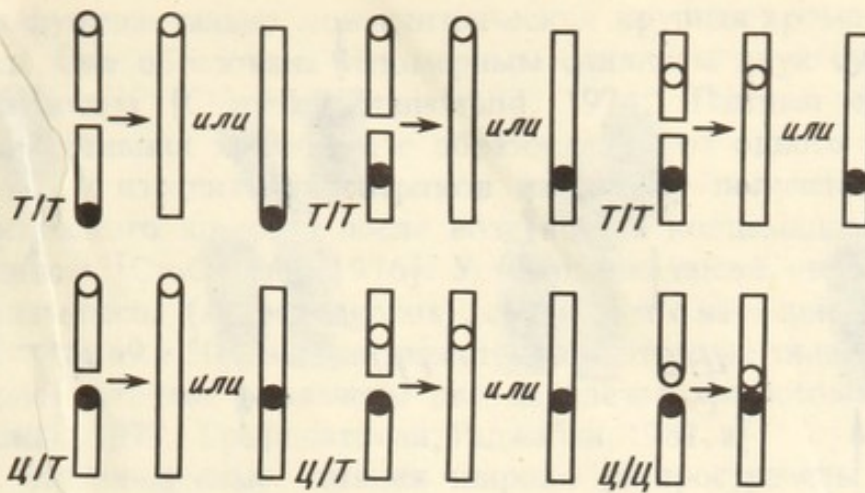


Рис. 9. Схематическое изображение возможных вариантов тандемных слияний хромосомом

$T/T$  – теломерные слияния одноплечих хромосом с одноплечими, двуплечими или двуплечих между собой;  $Ц/T$  – центромерно-теломерные слияния одноплечих и двуплечих хромосомом;  $Ц/Ц$  – центромерные слияния одноплечих хромосомом

Гипотеза тандемных слияний хорошо объясняет, каким образом могли возникнуть на основе одних только структурных перестроек хромосом столь значительные различия в диплоидных числах, наблюдаемые в отдельных группах и в целом по классу млекопитающих, в последнем случае от  $2n = 6$  до  $2n = 92$ . Особенно выразительным примером является кариологическая ситуация у оленей рода *Muntiacus*. У двух видов этого рода в кариотипах 22 (*M. reevesii*) и 2 пары аутосом (*M. muntjak*). Изучение дифференциальной окраски показало, что каждая из хромосом последнего вида представляет собой результат тандемных и робертсоновских слияний от 4 до 8 хромосом первого вида [Shi et al., 1980]. В этом и многих других случаях в слияния вступают не только акроцентрические хромосомы своими центромерными концами, как в случае робертсоновских перестроек, но и, что особенно интересно, двуплечие хромосомы или акроцентрические теломерными концами.

Различают три типа тандемных слияний хромосомом: центромерные (как одна из разновидностей робертсоновского слияния), центромерно-теломерные и теломерные [Hsu et al., 1975; Раджабли, Графодатский, 1977]. В зависимости от того, центромера какого из участников слияния инактивируется, определяется морфология вновь образованной хромосомы (рис. 9). В результате теломерно-центромерного слияния одних и тех же исходных хромосом образуются варианты, отличающиеся между собой по типу перичентрической инверсии.

Теломерное слияние предполагает соединение двух хромосом теломерными концами. Образованная этим слиянием хромосома, как и в предыдущем случае, является дицентрической по своей структуре, но функционально моноцентрической. При теломерных слияниях акроцентриков длинными плечами возникает также акроцентрическая хромосома большей длины. В зависимости от того, центромера какого из слившихся акроцентриков функционирует, изменится ориентация рисунка полос относительно центромеры, но не форма хромосомы. Продукты слияния будут отличаться друг от друга по типу парацентрической инверсии, захватившей все длинное плечо акроцентрика (см. рис. 9). При теломерных слияниях

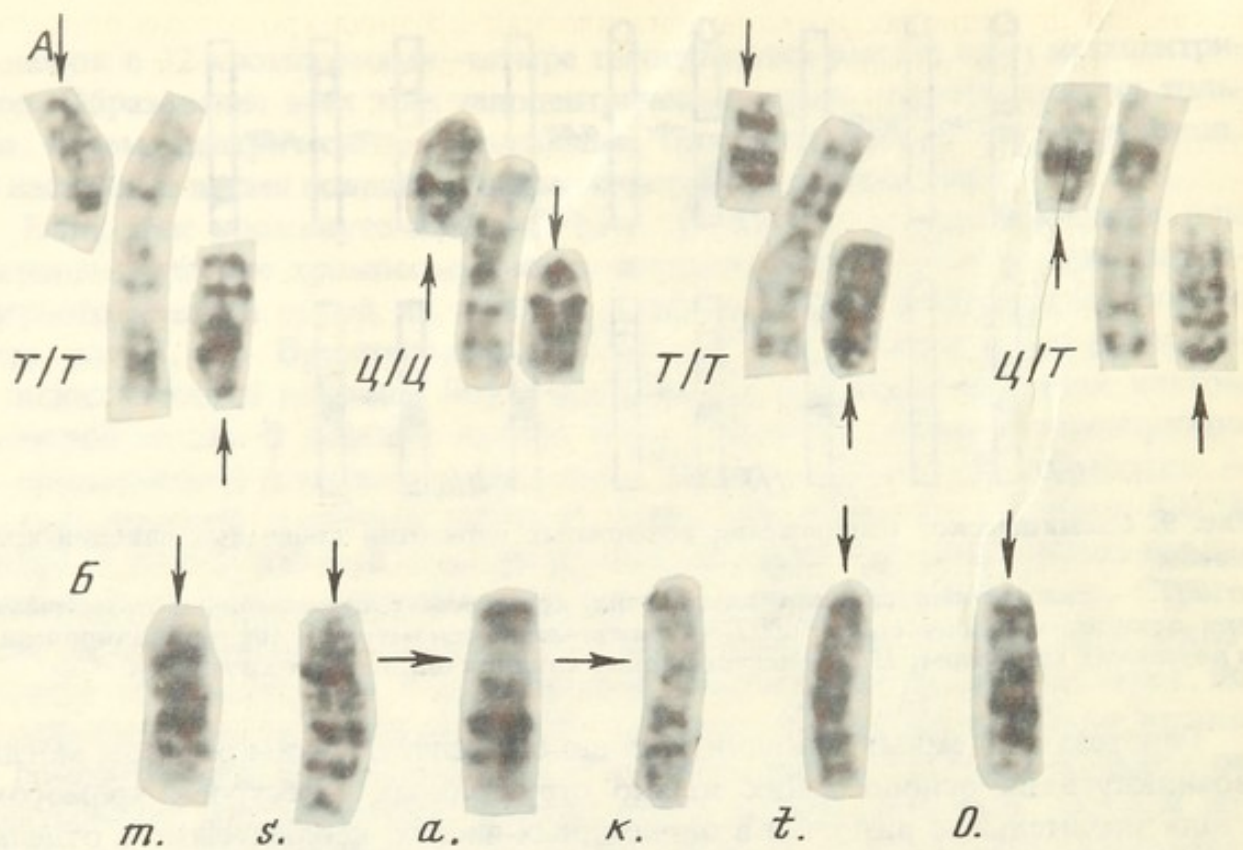


Рис. 10. Гомология рисунка G-окраски и тандемные слияния в кариотипах полевок

А – сравнение хромосом обыкновенных полевок *Microtus arvalis* (крупные двуплечие хромосомы) и *M. subarvalis* (acrocentрики). Стрелки указывают локализацию центромер у второго вида. Т/Т, Ц/Ц, Ц/Т – типы слияний; Б – рисунок G-окраски 1-й пары аутосом *Microtus mongolicus* (m.), *M. subarvalis* (s.), *M. transcaspicus* (t.), *M. kirgizorum* (k.), *Ondatra zibethica* (O.) и 5-й пары *M. arvalis* (a.)

acrocentриков короткими плечами ввиду малой величины последних перестройка будет иметь вид центрического слияния. Если в слияние вступает теломерный конец длинного плеча акроцентрика и короткого плеча другого акроцентрика, то перестройка может выглядеть как центромерно-теломерное слияние. Наконец, в результате теломерных слияний акроцентрика с двуплечей хромосомой или двух двуплечих хромосом образуются морфологически несходные хромосомы, различия между которыми могут быть неправильно трактованы как следствие перицентрических инверсий.

Примеры теломерно-центромерных слияний обнаружены при сравнении кариотипов макаки резус (*Macaca mulatta*) и зеленой мартышки (*Cercopithecus aethiops*) [Stock, Hsu, 1973] и у кошачьих [Wurster-Hill, Gray, 1973]. В последнем случае ранее предполагались центрические слияния. Теломерными, теломерно-центромерными и центромерными слияниями объясняется целый ряд различий кариотипов в роде *Microtus* [Раджабли, Графодатский, 1977, наши данные] (рис. 10).

Как выяснилось при анализе дифференциально окрашенных хромосом, различие в значении диплоидного числа между кариотипами человека ( $2n = 46$ ) и человекообразных обезьян ( $2n = 48$ ) объясняется не центрическим слиянием, как полагали ранее, а тандемным. Крупная двуплечая хромосома № 2 человека образована в результате теломерного слияния из двух субтелоцентрических хромосом, соответствующих 13-й и 17-й парам в кариотипе шимпанзе [Grouchy et al., 1973]. Структурно дицентри-

ческая, но функционально моноцентрическая крупная хромосома описана у человека. Она образована теломерным слиянием двух субметацентрических хромосом [Chapelle, Stenstrand, 1974; Therman et al., 1974]. Теломерные слияния хромосом с образованием от одного до двух-трех дицентриков и изредка трицентриков на клетку получены в культуре клеток китайского хомячка после воздействия колцемидом и 5-бромдезоксипурином [Стобецкий, 1976]. Установлено также, что хромосомный полиморфизм песца (*Alopex lagopus*), связанный с вариацией диплоидного числа ( $2n = 48, 49$  и  $50$ ), вызван перестройкой этого же типа. В этом случае в теломерное слияние вовлечены две двуплечие хромосомы [Раджабли, Графодатский, 1977; Графодатский, Раджабли, 1981, а].

В том, что тандемные слияния широко распространены в эволюции кариотипа млекопитающих (быть может шире других типов перестроек хромосом), в настоящее время не приходится сомневаться. Эти перестройки не могли быть идентифицированы при тотальном способе окраски хромосом главным образом потому, что внешне выглядят как другие, более обычные для цитогенетиков хромосомные изменения — перичентрические или парацентрические инверсии, центрические соединения. В случае дифференциальной окраски тандемные слияния устанавливают прежде всего по сходству рисунка полос у морфологически неодинаковых хромосом. Одно из основных отличий этих типов слияний от центрических состоит в том, что они наряду с изменением диплоидного числа могут изменить и основное число плеч — NF. Иногда трудности в идентификации теломерно-центромерных и теломерных слияний возникают при недостаточном объеме сравниваемых форм, когда анализируются конечные продукты слияний, а последовательные промежуточные этапы процесса выпадают из поля зрения исследователя.

#### 5. ВАРИАЦИИ АУТОСОМАЛЬНОГО ГЕТЕРОХРОМАТИНА

Изменения числа плеч хромосом могут происходить еще одним путем, а именно за счет увеличения гетерохроматинового материала на коротких плечах акроцентрических хромосом. Впервые это обнаружено при изучении С-окрашенных хромосом у *Peromyscus* [Bradshaw, Hsu, 1972]. В различных популяциях *P. maniculatus* число акроцентрических хромосом варьирует от 6 до 19 при постоянном  $2n = 48$ . Оказалось, что вариации вызваны различиями в длине короткого плеча, целиком представленного гетерохроматином. Эухроматиновые длинные плечи этих хромосом идентичны во всех популяциях вида. У двух видов — *P. crinitus* и *P. eremicus*, наиболее резко различающихся по числу акроцентриков в кариотипе (NF = 56 и 96 соответственно), различия носят такой же характер [Pathak et al., 1973]. Все короткие плечи субтелоцентриков *P. eremicus*, соответствующих акроцентрикам *P. crinitus*, являются гетерохроматиновыми.

Гетерохроматин "добавочных" плеч *P. eremicus* содержит большое количество особой фракции высокорепетированной ДНК, а именно сателлитную ДНК [Jalal et al., 1974]. По данным морфометрического изучения, этот вид содержит на 32% больше хромосомного материала на клетку, чем *P. crinitus* [Duffey, 1972; Pathak et al., 1973]. Примерно таковы же соотношения величин общего количества ядерной ДНК у этих видов [Deaven et al., 1977]. Таким образом, "избыток" ДНК у *P. eremicus*

полностью сосредоточен в "добавочных" гетерохроматиновых плечах хромосом. Сходные закономерности получены при изучении Mustelidae [Раджабли, Графодатский, 1977; Графодатский и др., 1977].

Увеличение числа целиком гетерохроматиновых плеч найдено при сравнении кариотипов домашней и индийской карликовой мышью (*Mus musculus* — *M. dunni*) [Sharma, Garg, 1975], шимпанзе и человека [Warburton et al., 1973], черного хоря (*Putorius putorius*), солонгоя (*Mustela altaica*) и европейской норки (*Lutreola lutreola*), песца и лисицы (*Alopex lagopus* — *Vulpes fulvus*), двух видов хомячков (*Phodopus sungorus* — *Ph. campbelli*) [Раджабли, Графодатский, 1977], а также у некоторых других Carnivora [Fredga, Mandahl, 1973; Графодатский и др., 1977] и летучих мышей из родов *Choeroniscus* и *Carollia* [Stock, 1975]. У разных видов эти различия затрагивают от 1–2 до 8–10 пар хромосом. Межпопуляционные кариотипические отличия по количеству гетерохроматина описаны у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) [Раджабли, Графодатский, 1977; Кулиев и др., 1978]. Три пары хромосом у полевок из Западной Сибири и высокогорных районов Азербайджана являются субтелоцентриками с короткими, целиком гетерохроматиновыми плечами. В популяциях из низменных районов Азербайджана эти хромосомы лишены гетерохроматина коротких плеч и имеют акроцентрическую структуру.

Из других перестроек, связанных с гетерохроматином, следует отметить вариации в количестве околоцентромерного гетерохроматина. У человека, домовых мышей и черных крыс они имеют характер гетероморфизма по величине околоцентромерного блока у гомологов [Craig-Holmes, Shaw, 1971; Forejt, 1973; Yosida, Sagai, 1975]. Различия по количеству гетерохроматина в прицентромерном участке трех пар хромосом обнаружены у двух подвидов мышей — *Mus. m. musculus* (лабораторная линия) и *M. m. molossinus* [Dev et al., 1975].

Известны случаи межвидовых и межпопуляционных различий по количеству теломерного гетерохроматина, идентифицируемого С-методом [Engel et al., 1973; Baverstock et al., 1976]. Вариации в числе и размерах С-блоков, локализованных в разных участках хромосом, определяют межвидовые кариотипические различия у китообразных (Cetacea) [Arnason, 1974]. Все эти вариации в той или иной степени сказываются на морфологии хромосом, в том числе и дифференциально окрашенных. При G-окраске такие С-блоки, как правило, обнаруживаются по "пустым" неокрашивающимся зонам. Гетерохроматин варьирующих С-блоков, по видимому, представлен в основном высокорепетированными последовательностями нуклеотидов. Вариации этого гетерохроматина объясняют одним из двух возможных способов: увеличением числа копий нуклеотидных последовательностей либо дубликациями в результате неравного кроссинговера.

Отмечают еще один тип изменений, когда появление гетерохроматинного сегмента не связано с какими-либо морфологическими изменениями в хромосоме. В большинстве известных случаев это интерстициально (интеркалярно) локализованные небольшие С-блоки. Они обнаружены при межвидовых сравнениях кариотипов лемуру [Sasaki et al., 1975], американских летучих мышей рода *Carollia* [Stock, 1975], у хомячков *Cricetulus griseus*, *Cr. barabensis* и *Cr. migratorius*, у снеговых полевок *Microtus nivalis* и *M. gud* [Раджабли, Графодатский, 1977]. В интерка-

лярных аутосомальных блоках у китайского хомячка специальное исследование с применением гибридизации ДНК/РНК не обнаружило присутствия высокорепетированной ДНК [Arrighi et al., 1974]. Высказано предположение, что в подобных участках каким-то образом может быть изменено функциональное состояние хроматина, тогда как его структура в общем остается без изменений [Раджабли, Графодатский, 1977]. В пользу этой точки зрения, по-видимому, свидетельствуют и такие факты, как появление крупных гетерохроматиновых блоков или даже полная гетерохроматинизация хромосом в результате перестроек в перевиваемых культурах клеток, а также обнаружение С-окрашивания в районе структурной перестройки, ранее не имевшем гетерохроматина. Известны два таких примера с перестройками типа периферических инверсий — у древесной крысы (*Neotoma micropus*) [Mascarello, Warner, 1974] и у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) [Раджабли, Графодатский, 1977].

Анализ хромосомных перестроек, связанных с гетерохроматином, составляет лишь часть обширного комплекса проблем, стоящих перед исследователями гетерохроматина и его роли в организации и функционировании генома. Для сравнительного кариолога этот класс перестроек интересен тем, что он позволяет включить в обсуждение кариотипической эволюции новые моменты, имеющие отношение к регуляции активности хроматина в процессах видообразования и эволюции млекопитающих. Несомненно, этот раздел исследований будет приобретать все большее значение.

## 6. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ПОЛОВЫХ ХРОМОСОМ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Известно, что самцы всех изученных видов сумчатых и плацентарных млекопитающих гетерогаметны, а самки гомогаметны. Половые хромосомы самцов (X и Y) отличаются по размерам и генному содержанию, половые хромосомы самок (XX) полностью гомологичны.

Оно [Ohno, 1965] выдвинул гипотезу о происхождении X- и Y-хромосом млекопитающих от пары гомологичных аутосом. Подразумевается, что в X-хромосоме сохранились многие первоначально аутосомные гены, которые стали сцепленными с полом. Y-хромосома достигла высокой специализации и потеряла большинство аутосомных генов.

Оно с соавторами [Ohno et al., 1964] впервые подметили, что, несмотря на огромное разнообразие кариотипов млекопитающих, размеры X-хромосомы многих видов довольно постоянны и близки к 5% длины хромосом гаплоидного набора самки ( $n$ , X). Содержание ДНК в ядрах плацентарных и сумчатых млекопитающих в общем довольно постоянно [Atkin et al., 1965; Vachmann, 1972]. Поэтому средние размеры хромосом обратно пропорциональны их числу. Действительно, у видов с большим числом мелких хромосом X-хромосома часто оказывается самой крупной в наборе, например у собак ( $2n = 78$ ), крупного рогатого скота ( $2n = 60$ ), и наоборот — у видов с небольшим числом крупных хромосом X-хромосома нередко оказывается среди мелких хромосом набора (например у кошек,  $2n = 38$ ). X-хромосомы, по относительным размерам близкие к 5%, Оно рассматривает как тип, "исходный" для млекопитающих вообще. Такие хромосомы свойственны многим видам млекопитающих, в том числе и

человеку. И следует подчеркнуть, что не известны виды млекопитающих, у которых X-хромосома составляла бы существенно меньше 5% от гаплоидного набора. Постоянство относительных и даже абсолютных размеров X-хромосомы указывает на то, что можно ожидать и большой гомологичности сцепленных с X-хромосомой генов среди различных видов млекопитающих. В самом деле, гомологичные гены, сцепленные с X-хромосомой, найдены у 11 видов млекопитающих из шести отрядов [Ohno, 1969]. К тому же не известны случаи, когда бы ген, сцепленный с X-хромосомой у одного вида, оказался аутосомным у другого.



Рис. 11. Сравнение дифференциально окрашенных X-хромосом группы близких видов полевок

G — G-полосы; C — окрашивание C-гетерохроматина. Слева направо: X-хромосомы *M. transcaspicus*, *M. subarvalis*, *M. arvalis*, *M. kirgizorum*

Данные дифференциальной окраски хромосом также свидетельствуют в пользу гипотезы Оно о том, что X-хромосомы млекопитающих чрезвычайно консервативны по своему генетическому содержанию вопреки их морфологической вариабельности. В рисунке G-окраски X-хромосом "исходного" типа всегда идентифицируют две интенсивно окрашиваемые полосы [Pathak, Stock, 1974]. Они названы основными, или А и Б. В крупных X-хромосомах, превышающих 5–6% гаплоидного генома, "избыток" материала обусловлен либо добавлением генетически инертного конститутивного гетерохроматина (выявляется с помощью C-окраски), либо X-аутосомной транслокацией. В первом случае полосы А и Б присутствуют в функционирующем, эухроматиновом сегменте X-хромосомы. Добавления гетерохроматина возможны в различных пропорциях к эухроматиновой части, от отдельных полос или блоков до двух- и более кратного увеличения размеров X-хромосомы (рис. 11).

У-хромосома млекопитающих является чаще всего одной из самых мелких хромосом набора и, по-видимому, не несет иной генетической информации, кроме генов, определяющих развитие мужского пола. Очень мелкие, точечного размера, У-хромосомы не обнаруживают сколько-нибудь заметных количеств С-гетерохроматина. В более крупных У-хромосомах, как правило, большая часть хромосомы представлена С-гетерохроматином (рис. 12, см. вкл.). Неоднородность С-окраски вдоль У-хромосомы в ряде случаев свидетельствует о том, что в образовании ее участвуют разные типы гетерохроматина. Увеличение размеров У-хромосомы может быть также вызвано У-аутосомными транслокациями.

В исключительно редких случаях X- и У-хромосомы млекопитающих изоморфны. Таковы половые хромосомы серого хомячка (*Cricetus migratorius*) [Yerganian, Papouan, 1965], слепушонки (*Ellobius talpinus*)

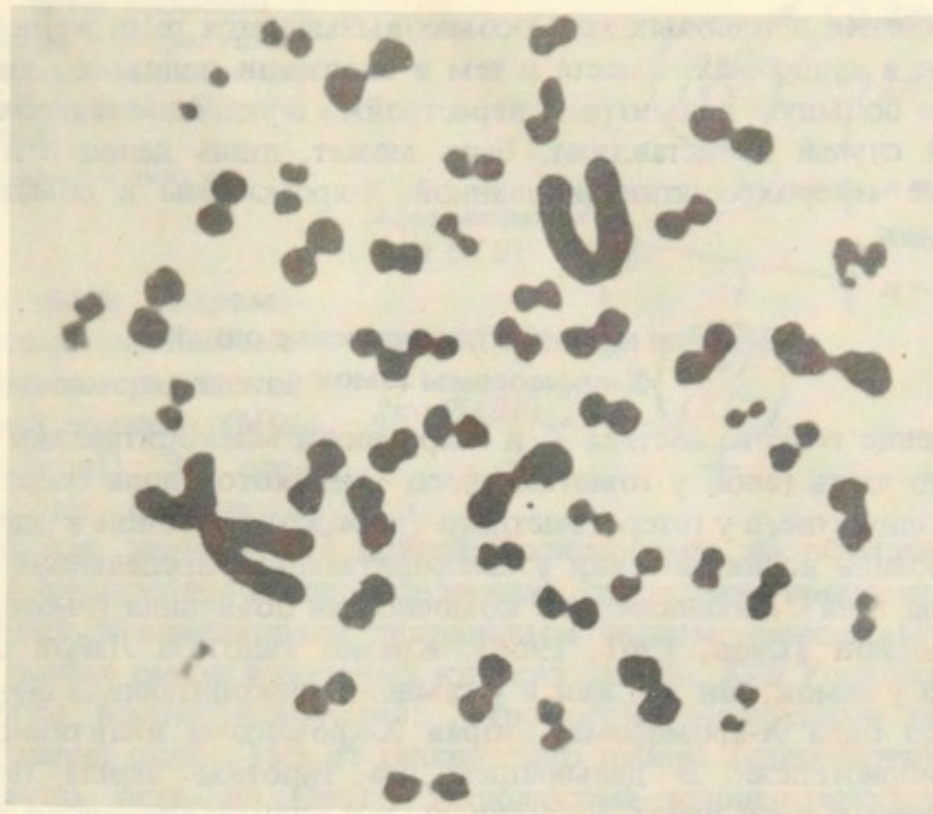


Рис. 13. Метафазная пластинка самца темной полевки *Microtus agrestis* L.

[Воронцов и др., 1967], крупнозубой мыши (*Uranomys ruddi*) [Matthey, 1970], слепыша Эренберга (*Spalax ehrenbergi*) [Wahrman, Gourevitz, 1973] и щетинистой крысы — *Proechimys* (*Echimyidae*) из Венесуэлы [Reig et al., 1970], по данным тотальной окраски хромосом. Данные дифференциальной окраски получены для двух из этих видов. У *E. talpinus* не обнаружено гетероморфизма в какой-либо из пар хромосом ни по рисунку G-полос, ни по характеру C-окраски [Lyapunova et al., 1980]. Лишь по аналогии с G-окрашенными хромосомами других полевок шестая пара акроцентрических хромосом этого вида идентифицирована как XX-хромосомы. X- и Y-хромосомы у *Cr. migratorius* имеют отличия в рисунке G- и C-окраски, позволяющие их идентифицировать [Раджабли, 1977]. Таким образом, внешний изоморфизм половых хромосом имеет место скорее во втором случае, чем в первом, который, по-видимому, следует отнести к особым случаям определения пола, с отсутствующей цитологически идентифицируемой Y-хромосомой.

Виды с крупными X-хромосомами иногда имеют и крупные Y-хромосомы, как, например, в случае пашенной полевки *Microtus agrestis* (рис. 13). Однако никогда размеры Y-хромосомы не превышают размеров X-хромосомы. По форме половые хромосомы столь же разнообразны, что и аутосомы. Есть виды, у которых все хромосомы набора имеют одинаковую морфологию. Так, у домово́й мыши все хромосомы акроцентрические [Tjio, Levan, 1954], у кошек, напротив, двуплечие [Hsu et al., 1963]. У собак [Moore, Lambert, 1963] и крупного рогатого скота [Melander, 1959] все аутосомы акроцентрические, в то время как половые хромосомы — мета- или субметацентрические. У полевки *Microtus montanus* все аутосомы двуплечие, лишь обе половые хромосомы являются акроцентрическими [Schmid, 1967a]. По-видимому, в основном морфологи-

ческие изменения в половых хромосомах вызываются теми же перестройками, что и в аутосомах. Вместе с тем в эволюции половых хромосом несравненно большую роль играли перестройки с участием гетерохроматина. Особый случай представляют, быть может, лишь делеции и полное исчезновение гетерохроматинизированной X-хромосомы в соматических клетках самок.

### Делеции и полное исчезновение одной X-хромосомы самок

Расхождение генного состава X- и Y-хромосом млекопитающих привело к тому, что часть генов у гомогаметного (женского) пола содержится в двойном количестве, а у гетерогаметного (мужского) — лишь в одинарном. Это потребовало возникновения у млекопитающих определенной компенсации "дозы гена". Механизм этой компенсации объяснила гипотеза, предложенная Лайон [Lyon, 1961, 1966]. Кратко гипотеза Лайон сводится к тому, что у самок, так же как и у самцов, млекопитающих функционирует только одна X-хромосома, вторая X-хромосома инактивируется в раннем эмбриогенезе. В дальнейшем эта гипотеза нашла блестящее подтверждение в ряде работ. Выяснилось, что инактивированная X-хромосома реплицируется позже аутосом и активной X-хромосомы, гетерохроматинизирована и в интерфазном ядре образует тельце полового хроматина. Гетерохроматинизация одной X-хромосомы самки показана у всех исследованных в этом отношении сумчатых и плацентарных млекопитающих. Относительно однопроходных данные до сих пор отсутствуют.

Генетическая инактивация делает одну X-хромосому как бы "излишней" и создает предпосылку для ее исчезновения. Последнее может быть следствием как мейотического, так и митотического нерасхождения или элиминации X-хромосомы.

Так, у некоторых видов млекопитающих изредка встречаются самки с кариотипом X0 как в соматических, так и в половых тканях. В подобных случаях отсутствие одной X-хромосомы связано с нерасхождением половых хромосом или элиминацией X-хромосомы при образовании гамет. Самки лабораторных мышей с одной X-хромосомой (X0) фенотипически нормальны и плодовиты, хотя средний размер помета у них в два раза меньше [Cattanach, 1962]. Однако до сих пор еще не известно ни одного вида млекопитающих, самки которого имели бы постоянно X0-хромосомы как в соматических, так и в половых тканях, за исключением горной слепушонки (*Ellobius lutescens*). У этого вида оба пола имеют хромосомную конституцию X0, причем присутствие непарной X-хромосомы подтверждено изучением G-окраски, тогда как в отношении Y-элемента не получено однородных результатов у разных авторов [Maza, Sawyer, 1976; Wolf et al., 1979]. Очевидно, на пути исчезновения инактивированной X-хромосомы стоят какие-то препятствия. Теоретически одним из них могло бы послужить то, что самка X0 становится гетерозиготной и производит два типа яйцеклеток: с X-хромосомой и без X-хромосомы. Тогда среди зигот будет высокий процент нежизнеспособных OY-зигот, а также X0. Однако на самом деле доля зигот X0 в потомстве самок X0 меньше ожидаемой [Дыбан, Баранов, 1978].



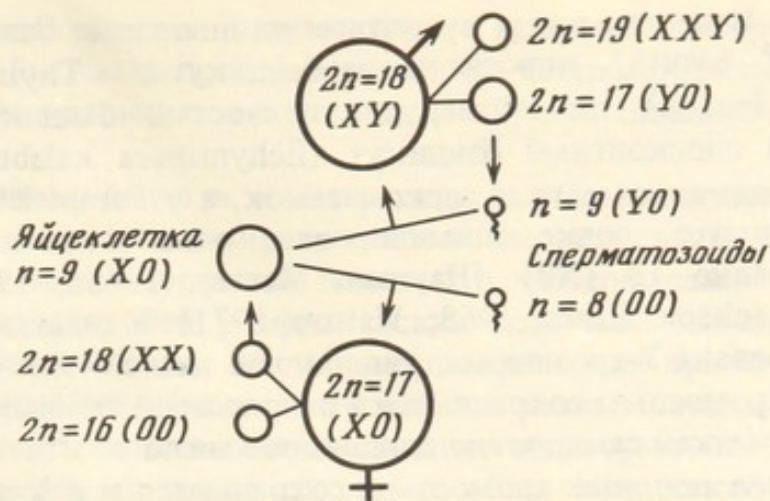
Рис. 14. Число хромосом в соматических и репродуктивных тканях американской подземной полевки *Microtus oregoni* Bach.

Объяснения в тексте

Лишь одна X-хромосома в соматических тканях североамериканской подземной полевки (*Microtus oregoni*). Эта особенность не связана с делецией или элиминацией другой X-хромосомы, но обусловлена отсутствием X-хромосомы в сперматозоидах.

Эта полевка привлекла внимание цитогенетиков одинаковым диплоидным числом, равным 17, в соматических тканях самок и половых клетках самцов. X- и Y-хромосомы этого вида легко идентифицируются: X-хромосома — крупный метацентрик, составляющий около 15% от гаплоидного набора (следовательно, триплицированного типа, по Оно); Y-хромосома — телоцентрическая и также большая. Оно с сотрудниками [Ohno et al., 1963, 1964a] обнаружили, что оба пола этой полевки мозаичны по половым хромосомам, самки XX/XO, самцы OY/XU. В соматических тканях самцов четное диплоидное число (18), в том числе две половые хромосомы — X и Y (рис. 14). Однако еще в зародышевой половой ткани эмбриональных семенников наблюдается нерасхождение половых хромосом, и образуются клетки двух типов — XXU и OY. Лишь последние дифференцируются в сперматогонии, из которых образуются сперматозоиды двух типов —  $n = 8$  (OO) и  $n = 9$  (YO). Следует отметить, что дифференцировка зародышевых половых клеток в сперматогонии у млекопитающих вообще сопровождается нерасхождением и отставанием хромосом, в частности и у человека. Сперматозоиды с Y-хромосомой,  $n = 9$  (YO), соединяясь с единственным типом яйцеклетки,  $n = 9$  (XO), дают начало самцам, у которых  $2n = 18$  (XY); сперматозоиды без Y-хромосомы ( $n = 8$ ), соединяясь с яйцеклетками, дают начало самкам,  $2n = 17$  (XO). В зародышевой ткани эмбриональных яичников также имеет место нерасхождение и образуются клетки двух типов —  $2n = 16$  (OO) и  $2n = 18$  (XX). Лишь последние дифференцируются в овогонии, поэтому самки производят яйцеклетки одного типа —  $n = 9$  (XO).

В разных группах млекопитающих известны виды, у которых в определенных соматических тканях самок исчезает целиком одна X-хромосома или только ее часть (делеция). В половых клетках таких самок сохраняются нормальные XX-хромосомы, а во всех тканях самцов нормальные XU-хромосомы. Делеция или полная элиминация захватывает лишь генетически инактивированную гетерохроматинизированную X-хромосому, а генетически функционирует ее нормальный гомолог. Элиминация обеих половых хромосом в соматических тканях (X — у самок, Y — у самцов) является характерным кариологическим признаком некоторых родов сумчатых.



Известно шесть сумчатых: длинноносые бандикуты (*Perameles gunni* и *P. nasuta*), коротконосые бандикуты — *Thylacis (Isoodon) obesulus* и *T. (Isoodon) macrourus*, длиннохвостый бандикут (*Peroryctes longicauda*) и плоскоиглый бандикут (*Echymipera kalabu*), у которых в селезенке, костном мозге и легком самок, а у *Perameles* и *Isoodon* еще и в печени, тимусе, почке элиминирована одна X-хромосома и диплоидное число равно 13 (X0) [Hayman, Martin, 1965a, 1974; Hayman et al., 1969; Jackson, Ellem, 1968; Walton, 1971]. У самцов в этих же тканях элиминирована Y-хромосома, диплоидное число — 13 (X0). Нормальные половые хромосомы сохраняются в овариальной ткани самок и сперматогониальных клетках самцов, где диплоидное число соответственно 14 (XX) и 14 (XY). Обе половые хромосомы сохраняются и в культуре фибробластов кожи. В одной и той же ткани, например в роговице глаза, у *Perameles nasuta*, *Peroryctes longicauda* и *Echymipera kalabu* сохраняются обе половые хромосомы XX или XY, тогда как у *Isoodon* имеет место элиминация одной половой хромосомы.

У двупалого ленивца Гофмана *Choloepus hoffmani* в соматических тканях самки 49 хромосом вместо 50 и отсутствует одна поздно реплицирующаяся X-хромосома [Corin-Frederic, 1969]. Половые клетки самки не исследованы.

Среди грызунов также известно несколько случаев X0 конституции или делеции гетерохроматинизированной X-хромосомы в соматических тканях самок. Самцы таких видов имеют нормальные XY-хромосомы (X-хромосома без делеции). К сожалению, ни в одном подобном случае не изучены хромосомы в половых клетках самок. Один вид из рода колючих мышей — *Acomys selousi* имеет X0 половые хромосомы в соматических тканях самок. X-хромосома этого вида очень крупная метацентрическая, составляющая не менее 19% от гаплоидного набора [Matthey, 1965a, 1968].

У южноамериканского хомяка *Akodon azarae* найдено пять различных типов X-хромосом самок в клетках костного мозга и селезенки: 1) XX — нормальные X-хромосомы; 2) Xx — делеция длинного плеча одной из X-хромосом; 3) Xx<sub>p</sub> — делеция короткого плеча одной X-хромосомы; 4) мозаики Xx/X0 и 5) X0 самки [Bianchi, Contreras, 1967; Bianchi et al., 1968]. Следовательно, наблюдаются все стадии перехода от нормальных XX-хромосом к полному отсутствию одной X-хромосомы. X-хромосома с делецией позже реплицировалась и образовывала тельце полового хроматина. У самцов X-хромосома всегда была нормальной.

В популяциях африканской домово́й мыши *Mus triton* встречаются самки, гетерозиготные по делеции одного плеча X-хромосомы [Matthey, 1966a, 1967]. Нормальные X-хромосомы этого вида субметацентрические, а X-хромосома с делецией телоцентрическая, по длине равная большому плечу нормальной X-хромосомы. Маттей исследовал 21 самку и 18 самцов этого вида и не нашел самок, гомозиготных по делеции X-хромосомы, и самцов с делецией X-хромосомы. В видовом комплексе малой домово́й мыши *Mus minutoides* также описана делеция, захватывающая 3/4 одного плеча метацентрической X-хромосомы. Однако и в этом случае не найдено гомозиготных по делеции самок и самцов с делецией X-хромосомы, хотя исследовано более сотни мышей [Matthey 1967; Jotterand, 1972]. Этот

феномен Маттей объяснил летальностью X-хромосомы с делецией в гомозиготном состоянии и даже высказал предположение, что гетероморфизм по X-хромосомам может рассматриваться как начальный этап симпатрического видообразования.

Гипотеза, связывающая элиминацию в соматических тканях части или даже целой X-хромосомы с ее инактивированностью, позволяет иначе объяснить подобные случаи гетероморфизма половых хромосом самок. Известно, что X-хромосома с делецией у африканских домовых мышей поздно реплицируется и, следовательно, это — инактивированная хромосома [Jotterand, 1972]. Скорее всего делеция происходит лишь в соматических тканях, а в половых клетках самок сохраняются нормальные XX-хромосомы. Естественно, что в таком случае не образуется каких-либо летальных зигот.

Известны и такие случаи, когда перестроенная X-хромосома (с делецией или дупликацией) встречается в гомозиготном состоянии у самок и в кариотипе самцов у белых крыс [Hungerford, Nowell, 1963], джунгарских хомячков [Воронцов и др., 1967; Раджабли, Крюкова, 1971], индийской песчанки *Tatera indica* [Rao et al., 1968] и инактивируется примерно с такой же частотой, как и нормальная X-хромосома [Rao et al., 1968]. В подобных случаях мы вправе ожидать, что эта делеция или дупликация X-хромосомы не ограничена соматическими тканями, но встречается в половых клетках самок и передается через гаметы.

Элиминация Y-хромосомы в соматических тканях описана у самцов сумчатой летяги *Schoinobates volans* [Murray, McKay, 1979], у которых процент анеуплоидных по половым хромосомам клеток увеличивается с возрастом. У человека элиминация Y-хромосомы в костном мозге учащается с возрастом [Pierre, Hoagland, 1972], наблюдается элиминация Y-хромосомы в культивированных фибробластах самца опоссума *Monodelphis domestica* [Curcuro-Giordano et al., 1974]. Однако эти явления имеют, по видимому, другую природу, чем у *Sch. volans*. Вообще относительно механизмов элиминации Y-хромосомы пока ничего не известно, поскольку вряд ли она связана с дозовой компенсацией, как в случае X-хромосомы.

### Полная или частичная дупликация X-хромосомы

Для некоторых видов млекопитающих, особенно из отрядов грызунов и парнокопытных, характерны "большие" X-хромосомы, значительно превосходящие исходный тип X-хромосом, достигающие 15% и даже 20% от гаплоидного набора. Так, у золотистого хомячка *Mesocricetus auratus* X-хромосома составляет 10%, у полевки *Microtus oregoni* — 15% и у темной полевки *M. agrestis* — 20% [Ohno et al., 1964]. Обнаруженная первоначально кратность размеров X-хромосом нескольких видов млекопитающих побудила Оно сделать вывод о происхождении крупных хромосом у млекопитающих путем полной дупликации [Там же]. Соответственно Оно ввел понятие дуплицированного (10%), триплицированного (15%) и квадриплицированного (20%) типов X-хромосом. С тех пор список видов млекопитающих, чьи X-хромосомы превышают 5% от гаплоидного набора,

значительно расширился и стало ясно, что выделенные Оно типы X-хромосом связаны полным или почти полным рядом промежуточных величин [см. также: Vorontsov, 1973].

По современным данным, увеличение размеров X-хромосом, если оно не связано с транслокационными соединениями, почти всегда обусловлено изменениями количества конститутивного гетерохроматина. Эухроматиновые части X-хромосом, имеющие характерный рисунок G-окраски, остаются практически неизменными у разных видов млекопитающих [Pathak, Stock, 1974]. Гетерохроматиновые сегменты, обнаруживающие C-окраску и не дифференцированные на G-полосы, варьируют в величине от небольших до очень крупных, превышающих размер эухроматиновой части. Мета-, субметацентрические X-хромосомы, близкие по величине к исходному типу, обычно не содержат гетерохроматина или имеют очень маленькие центромерные C-блоки. В крупных двуплечих X-хромосомах *Microtus agrestis* гетерохроматиновым является все длинное плечо и проксимальная часть короткого плеча; у финвала *Balaenoptera physalus* — более 1/2 длинного плеча [Arnason, 1974]. В акроцентрических X-хромосомах полевок *Microtus subarvalis* и *M. transcaspicus* гетерохроматиновый участок занимает от 1/3 до 1/2 длинного плеча и локализован проксимально в первом случае и дистально во втором по отношению к эухроматиновой части (см. рис. 11).

Участки локализации гетерохроматиновых блоков в крупных половых хромосомах соответствуют позднореплицирующимся районам, которые выявляются путем автордиографического исследования и, по-видимому, в основном представлены высокоповторенными последовательностями нуклеотидов, как в случае *Microtus agrestis* [Arrighi et al., 1970]. Сходные цитологические характеристики получены для C-гетерохроматина X-хромосом и центромерного гетерохроматина аутосом и в случае китообразных Cetacea [Arnason, 1974]. Изменения в этом типе гетерохроматина объясняются увеличением числа копий повторенных последовательностей или неравным кроссинговером. Исключительно высокая частота сестринских хроматидных обменов в подобных участках, продемонстрированная на примере *Microtus agrestis* [Natarajan, Klášterská, 1975], свидетельствует о том, что они более, чем другие, подвержены спонтанным и индуцированным абберациям и в этой связи могут играть важную роль в кариотипических преобразованиях.

Виды с большим количеством гетерохроматина в X-хромосоме могут иметь и крупную гетерохроматиновую Y-хромосому. При этом содержание аутосомального гетерохроматина нередко заметно снижается, что свидетельствует о вероятной сбалансированности распределения гетерохроматина в хромосомном наборе. В таком случае следует допустить участие транслокаций в изменении количества гетерохроматина половых хромосом. Так, в свое время полагали, что на X- и Y-хромосомы темной полевки перенесены участки аутосом и притом в разной последовательности. Этим объяснялось нарушение гомологии между обеими хромосомами и как следствие этого нарушение хиазмообразования [Schmid et al., 1965; Schmid, 1967a]. При некоторых модификациях C-окраски действительно огромные гетерохроматиновые сегменты X- и Y-хромосом дифференци-

руются на ряд участков с различной интенсивностью окраски [Cooper, Hsu, 1972], однако это еще не является доказательством межхромосомных перестроек. Кроме того, существуют указания на отсутствие прямой гомологии между конститутивным гетерохроматином половых хромосом и аутосом темной полевки. У этого вида гетерохроматин половых хромосом и центромерный аутосомальный гетерохроматин по-разному окрашиваются акрихин-ипритом [Mukherjee, Nitowsky, 1972]. Отсутствие образования хиазм между половыми хромосомами, содержащими значительные количества гетерохроматина, может быть связано с процессами конденсации—деконденсации гетерохроматина, как показано у полевок [Zenzes, Voiculescu, 1975]. К сожалению, многие детали мейотического поведения половых хромосом, в особенности в связи с проблемой гетерохроматина, остаются пока невыясненными.

Некоторые типы интеркалярного гетерохроматина не имеют отношения к изменению размеров половых хромосом, а, по-видимому, отражают определенные изменения в функциональной активности соответствующего участка X-хромосомы. Как и в аутосомах, такие интеркалярные С-блоки не изменяют рисунок расположения G-полос и не обнаруживают локализации репетированной ДНК [Arrighi et al., 1974].

#### Вариации конститутивного гетерохроматина У-хромосом

Многие случаи внутривидовой и межвидовой изменчивости У-хромосомы обусловлены вариациями гетерохроматина. Примеры постепенного увеличения (или уменьшения) содержания гетерохроматинового материала в У-хромосоме можно наблюдать у обыкновенных полевок, от практически полного его отсутствия у *Microtus arvalis* (западные популяции) до исключительно гетерохроматиновой огромной У-хромосомы *M. subarvalis*, напоминающей У-хромосому *M. agrestis* (см. рис. 12). Дупликации или делеции гетерохроматиновых участков ответственны за варьирование размеров У-хромосомы у человека [Robinson, Buckton, 1971], арктического суслика *Citellus parryi* [Ляпунова и др., 1978], красной полевки *Clethrionomys* [Воронцов и др., 1978] и других видов. Нередко в У-хромосомах крупного и среднего размера наблюдается дифференция С-гетерохроматина на блоки разной интенсивности окраски. Их наличие связывают с участием разных типов гетерохроматина, однако ничего не известно об их происхождении в составе одной и той же хромосомы.

#### Транслокационные соединения половых хромосом с аутосомами

Транслокационными соединениями половых хромосом с целыми аутосомами или их сегментами можно объяснить очень многие случаи увеличения размеров половых хромосом. Сам факт такой перестройки доказан при изучении мейоза и автордиографическими исследованиями, а в последнее время и с помощью дифференциальной окраски хромосом.

Соединение аутосомы с X-хромосомой, половые хромосомы XX/XU<sub>1</sub>U<sub>2</sub>. Транслокационный перенос участков аутосом на X-хромосому многократно описывался у домовых мышей. Известно девять типов подобных транслокаций, называемых *flecked*, или транслокации Каттанаха, транслокации

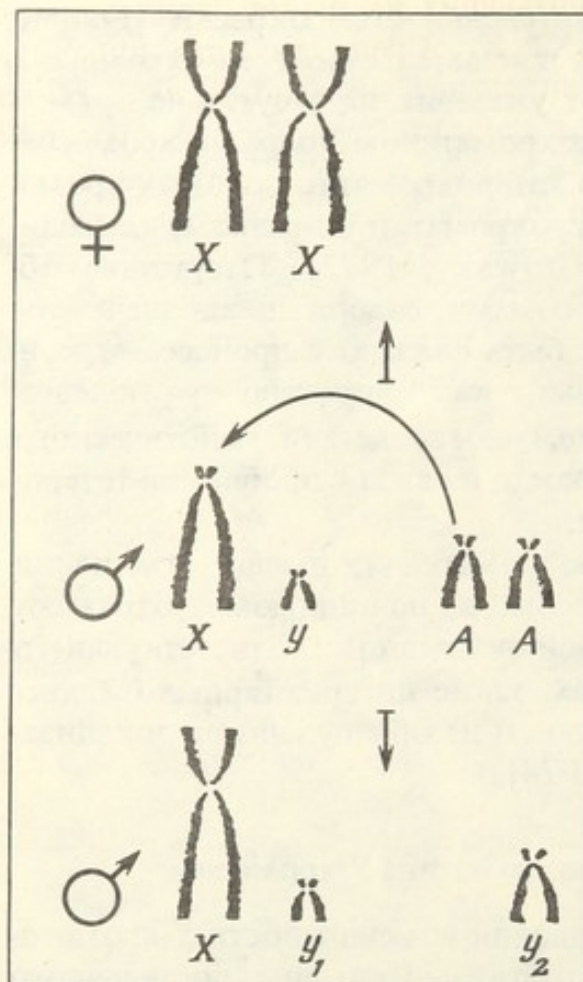


Рис. 15. Схема образования половых хромосом типа  $XY_1Y_2$

Сирла и др. [Russel, Bangham, 1959; Cattanach, 1961; Ohno, Cattanach, 1962; Searle, 1962; Ohno, Lyon, 1965; Cacheiro, Russel, 1969; Russel, Montgomery, 1969, 1970; Francke, Nesbitt, 1971]. Самцы, несущие транслокационные хромосомы, часто стерильны или слабо плодовиты из-за несбалансированности хромосомного набора. Исключение составляет лишь *flecked*-транслокация, при которой несбалансированность хромосомного набора в результате дупликации аутосомного сегмента не сказывается на плодовитости самцов. Подобные транслокации могли заметно увеличивать размеры X-хромосомы в эволюции млекопитающих, однако чаще встречается другой тип соединений — транслокация целой аутосомы на X-хромосому.

Механизм этой перестройки в каждом отдельном случае может быть иным, в зависимости от того, имеет ли место транслокация центромерного, теломерного или центромерно-теломерного типов. Самка, гомозиготная по такой перестройке, имеет две новых X-хромосомы, каждая из которых образована исходной X-хромосомой и целой аутосомой (A):  $X + A/X + A$ . У самца три непарные хромосомы: одна новая X-хромосома ( $X + A$ ), Y-хромосома и аутосома, гомолог той, которая соединилась с X-хромосомой:  $X + A/Y/A$ . Исходную Y-хромосому обозначают как  $Y_1$ , непарную аутосому как  $Y_2$  (рис. 15). Так возникают множественные половые хромосомы самцов  $XY_1Y_2$ . Естественно, что  $Y_2$ -хромосома (аутосома) не имеет отношения к определению пола. Самцы таких видов имеют в диплоидном наборе на одну хромосому больше, чем самки.

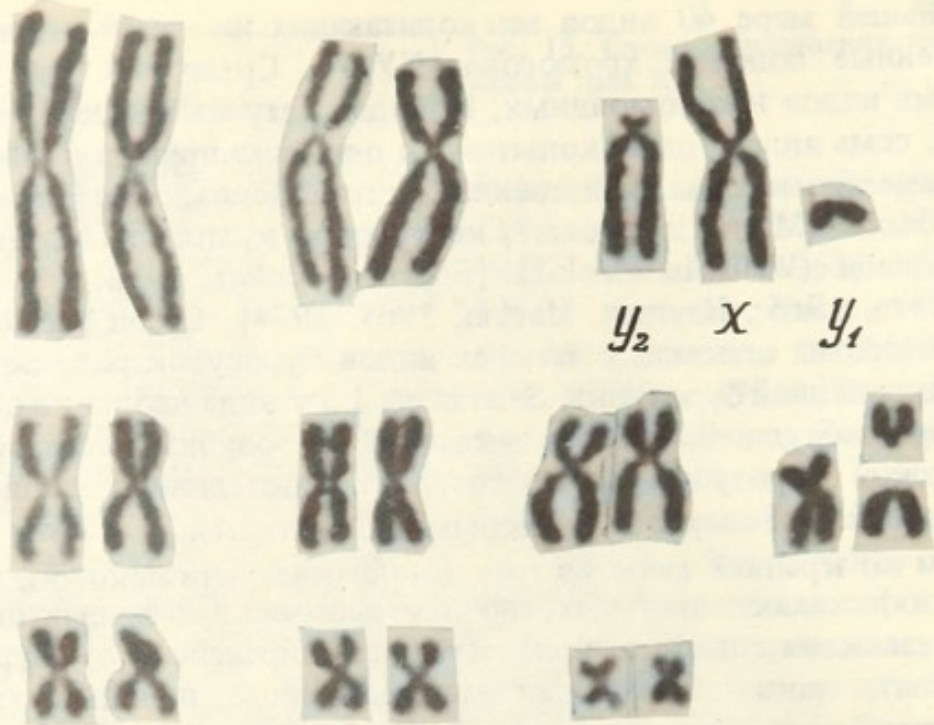
В мейозе самца хромосомы  $XY_1Y_2$  образуют тривалент. Аутосомная часть X-хромосомы конъюгирует с  $Y_2$ , т.е. с гомологичной аутосомой, образуя одну или две хиазмы, а исходная часть X-хромосомы и  $Y_1$  соединяются концами, как это вообще характерно для конъюгации настоящих половых хромосом млекопитающих. В первом мейотическом делении тривалент ориентируется не случайно, а таким образом, что  $Y_1$  и  $Y_2$  направляются к одному полюсу клетки, а X — к другому. Образуются два типа спермиев: несущий X-хромосому и другой — с  $Y_1Y_2$ -хромосомами, оба типа сбалансированы по хромосомному набору. Если и образуются несбалансированные спермии (с  $XY_1$ ,  $XY_2$  и только с  $Y_1$  или  $Y_2$ ), то, видимо, с очень низкой частотой или же такие спермии не участвуют в оплодотворении.

но меньшей мере 40 видов млекопитающих их шести отрядов имеют множественные половые хромосомы  $XU_1Y_2$ . Среди них два вида сумчатых, семь видов насекомоядных, 18 видов летучих мышей, шесть видов грызунов, семь видов парнокопытных и один вид приматов. Множественные половые хромосомы свойственны австралийскому сумчатому обыкновенному билби (*Microtis lagotis*), кенгуровой крысе (*Potorous tridactylus*) и валлаби (*Wallabia bicolor*) [Sharman, Baker, 1952; Shaw, Krooth, 1964; Moore, 1965; Hayman, Martin, 1965, 1974]. Среди насекомоядных такие хромосомы описаны у четырех видов бурозубок рода *Sorex*, в том числе обыкновенной бурозубки *S. araneus* L., у вида-двойника обыкновенной бурозубки *S. gemellus* Ott, у кавказской бурозубки *S. caucasicus* Satun. и арктической бурозубки *S. arcticus* Kerr. Последний вид, широко распространенный в Голарктике, несомненно, является видом сборным, состоящим по крайней мере из трех (одного неарктического и двух палеарктических) самостоятельных, но географически замещающих видов. Видовая самостоятельность признается за пиренейскими бурозубками (*S. granarius*), также имеющими множественные половые хромосомы [см. обзоры: Орлов, Козловский, 1971; Fredga, Nawrin, 1977].

Половые хромосомы обыкновенной бурозубки (из Швейцарии) впервые описал Бовей [Bovey, 1949]. Как выяснилось в дальнейшем, Бовей имел дело с видом-двойником обыкновенной бурозубки *Sorex gemellus* [Ott, 1968], который, впрочем, не отличается от *S. araneus* по строению половых хромосом. Бовей показал у самца в редукционном делении образование тривалента, составленного тремя непарными хромосомами. Он отметил неслучайную ориентацию тривалента, что подтвердил и Фредга [Fredga, 1970]. Авторадиографическое исследование хромосом этого вида показало, что  $Y_1$ -хромосома реплицируется относительно поздно, что вообще характерно для  $Y$ -хромосом млекопитающих. Поздно реплицируется также одно плечо  $X$ -хромосомы.  $Y_2$ -хромосома и другое плечо  $X$ -хромосомы по времени репликации не отличаются от аутосом [Fredga, 1970].

Окончательное доказательство  $X$ -аутосомной транслокации было получено с применением дифференциальной окраски хромосом. Сходство  $G$ -окраски одного из плеч  $X$ -хромосомы и  $Y_2$ -хромосомы показано для разных популяций *S. araneus* [Halkka et al., 1974; Král, Radjabli, 1974; Fredga, Nawrin, 1977]. Более того, у всех перечисленных выше семи видов  $XU_1Y_2$ -хромосомы, по-видимому, являются одинаковыми. По крайней мере не обнаружено отличий в рисунке  $G$ -окраски этих хромосом у *S. araneus* — *S. arcticus* [Анискин, Волобуев, 1980; Král, Radjabli, 1976] и *S. araneus* — *S. gemellus* [Olert, Schmid, 1978].  $X$ -хромосома этих видов метацентрическая, одна из наиболее крупных в наборе,  $Y_2$ -хромосома — субтелоцентрик средней величины, сходный по рисунку полос с длинным плечом  $X$ -хромосомы.  $Y_1$ -хромосома — очень маленький акроцентрик (рис. 16).

Вызывают сомнение  $XU_1Y_2$  половые хромосомы, описанные у мадагаскарского тенрека *Echinops telfairi* [Borgaonkar, 1969]. Среди пяти исследованных самцов этого вида три имели в костном мозге и селезенке 40 хромосом ( $XU$ ) и два 41 хромосому, причем лишь в половине метафазных пластинок. Добавочной была очень мелкая акроцентрическая хромосо-



*a*

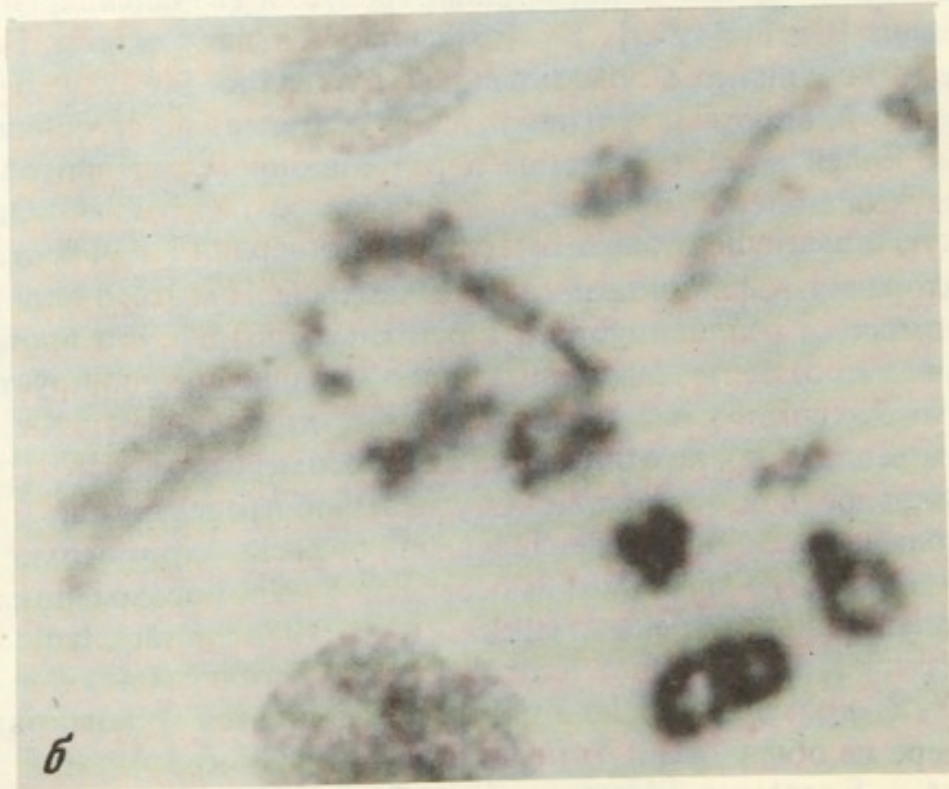


Рис. 16. Половые хромосомы обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L.  
*a* — кариограммы самца из тульской популяции,  $2n = 22$ ; *б* — диакинез; *в* — дифференциально окрашенные половые хромосомы



ма, которую Боргаонкар описал как  $Y_2$ -хромосому. Однако мейоз этого вида не исследован и, вероятно, лишней оказалась мелкая добавочная хромосома.

Известно 17 видов центрально- и южноамериканских летучих мышей из семейства Phyllostomatidae с половыми хромосомами  $XU_1Y_2$  [Baker, 1967; Hsu et al., 1968; Becak et al., 1969; Kiblicky, 1969; Baker, Hsu, 1970; Baker, Lopez, 1970; Baker, Bleir, 1971; Patton, Gardner, 1971]. Некоторые из этих видов имеют относительно большие  $Y_2$ -хромосомы, примерно такой длины, как большое плечо X-хромосомы. В таких случаях можно предполагать, что исходная акроцентрическая X-хромосома соединилась с акроцентрической же аутосомой, как у сумчатых и бурозубок. Однако у летучих мышей рода *Artibeus*  $Y_2$  значительно короче длинного плеча X-хромосомы. Наиболее вероятное происхождение множественных половых хромосом в этом роде — слияние маленькой аутосомы с длинным плечом субметацентрической X-хромосомы [Hsu et al., 1968]. Эта гипотеза была подтверждена в исследовании мейоза самца *Artibeus lituratus* [Becak et al., 1969]. Половые хромосомы этого вида в диакинезе образуют тривалент, в котором  $Y_1$ -хромосома соединена с концом короткого плеча X-хромосомы, а  $Y_2$  — с концом ее длинного плеча.

Среди грызунов видов с  $XU_1Y_2$ -хромосомами известно немного. Это карликовая песчанка *Gerbillus gerbillus*, в мейозе самца у которой обнаружен тривалент  $XU_1Y_2$ . X-хромосома этого вида самая крупная в наборе и легко идентифицируется,  $Y_1$  и  $Y_2$  неразличимы [Matthey, 1954a; Wahrman, Zahavi, 1955]. Две Y-хромосомы описаны также у другой песчанки — *Taterillus gracilis* из Сенегала [Matthey, 1969]. Кроме того, кариотип с двумя Y-хромосомами обнаружен в общей сложности у девяти самцов африканских домовых мышей из группы видов *Mus minutoides*—*musculoides* [Jotterand, 1972; Matthey, 1973a].

Сложные половые хромосомы  $XU_1Y_2$  найдены у мелкого оленя индийского мунджака *Muntiacus muntjak*. Диплоидное число хромосом этого вида оказалось наименьшим у млекопитающих вообще — шесть у самок и семь у самцов [Wurster, Benirschke, 1970; Fredga, 1971]. В диплоидном наборе самца четыре крупные аутосомы, промежуточная между ними по размерам X-хромосома, мелкая метацентрическая  $Y_1$ -хромосома и акроцентрическая  $Y_2$ -хромосома, по размерам равная большому плечу X-хромосомы. В мейозе самца образуется тривалент, в котором X-хромосома конъюгирует коротким плечом "конец в конец" с  $Y_1$ -хромосомой, а длинным плечом, с образованием двух и более хиазм, с  $Y_2$ -хромосомой [Sharma, 1972]. Исследование характера репликации половых хромосом и дифференциальной окраски вполне подтверждает аутосомное происхождение  $Y_2$ -хромосомы и части X-хромосомы у этого вида [Shi et al., 1980].

Среди полорогих (Bovidae) самцы двух видов антилоп, обыкновенной газели *Gazella gazella* и газели доркас *G. dorcas* имеют  $XU_1Y_2$ -половые хромосомы [Taylor et al., 1969; Wurster, 1972]. Крупная телоцентрическая X-хромосома этих видов образована соединением с мелкой телоцентрической аутосомой (ее гомолог  $Y_2$ ),  $Y_1$ -хромосома очень мелкая, метацентрическая.

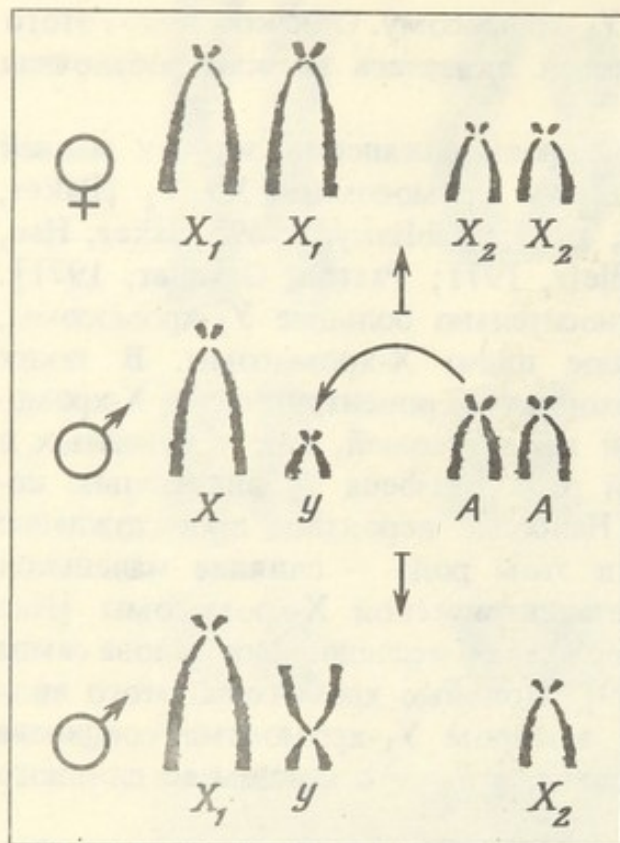


Рис. 17. Схема образования половых хромосом типа  $X_1X_2Y$

Соединение аутосомы с У-хромосомой, половые хромосомы  $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2Y$ . Транслокационное соединение возможно не только с X-, но и У-хромосомой. В наборе самца тогда оказываются три непарные хромосомы: У-хромосома (аутосома, соединенная с исходной У-хромосомой),  $X_1$  — настоящая X-хромосома и  $X_2$  — аутосома, гомологичная соединившейся с У-хромосомой (рис. 17). Хромосомный набор самки при этом остается без изменений, т.е. сохраняются обе исходные X-хромосомы ( $X_1X_1$ ) и обе аутосомы ( $X_2X_2$ ). В мейозе самца  $X_1X_2Y$ -хромосомы образуют тривалент. Для видов,

имеющих подобные половые хромосомы, характерно, что у самцов на одну хромосому меньше в диплоидном наборе, чем у самок. Если У-хромосома, транслоцированная на аутосому, очень мала, или транслоцируется только часть У-хромосомы, то различие между аутосомой, несущей Y, и ее гомологом может ускользнуть при поверхностном исследовании кариотипа. Подобные случаи иногда принимают за XX/XO половые хромосомы. И если только X-хромосома в мейозе самца не образует унивалента, но соединена с аутосомным бивалентом, есть основания предположить, что маленькая У-хромосома транслоцирована на эту аутосому.

$X_1X_2Y$ -хромосомы самцов обнаружены у 18 видов млекопитающих шести отрядов, в том числе одного сумчатого, одной обезьяны, одного неполнозубого, восьми видов хищных и пяти парнокопытных. У одного из сумчатых зайцев — *Lagorchestes conspicillatus* [Martin, Hayman, 1966] субтелоцентрическая аутосома соединена с У-хромосомой, которая образует большую часть короткого плеча новой У-хромосомы. В диплоидном наборе самца гелдьдиевой каллимики *Callimico goeldii* (Primates) на одну хромосому меньше, чем у самки. При этом одна из субметацентрических аутосом конъюгирует конец в конец с X-хромосомой. Такая конъюгация дает основание для весьма вероятного предположения о транслокации У-хромосомы на аутосому [Hsu, Hampton, 1970]. Такое же соединение У-хромосомы с аутосомой предполагают у двупалого ленивца Гофмана *Choloepus hoffmani* [Corin-Frederic, 1969]. Диплоидное число хромосом в соматических тканях этого ленивца одинаковое и нечетное (49) у самцов и самок, так как в тканях самок элиминирована одна X-хромосома, а у самцов У-хромосома соединена с одной из мелких аутосом. В мейозе самца найден гетеротривалент из  $X_1X_2Y$ -хромосом.

Транслокация У-хромосомы на одну из аутосом описана у лабораторной

мышь из потомства облученного самца. В мейозе транслоцированная У-хромосома конъюгировала конец в конец с Х-хромосомой [Leonard, Deknudt, 1969].  $X_1X_2Y$ -хромосомы обнаружены у самцов двух африканских домовых мышей, не имеющих определенного систематического статуса и названных Маттеем *Mus minutoides ssp<sub>3</sub>* ("хромосомная форма 3") и "хромосомная форма 8" этого же вида [Matthey, 1965; Jotterand, 1972]. У *Mus minutoides ssp<sub>3</sub>* все аутосомы и Х-хромосома акроцентрические, но У-хромосома — крупный субметацентрик, образованный соединением акроцентрической исходной У-хромосомы и аутосомы. В мейозе самца настоящие хиазмы образуются между одним плечом У-хромосомы и  $X_2$ -хромосомой.

Множественные половые хромосомы  $X_1X_2Y$  найдены у самцов восьми видов мангустов из родов *Herpestes* и *Atilax* (*H. ichneumon*, *H. sanguineus*, *H. javanicus*, *H. auro-punctatus*, *H. edwardsi*, *H. fuscus*, *H. brachyurus*, *A. paludinosus*) [Fredga, 1965; Todd, Prossman, 1966; Ray-Chaudhuri et al., 1968; Fredga, 1970, 1972; Mittal, Kaul, 1975]. У мангустов *H. ichneumon* и *H. sanguineus* У-хромосома легко идентифицируется как крупная субтелоцентрическая хромосома с маленьким, но заметным вторым плечом. В мейозе настоящая Х-хромосома ( $X_1$ ) конъюгирует конец в конец с У-хромосомой, а  $X_2$  образует одну или две хиазмы с аутосомной частью У-хромосомы. Фредга [Fredga, 1970] отмечает определенную ориентацию тривалента и его правильное расхождение таким образом, что У отходит к одному полюсу клетки, а  $X_1$  и  $X_2$  — к другому. Поэтому мужские гаметы получаются сбалансированными.

У мангуста *H. auro-punctatus* У- и  $X_2$ -хромосомы идентифицируются труднее. В хромосомном наборе самок четыре крупные акроцентрические хромосомы с маленьким, но заметным вторым плечом. В наборе самцов одна из этих четырех хромосом вообще не обнаруживает второго плеча [Fredga, 1967]. Эту последнюю Фредга рассматривает как новую У-хромосому, результат соединения исходной У-хромосомы и аутосомы, что впоследствии было подтверждено изучением дифференциальной окраски хромосом [Fredga, 1972].

$X_1X_2Y$ -тип половых хромосом указан для пяти видов антилоп (*Bovidae*): двух видов лесных антилоп — большого куду *Strepsiceros strepsiceros* и ньялы *S. angasi*, а также у бонго *Taurotragus euryceros*, канны *T. oryx* и бушбока *Tragelaphus scriptus*. В хромосомном наборе ньялы легко идентифицируется непарная крупная субметацентрическая хромосома. Авторадиографическое исследование показало, что ее короткое плечо и проксимальная половина длинного плеча реплицируются поздно [Wurster, Benirschke, 1968]. Скорее всего эта позднеплицирующаяся часть представляет собой исходную У-хромосому. Рано реплицирующаяся дистальная часть длинного плеча, вероятно, аутосомного происхождения. У большого куду изучены не только митотические, но и мейотические и дифференциально окрашенные хромосомы [Wallace, Feirall, 1967, 1969; Wurster, 1972; Jorge et al., 1975; Buckland, Evans, 1978, 1978a]. У-хромосома этого вида образована тандемным слиянием двух хромосом неравной величины — исходной небольшой У и более крупной акроцентрической аутосомы [Buckland, Evans, 1978]. Половые хромосомы канны такие же, как у куду, за исключением небольших различий в проксимальной части

$X_2$  (аутосомы).  $X_1$ -хромосома бонго определена как крупный субметацентрик,  $Y$ -хромосома образована соединением с акроцентрической аутосомой.

Если на аутосому окажется транслоцированным только участок  $Y$ -хромосомы, то в наборе самца наряду с  $X$ - и  $Y$ -хромосомами ( $X_1 Y_1$ ) будут присутствовать две непарные хромосомы — одна с транслоцированным  $Y$ -участком ( $Y_2$ ), а другая исходная ( $X_2$ ). В этом случае система половых хромосом обозначается  $X_1 X_1 X_2 X_2 / X_1 X_2 Y_1 Y_2$ . Диплоидное число при этом не изменяется. Множественные половые хромосомы указанного типа описаны у мексиканского грызуна *Peromyscus melanophrys* [Zimmerman, 1974] и предполагались у двух видов полевок — *M. middendorffii* и *M. hyperboreus* [Ляпунова, Кривошеев, 1969]. В первом случае получены несомненные доказательства путем цитологического и автордиографического анализа митоза и мейоза большой выборки животных из пяти популяций, во втором данные нуждаются в уточнении.

**Соединение  $X$ - и  $Y$ -хромосом с аутосомной парой.** Рассмотренные в предыдущих двух разделах случаи транслокации одной аутосомы на  $X$ - или  $Y$ -хромосому убедительно доказывают сам процесс соединения половых хромосом с аутосомами и увеличение таким способом размеров половых хромосом. Интересно отметить, что до сих пор не известно случаев гетерозиготности самок по транслокационному соединению аутосом с половыми хромосомами. В любом случае самки остаются гомозиготными, их половые хромосомы либо вообще не изменяются ( $Y$ -аутосомное соединение), либо обе  $X$ -хромосомы оказываются перестроенными ( $X$ -аутосомное соединение). Очевидно, гетерозиготность заметно нарушает образование женских сбалансированных гамет и в эволюции вида быстро сменяется гомозиготностью. Напротив, самцы могут оставаться гетерозиготными длительное время (половые хромосомы  $X Y_1 Y_2$  или  $X_1 X_2 Y$ ), поскольку правильное расхождение тривалента в мейозе обеспечивает сбалансированность гамет. Даже гетерозиготность по транслокационным соединениям аутосом у млекопитающих сильнее нарушает гаметогенез самок, чем самцов (см. далее).

Теоретически нет каких-либо препятствий и к соединению второй аутосомы с половыми хромосомами, т.е. к соединению  $Y_2$  с  $Y_1$ -хромосомой и  $X_2$  с  $X_1$ . В результате исходные  $X$ - и  $Y$ -хромосомы увеличиваются в равной мере за счет соединения с гомологичными аутосомами, и хромосомы самцов возвращаются к нормальному для млекопитающих типу  $X Y$ .

#### Виды с недостаточно изученным определением пола и половыми хромосомами

Хромосомы яйцекладущих млекопитающих описывали неоднократно [Matthey, 1949; Brink, 1959; Vick, Jackson, 1967, 1967a]. Замечательно, что у самцов ехидны и утконоса как в соматических, так и в половых клетках нечетное число хромосом. Диплоидное число самки ехидны — 64 ( $XX$ ), самца — 63 ( $XO?$ ); самки утконоса — 54 ( $XX$ ), самца — 53 ( $XO?$ ).  $X$ -хромосомы ехидны — метацентрические, утконоса — субметацентрические, и создается впечатление полного отсутствия  $Y$ -хромосомы. Мейоз яйцекладущих млекопитающих до сих пор не изучен, так же как нет и

данных автордиографического анализа, поэтому не ясно, с чем мы имеем дело в данном случае — действительным отсутствием У-хромосомы или ее транслокацией на аутосому. Не исключено, что определение пола у яйцекладущих млекопитающих принципиально отличается от других млекопитающих. Следует отметить, что по кариотипу заметно определенное сходство их с крокодилами и черепахами [Bick, Jackson, 1967]. Между тем в этих группах рептилий отсутствуют гетероморфные пары хромосом и неизвестно сцепленных с полом генов [Ohno, 1967].

До сих пор не внесено окончательной ясности и в механизм определения пола у горной слепушонки *Ellobius lutescens*. В соматических и половых тканях этого вида диплоидное число равно 17, причем кариотипы самцов и самок полностью идентичны [Matthey, 1954; Воронцов и др., 1969]. Непарной всегда оказывалась самая мелкая в наборе метацентрическая хромосома (№ 9), составляющая около 5% от гаплоидного набора. Половой хроматин отсутствует в интерфазных ядрах самцов и самок, не обнаружено также какой-либо позднепликатирующейся хромосомы [Castro-Sierra, Wolf, 1967; Schmid, 1967]. Исходя из этого, непарную хромосому № 9 можно рассматривать как генетически активную эухроматинизированную Х-хромосому. В таком случае У-хромосома (или ее сегмент с полопределяющим фактором) должна быть транслоцирована на одну из аутосом. Однако в исследовании мейоза самца эта гипотеза не нашла подтверждения. В диплотене, диакинезе и метафазе одна непарная хромосома № 9 остается унивалентом и не конъюгирует ни с одной другой хромосомой [Matthey, 1964; Castro-Sierra, Wolf, 1967]. Правда, в пахитене половой пузырек, образованный этой хромосомой, ассоциирует с одним из нитевидных аутосомных бивалентов, но лишь в четвертой части всех просмотренных ядер [Castro-Sierra, Wolf, 1967]. Это весьма слабое доказательство гипотезы У-аутосомной транслокации, так как даже у видов с обычными Х- и У-хромосомами половой пузырек в пахитене часто ассоциирует с гетерохроматиновыми частями одного или нескольких бивалентов. Тем не менее нельзя полностью отбросить гипотезу У-аутосомной транслокации у горной слепушонки. Сегмент У-хромосомы, транслоцированный на аутосому, может быть настолько мал, что эта аутосома не конъюгирует с Х-хромосомой.

Гипотеза Х0 конституции самок горной слепушонки не может встретить каких-либо принципиальных возражений. Возможность плодовитости Х0-самок млекопитающих несомненна. В половых клетках самок горной слепушонки, очевидно, 17 хромосом и лишь одна Х-хромосома, так как Маттей отметил в диакинезе восемь бивалентов и один унивалент [Matthey, 1964]. По мнению Уайта [White, 1957a], непарная метацентрическая хромосома № 9 образована у самца соединившимися Х- и У-хромосомами, а у самки двумя Х-хромосомами. Согласно этой гипотезе, половина зигот (с 16 и 18 хромосомами) должна быть летальна. Многие факты свидетельствуют против этой гипотезы, в том числе идентичность морфологии хромосом № 9 у самок и самцов, близость размеров этой хромосомы к 5% от гаплоидного набора, отсутствие у самок полового хроматина.

Кариотип этого вида недавно был изучен с помощью дифференциальной окраски хромосом. У *E. lutescens* с территории Ирана обнаружены отличия в рисунке полос 1-й пары хромосом самца и самки [Maza, Sawyer, 1976].

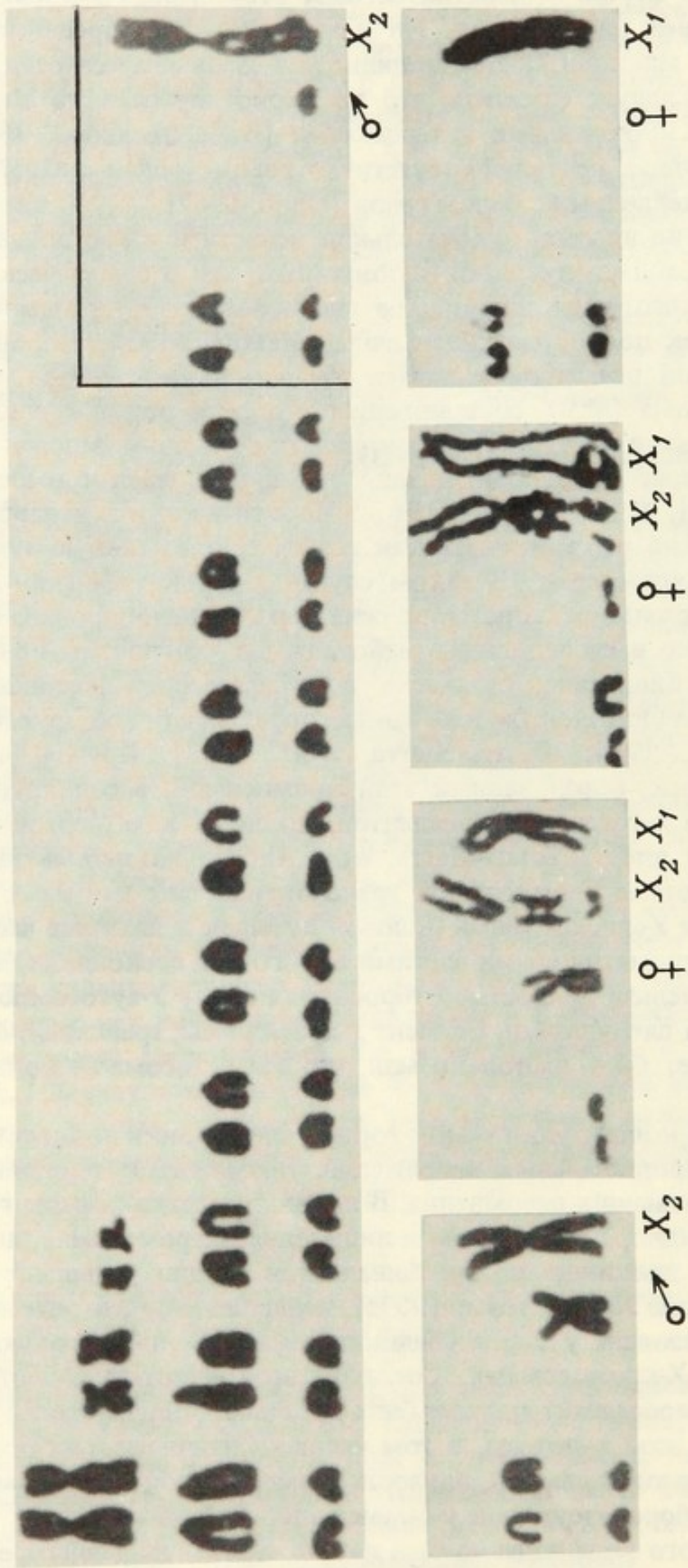


Рис. 18. Изменчивость половых хромосом в кариотипе китайской полевки [по Ковальской, Орлову, 1974]

Эти отличия позволили выделить У-элемент в составе этой хромосомы и идентифицировать его с прицентромерной  $p_1$ -полосой. Отмечено совпадение размеров, морфологии и рисунка G-окраски 9-й непарной хромосомы и X-хромосомы афганской слепушонки. Последний вид имеет обычную для млекопитающих систему половых хромосом с гетероморфными X- и Y-хромосомами.

У южноамериканского дикообразного грызуна туко-туко *Stenomys tisonax* в костном мозге самца найдена 61 хромосома, причем непарной оказалась крупная метацентрическая хромосома, сходная с X-хромосомой другого вида из этого рода [Reig, Kiblicky, 1968]. Возможно, что Y-хромосома в костном мозге элиминирована, как у некоторых бандикутов (см. выше), или транслоцирована на аутосому.

Необычные половые хромосомы обнаружены в соматических тканях у китайской полевки *Microtus mandarinus*. Пять исследованных из Бурятии и севера Монголии самцов имели крупную метацентрическую хромосому со вторичной перетяжкой (рис. 18). Эту хромосому с большой вероятностью можно идентифицировать как X-хромосому [Ковальская, Орлов, 1974]. В кариотипе пяти исследованных самок имеется точно такая же хромосома, обозначенная  $X_2$ , и другая, приблизительно равная ей по величине, но акроцентрическая ( $X_1$ ). Более того, в кариотипе трех самок  $X_2$ -хромосома вообще отсутствовала. Гетероморфизм предполагаемых X-хромосом китайской полевки можно объяснить перицентрической инверсией, а отсутствие  $X_2$ -хромосомы в наборах некоторых самок — ее элиминацией в соматических тканях, таких, как костный мозг, селезенка. Представляло бы интерес исследовать овариальную ткань таких самок. Вполне возможно, что в их половых клетках окажется нормальный набор с обеими X-хромосомами. Анализ этого случая, проведенный на тотально окрашенных препаратах, затрудняется также некоторым полиморфизмом аутосом.

Множественные половые хромосомы описаны у северного подвида индийской древесной мыши *Vandeleuria oleracea* [Sharma, Raman, 1972]. Набор половых хромосом в соматических и половых клетках самцов представлен  $X_1 X_2 Y$ -хромосомами, в соматических клетках самок —  $X_1 X_1 X_2$ . Обе X-хромосомы маленькие, лишь в сумме их длина составляет 5,5% от гаплоидного набора. Изучение дифференциальной окраски показало, что  $X_1$  и  $X_2$  есть части разделенной в силу каких-то причин единой X-хромосомы [Raman, Sharma, 1976]. Об этом же свидетельствует сравнение с кариотипами южного подвида, имеющего конституцию XX у самок и XY у самцов [Prakash, Aswathanarayana, 1976] и на одну хромосому меньше в диплоидном наборе ( $2n = 28$  вместо  $2n = 29$ ). Однако механизм и функциональное значение фрагментации исходной X-хромосомы неясны.

Принципиально новый механизм определения пола, не сводимый ни к одному из известных до сих пор у млекопитающих, обнаружен у леммингов. У копытного лемминга *Dicrostonyx t. torquatus* Pall. самки имеют две X-хромосомы, гомоморфные ( $X_1 X_1$ ) либо гетероморфные ( $X_1 X_2$ ). В наборе самцов присутствуют наряду с Y-хромосомой также две X-хромосомы, причем только гетероморфные [Гилева, 1973]. В мейозе половые хромосомы самца образуют тривалент, в котором Y-хромосома ассоциирует с коротким плечом  $X_2$  хромосомы по типу конец в конец. Высказано предположение о том, что обе X-хромосомы "истинные", т.е. не обязаны

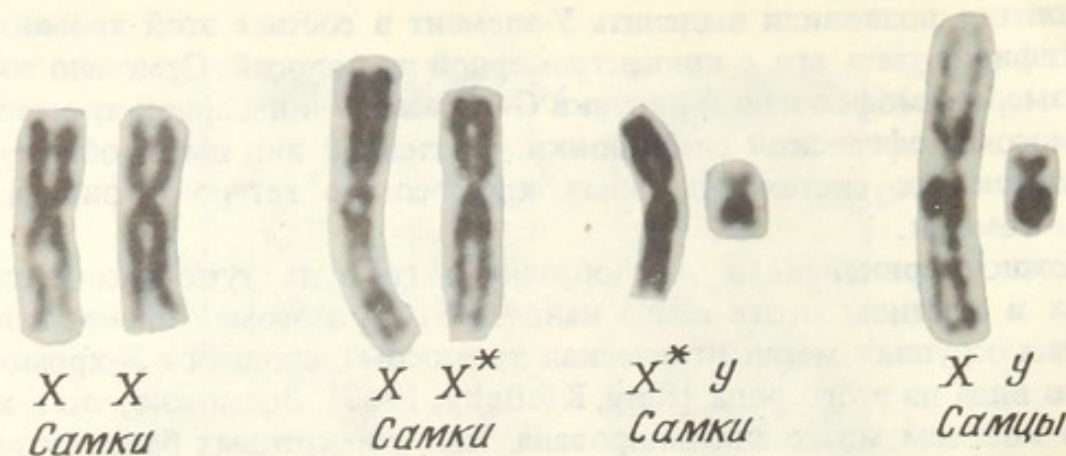


Рис. 19. Половые хромосомы лесных леммингов *Myopus schisticolor* (фот. А.И. Козловского)

своим происхождением транслокационному соединению с аутосомой. В таком случае следует ожидать обнаружение больших количеств конститутивного гетерохроматина в одной или обеих X-хромосомах. У другого подвида — *D.t.chionoraes* самцы не имеют цитологически идентифицируемой Y-хромосомы. Оба пола содержат в хромосомном наборе по две X-хромосомы, обнаруживающие гетероморфизм [Гилева, 1975].

У лесного лемминга *Myopus schisticolor* (рис. 19) ситуация в некотором роде обратная только что описанной. Самки этого вида могут иметь как "нормальные" половые хромосомы (XX), так и мужской набор половых хромосом (XY). Наличие именно Y-хромосомы, а не делеции или другой структурной перестройки X-хромосомы, доказано с помощью методов дифференциальной окраски хромосом и автордиографии [Fredga et al., 1976]. Самки XY производят яйцеклетки только одного типа, с X-хромосомой, и фенотипически и по репродуктивной функции не отличаются от XX-самок. Гетероморфизм X-хромосом обнаружен и у этого лемминга. Короткие плечи двух типов X-хромосом (X и X\* в обозначении авторов исследования) отличаются по величине и рисунку G-полос. Y-хромосома у самок сочетается только с X\*-хромосомой, что позволяет предположить наличие некоего фактора, локализованного в этой хромосоме и инактивирующего самцовый эффект Y-хромосомы [Herbst et al., 1978].

Перечисленные виды интересны прежде всего в плане изучения регуляции генетической активности половых хромосом млекопитающих и механизма дозовой компенсации. Не исключено, что конкретные формы реализации этого механизма многообразны и обеспечиваются как на генном, так и на хромосомном уровне, в последнем случае не без участия гетерохроматина. Не следует, вероятно, упускать из вида и то обстоятельство, что универсальная для млекопитающих система половых хромосом  $XX_{\text{♀♀}}/XY_{\text{♂♂}}$  претерпела определенные эволюционные превращения, прежде чем стать таковой, и возможно обнаружение тех или иных стадий ее эволюции как своего рода атавизмов. Главное же значение особенностей кариотипа, в том числе и особенностей половых хромосом, состоит в том, что они являются неотъемлемой частью генетических систем соответствующих видов и потому образуют единство с особенностями их популяционной структуры, экологии и физиологии. Отклонения в системе половых хромосом неизбежно сказываются на генотипическом составе потомства и



тем самым вносят вклад в регуляцию численности популяции и ее половой структуры. ХО/ХО?? система половых хромосом у горной слепушонки, по-видимому, является средством цитогенетической регуляции численности потомства за счет увеличения пренатальной гибели по сравнению, например, с нероющими видами микротин [Vorontsov, 1973]. У леммингов своеобразие половых хромосом связывают с регуляцией соотношения полов. Сдвиг этого соотношения в пользу самок показан для *Myopus schisticolor* [Kalela, Oksala, 1966] и для неарктического копытного лемминга *D.t.stevensoni* [Rausch, Rausch, 1972], хотя вызван он, скорее всего, неодинаковыми причинами.

## ГЛАВА V

### КАРИОТИП КАК ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК

Таксономическими называют признаки, по которым отличаются любые группы организмов, имеющие определенный ранг в иерархической классификации, от подвида до типа. То, что кариотип в определенных случаях может быть признаком таксономическим, стало ясно уже после первых работ по сравнительной кариологии растений и животных и в сущности никем и никогда не оспаривалось. Так, первые работы по сравнительной кариологии млекопитающих показали, что кариотип может быть не только видовым признаком, но и характерным признаком таких крупных таксонов, как сумчатые и плацентарные млекопитающие [Painter, 1925]. Действительно, в настоящее время, когда описаны хромосомные наборы почти половины видов млекопитающих, не возникает сомнений, что кариотип во многих случаях, хотя и не всегда, может быть видовым признаком и реже признаком таксонов подвидового или надвидового ранга.

подавляющее большинство видов млекопитающих отличается числом или формой хромосом либо особенностями дифференциальной окраски от систематически близких видов (см. Приложение). Известно немало случаев межпопуляционных хромосомных различий. Некоторые роды млекопитающих также характеризуются определенным диплоидным числом или определенной структурой кариотипа. До сих пор кариотип практически не использовался в качестве диагностического признака семейств и отрядов, однако применение дифференциальной окраски открывает возможности для диагностики и на высших таксономических уровнях. Так, консерватизм рисунка G-полос хромосомных плеч продемонстрирован в пределах подсемейства *Microtinae* (Rodentia), в семействах *Mustelidae* и *Canidae* (Carnivora).

Увеличение разрешающей способности кариологического анализа с помощью дифференциальной окраски хромосом позволяет использовать некоторые особенности хромосомного набора не только как показатели различий низших таксонов (подвидовых и видовых), но и как показатели родства при объединении видов в роды и установлении родственных связей высших таксонов.

Известно, что "признаков, которые бы недвусмысленно указывали на ранг данной категории, не существует" [Майр, 1968]. Поиски универсального видового признака совершенно бесперспективны. Вместе с тем те

особенности, которые имеют непосредственное отношение к видовым изолирующим механизмам, чаще других оказываются полезными в трудных таксономических ситуациях, когда возникает вопрос, следует ли выделять какой-либо таксон в самостоятельный вид. Поскольку хромосомные различия имеют непосредственное отношение к видовым изолирующим механизмам (нарушение мейоза у гибридов и как следствие их бесплодие), то они в первую очередь оказываются полезными именно на видовом уровне.

Применительно к четырем уровням работы систематика с таксонами: 1) распознавание подвидов; 2) различение близкородственных видов и видов-двойников; 3) группировка родственных видов в роды и 4) установление взаимоотношений высших таксонов [Мейер, 1971] — кариологические данные находят наибольшее применение на втором, а также первом уровнях. На уровнях третьем и четвертом они играли до сих пор второстепенную роль, однако в настоящее время ситуация меняется. Кроме того, они могут быть успешно использованы для прослеживания родственных связей, в первую очередь в пределах надвида или подрода, но оказываются полезными также на уровне семейств и отрядов.

Долгое время казалось, что вряд ли когда появится необходимость использовать кариотипы млекопитающих в качестве диагностических и ключевых признаков. Действительно, хромосомные признаки весьма неудобны как для определения, так и в обычной музейной работе. Тем не менее в последние годы появилась необходимость использовать кариотип при диагнозе и в определительных ключах. Речь прежде всего идет о тех видах (симпатрических или аллопатрических), а также внутривидовых хромосомных формах, которые лишены каких-либо иных удобных морфологических различий и для которых кариотип остается единственным или наиболее достоверным диагностическим признаком. Случаи такого рода нельзя назвать редкими, так как только для млекопитающих нашей фауны их можно насчитать десятками. При описании нового вида обыкновенной полевки *Microtus subarvalis* sp.n. появилась необходимость не только использовать кариотип в качестве основного диагностического признака, но и депонировать хромосомные препараты вместе с типовым экземпляром [Мейер и др., 1972a]. Кариотип использован как основной диагностический признак при выяснении распространения и биотопической приуроченности полевок Максимовича (*Microtus maximowiczii* Schrenk) и восточной (*M. fortis* Büchn.) в Забайкалье [Орлов и др., 1974], обыкновенной (*M. arvalis* Pall.) и монгольской (*M. mongolicus* Radde) в МНР [Швецов и др., 1981], обыкновенной (*M. arvalis* Pall.) и киргизской (*M. kirgizorum* Ogn.) в юго-восточном Казахстане [Мейер, Яценко, 1980].

Используя кариотип в качестве таксономического признака, систематик неизбежно сталкивается с вопросом о том, как следует оценивать сходство (или различие) кариотипов. Конечно, о близости кариотипов можно судить по диплоидным числам или любым другим признакам кариотипа, например по числу морфологически сходных элементов. Однако это формальный подход. Различия кариотипов возникают в результате тех или иных хромосомных перестроек, или мутаций, и о сходстве кариотипов следует судить прежде всего по числу таких мутаций.

## 1. КАРИОТИП И АДАПТАЦИЯ

Возможности использования тех или иных признаков в таксономических исследованиях во многом зависят от того, в какой мере они подвержены адаптивному действию отбора. Любые различия кариотипов в конечном счете обусловлены определенным числом хромосомных мутаций. К сожалению, причины, по которым хромосомные мутации распространяются в популяциях млекопитающих, остаются совершенно невыясненными. Все-таки можно допустить с большой уверенностью, что по крайней мере некоторые хромосомные мутации у млекопитающих не являются селективно нейтральными и не подвержены одному лишь отрицательному отбору.

Еще в 40-х годах исследованиями Н.П. Дубинина, Г.Г. Тинякова и Т. Добржанского было установлено, что инверсии у дрозофил имеют определенное приспособительное значение и подвергаются действию естественного отбора. Так, особи *D. funebris* с нормальными хромосомами и с инверсиями обладают различной приспособленностью и по-разному выживают в зависимости от условий зимовки. Распространение инверсий в популяциях этого вида связано с конкретными условиями зимовки популяций, например сельских и городских, и климатическими факторами. Географические, высотные и сезонные изменения инверсий обнаружены и у других видов *Drosophila*.

Адаптационное значение хромосомных перестроек изучалось в основном на двукрылых и прямокрылых, в популяциях которых часто встречаются инверсии. Известно, что инверсия, захватившая какой-то блок генов, препятствует на этом участке кроссинговеру и, следовательно, рекомбинации генов. Захваченный инверсией участок хромосомы оказывается как бы изолированным от гомологичных участков нормальных хромосом. Такие изолированные блоки генов могут эволюционировать в известной мере независимо, и если некоторые сочетания генов в них окажутся благоприятными, то быстро подхватываются отбором. Таким образом, адаптационное значение инверсий неспецифично в том смысле, что роль играет не перестройка, но интегрированные ею определенные генные сочетания. Естественно, что не только инверсии, но и любые другие хромосомные мутации, препятствующие кроссинговеру в перестроенных сегментах хромосом, могут действовать аналогично.

Следует ожидать, что некоторые хромосомные мутации у млекопитающих, например инверсии, имеют такое же адаптивное значение. Форд предполагает, что такая широко распространенная у млекопитающих мутация, как центрическое соединение, способна подавлять кроссинговер вблизи центромера у гетерозигот и, следовательно, способствовать сохранению некоторых генных сочетаний [Ford, 1970]. Появление гетерохроматинового блока также, по-видимому, сказывается подобным образом.

Хромосомные мутации могут не только изменять положение генов, но и вести к количественным изменениям в хромосомах (делеции — дубликации). Адаптивное значение таких перестроек также весьма вероятно. Во всяком случае, тот факт, что в популяциях млекопитающих обнаружен полиморфизм по хромосомным мутациям, уже исключает их селективную нейтральность.

Иное дело, если вопрос ставится не об адаптивном значении отдельных

хромосомных мутаций, но таких особенностей хромосомного набора, как число хромосом, соотношение числа двуплечих и одноплечих хромосом и пр. Любой кариотип представляет собой конечный результат весьма длительной цепи последовательных хромосомных перестроек. И если адаптивное значение отдельных хромосомных мутаций вполне вероятно, то их суммарный результат, т.е. данный кариотип, совершенно не обязательно должен иметь какой-либо определенный адаптивный смысл. Этот вывод неизбежно следует из отмеченной выше неспецифичности приспособительного значения таких особенностей кариотипа, как большее или меньшее число хромосом, преобладание в наборе метацентрических или акроцентрических хромосом, и любых других. Правда, число хромосом, характеризующее число групп сцеплений генов, может иметь и самодействующее приспособительное значение, но опять-таки совершенно неспецифическое. Так, если допустить, что у некоторых видов высокое число групп сцеплений (хромосом) и, следовательно, высокая комбинативная изменчивость поддерживаются отбором, то в каждом случае причины этого могут быть совершенно разными. Вывод о том, что кариотип или какие-то его общие признаки не подвержены непосредственному адаптивному действию отбора [Воронцов, 1958], кажется в настоящее время, безусловно, правильным.

## 2. ПОДВЕРЖЕННОСТЬ ПАРАЛЛЕЛИЗМАМ

Эволюция хромосомного набора млекопитающих совершается на основе сравнительно немногих типов хромосомных мутаций, рассмотренных в предыдущей главе. Это обстоятельство, а также относительная морфологическая простота хромосомного набора (небольшое число признаков, которые можно использовать в сравнительной кариологии) создают вероятность параллельного возникновения сходных черт кариотипа у отдаленных видов.

Действительно, любой отдельно взятый признак кариотипа может возникнуть независимо (конвергентно или параллельно) в разных группах млекопитающих. Это касается диплоидного числа, преобладания в кариотипе акроцентрических или метацентрических хромосом, возникновения множественных половых хромосом и многих других особенностей. Так, диплоидное число 46 свойственно не только человеку, но известно в настоящее время у восьми видов летучих мышей, 20 видов приматов, 48 видов грызунов, одного вида непарнокопытных, четырех видов парнокопытных. Кариотипы, составленные из одних акроцентрических хромосом, можно найти в отрядах приматов, парнокопытных, хищных и грызунов. Множественные половые хромосомы типа  $XU_1U_2$  свойственны по меньшей мере 41 виду млекопитающих из семи отрядов.

В разных родах и подродовых группах песчанок (*Gerbillinae*) встречаются виды, хромосомные наборы которых образованы большим числом акроцентрических хромосом, как у малоазийской песчанки (*Meriones tristrami* Thos.) ( $2n = 72$ ), и виды с небольшим числом метацентрических хромосом, как у песчанки Виноградова (*M. vinogradovi* Heptn.) ( $2n = 44$ ) и большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) ( $2n = 40$ ). Сходство кариотипов последних видов, несомненно, следует рассматривать как

пример параллелизма. Такие кариотипы могли возникнуть независимо из исходного кариотипа с большим числом акроцентрических хромосом (как у малоазиатской песчанки) в результате соединения акроцентрических хромосом в метацентрические.

Из западной Европы известна морфа обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. с 22 аутосомами, среди которых четыре пары акроцентрические и семь пар мета- и субметацентрических [Meylan, 1964, 1965]. Обыкновенные бурозубки из Кемеровской, Томской и Новосибирской областей Западной Сибири также имеют 22-аутосомные наборы [Орлов, Козловский, 1969; Fedyk, Ivanitskaya, 1972; Král, Radjabli, 1974]. Однако уже морфометрическое сопоставление хромосомных наборов тех и других показывает, что европейские и западносибирские формы негомологичны [Орлов, Козловский, 1969]. Анализ дифференциально окрашенных хромосом полностью подтвердил это мнение [Král, Radjabli, 1974]. Исходным для обеих форм мог послужить кариотип с 30 аутосомами. Именно такие обыкновенные бурозубки известны из Французских Альп [Meylan, 1965]. Уменьшение числа аутосом до 22 в эволюции обыкновенной бурозубки произошло в результате соединений акроцентрических хромосом в метацентрические. Вследствие разобщенности и географической удаленности популяций Европы и Западной Сибири этот процесс протекал у них несколько по-разному. Соединения акроцентрических хромосом происходили в ином порядке и последовательности. В результате параллельно возникли сходные, с одинаковым числом аутосом, но не гомологичные кариотипы, поскольку некоторые внешне похожие пары метацентрических хромосом возникли в той и другой популяциях по-разному, из различных пар акроцентрических хромосом.

Возможность появления сходных, но не гомологичных кариотипов убедительно показана Гроппом с соавторами при исследовании популяций домовых мышей Швейцарии [Gropp et al., 1972]. В исходном кариотипе домовых мышей 40 акроцентрических хромосом. Транслокационные соединения этих хромосом могут уменьшать диплоидное число, при этом в наборе появляются метацентрические хромосомы. Так, одно транслокационное соединение в гетерозиготном состоянии уменьшает диплоидное число до 39 (появляется один метацентрик), это же соединение в гомозиготном состоянии уменьшает  $2n$  до 38 (два метацентрика), два транслокационных соединения в гомозиготном состоянии сводят число хромосом к 36 (в том числе образуются четыре метацентрика) и т.д. В разных популяциях домовых мышей Швейцарии были найдены следующие диплоидные числа (в скобках число метацентриков): 40(0), 39(1), 38(2), 35(5), 33(7), 28(12), 26(14). Используя методику дифференциальной окраски хромосом, удалось показать, что в разных популяциях снижение диплоидного числа происходит в результате различных транслокаций. Так, если в популяции "долины Брегаллия" были найдены две транслокации — 11-й и 10-й, 10-й и 1-й пар акроцентрических хромосом, то в популяции "Хиавенна" транслокации 11—10, 12—4 и 17—16-й пар. Поэтому и оказывается возможным появление сходных, но не гомологичных кариотипов в разных популяциях.

Слияния одинаковых акроцентриков, но в различных сочетаниях, приводящие к образованию морфологически сходных, но не идентичных двупле-

чих хромосом, прослежены в некоторых родах и семействах млекопитающих при изучении методами дифференциальной окраски. Среди таковых можно назвать хомячков рода *Phodopus* [Раджабли, Графодатский, 1977] и полорогих *Bovidae* [Benirschke et al., 1972; Buckland, Evans, 1978].

Полное совпадение кариотипов вообще встречается довольно редко и является указанием близкого родства форм с одинаковыми кариотипами и низких темпов их кариотипической дивергенции, что в каждом отдельном случае может быть вызвано совершенно разными причинами. Так, полное совпадение кариотипов персидской белки *Sciurus (Tenes) persicus* и некоторых белок других подродов из широколиственных лесов востока Северной Америки, *S. (Parasciurus) niger*, *S. (Neosciurus) carolinensis* и др., на что обратили внимание Н.Н. Воронцов и Е.А. Ляпунова [1972], несомненно, объясняется родством этих столь географически удаленных видов. У китообразных (*Cetacea*) сходство кариотипов в шести случаях из девяти распространяется не только на внешние морфологические характеристики, но и на характер репликации, рисунок G- и C-окраски хромосом [Arnason, 1974]. Сходная ситуация отмечается и для ластоногих *Pinnipedia* [Arnason, 1974a]. Кариотипическая стабильность в этих группах, по-видимому, находится в соответствии с особенностями эволюции обоих отрядов, имеющей консервативный характер, и основными чертами их биологии [Arnason, 1974b].

Следует подчеркнуть, что еще практически ничего не известно о случайности появления тех или иных морфологических типов хромосом, а может быть и типов хромосомных наборов. Статистический материал лишь показывает, что различные морфологические типы хромосом неравнозначны [Imai, 1975].

Внешне неотличимые хромосомы образуются в результате различных типов тандемных слияний (см. главу II), что также может быть проявлением тенденции к сохранению "упаковки" генетического материала скорее, чем его содержания. Совершенно очевидно, что входящие в состав клеточного ядра хромосомы одновременно, хотя и опосредованно, должны испытывать определенное селекционирующее воздействие системы клетки в целом, причем не только на функциональном, но и на морфологическом уровнях.

### 3. ДИСКРЕТНЫЙ ХАРАКТЕР КАРИОЛОГИЧЕСКИХ РАЗЛИЧИЙ

Практическое применение концепции вида как группы скрещивающихся популяций на практике весьма затрудняется тем, что часто бывает трудно решить, какие популяции действительно скрещиваются и интерградируют, а какие — нет. Эта трудность особенно усугубляется в систематике млекопитающих, где диагностическими признаками видов нередко, а подвидов — почти всегда служат количественные показатели. Поэтому переходы между подвидами и гибридные зоны обычно улавливаются у млекопитающих с большим трудом.

Таксономические признаки, будь то морфологические, поведенческие или любые другие, всегда имеют весьма сложную генетическую природу и, за редкими исключениями, недоступны для генетического анализа. Систематику, занимающемуся исключительно классификацией, это обстоятель-

ство кажется несущественным. Однако во многих эволюционных исследованиях выяснение генетической природы и наследуемости признаков приобретает первостепенный интерес. Сведения такого рода необходимы для диагностики межвидовых гибридов, исследования зон первичной и вторичной интерградации. Между тем весьма трудно доказать или отвергнуть возможность гибридизации в природе некоторых видов млекопитающих. Например, довольно трудно выяснить, существуют ли переходные гибридные популяции на стыке ареалов европейского, крапчатого и малого сусликов, или это кажущееся явление, основанное на гомологичной изменчивости. Весьма ненадежен диагноз и многих других межвидовых гибридов, например, соболя и лесной куницы, лесного и степного хорей, норки и хоря. В недалеком прошлом длительно дискутировались вопросы о гибридах коз с баранами и зайцев с кроликами.

Если нет сведений о характере наследуемости таксономических признаков, то при диагностике гибридов обычно предполагают промежуточную наследуемость. Во многих случаях это действительно оправдывается, хотя ясно, что далеко не все признаки наследуются по промежуточному типу. Например, по промежуточному типу наследуется строение желудка у межвидовых гибридов красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) с рыжей (*C. glareolus*) и тяньшанской (*C. frater*) с лесными полевыми [Орлов, 1968]. Левый отдел желудка тяньшанской и рыжей полевок выстлан железистым эпителием (пилорические и фундальные железы). У красной полевки сохраняются лишь фундальные железы, остальная часть левого отдела, так же как и весь правый отдел, выстлана роговым эпителием. В желудке гибридов часть области пилорических желез замещена роговым эпителием, что хорошо заметно и при наружном осмотре по положению складочки, разделяющей железистый и роговой эпителий. В то же время гибриды ♀ *C. frater* × ♂ *C. rutilus* наследуют форму черепа и окраску красной полевки, гибриды комбинации ♀ *C. frater* × ♂ *C. glareolus* наследуют окраску рыжей полевки, а в реципрокной комбинации промежуточны по окраске.

Привлечение цитогенетических методов снимает многие спорные вопросы диагностики гибридов и зон интерградации. Дискретность хромосомных различий, а также то обстоятельство, что они строго и просто наследуются, весьма расширяет область применения цитогенетических методов в систематике и эволюционных исследованиях. Любые различия кариотипов являются следствием большего или меньшего числа хромосомных мутаций. Поэтому кариологические различия всегда носят дискретный характер. Редкими исключениями из этого правила могут быть лишь случаи уменьшения или увеличения длины хромосом в результате повторяющихся мелких делеций — дупликаций.

Во всех случаях, когда исходные формы имеют какие-то отличия хромосомных наборов, например, в числе хромосом или морфологии хотя бы одной пары хромосом, гибриды первого поколения легко выявить по кариотипу. Имеется также возможность обнаружить по кариотипу часть гибридов от возвратных скрещиваний. Изучение кариотипов параллельно с гибридологическим анализом нашло особенно широкое применение в систематических исследованиях полевок (В.Н. Орлов, М.Н. Мейер, В.М. Малыгин, Ю.М. Ковальская и др.). Дискретный характер кариотипических различий позволил уточнить видовые границы в группе обыкновенных

[Мейер и др., 1969; Малыгин, Орлов, 1974] и серых полевок [Мейер, 1968; Орлов, Ковальская, 1978; Ковальская, Соколов, 1980; Голенищев, Раджабли, 1981].

Имеется полная возможность проверить по хромосомам гибридное происхождение тех особей, которые подозреваются в качестве межвидовых гибридов. Например, по хромосомам можно не только выявить гибриды коз с баранами и зайцев с кроликами, но и отличить гибриды диких и домашних свиней, диких и домашних азиатских буйволов, лошади Пржевальского и домашних лошадей, лесного и степного хорей и многих других. Легко диагностировать гибриды европейского ( $2n = 40$ ) и крапчатого ( $2n = 34$ ) сусликов или последнего с малым сусликом ( $2n = 36$ ). Гибриды европейского и крапчатого сусликов должны иметь диплоидное число, равное 37. Естественная гибридизация и существование гибридных популяций этих видов маловероятны, так как гибриды первого поколения должны быть бесплодными. Зато возможна естественная гибридизация крапчатого и малого суслика на стыке их ареалов. При сравнении кариотипов естественных и гибридной популяций двух американских сусликов (*Spermophilus mexicanus* и *S. tridecemlineatus*) обнаружен определенный процент гибридов как первого поколения, так и от возвратного скрещивания в гибридной популяции [Zimmerman, Gothran, 1976]. Хромосомные различия горных баранов группы муфлона ( $2n = 54$ ) и группы уриала ( $2n = 58$ ) позволили установить гибридную зону между этими формами по хребту Эльбурс [Nadler et al., 1971; Воронцов и др., 1972].

Значительные кариологические отличия как по морфологии хромосомного набора, так и по рисунку дифференциальной окраски обнаружены между белогрудым ежом (*Erinaceus roumanicus* Barr-Ham.) и обыкновенным (*E. europaeus* L.) [Kral, 1967; Geisler, Gropp, 1967; Орлов, 1969; Mandahl, 1978]. Если между этими формами существует гибридная зона, то в будущем ее удастся установить.

#### 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРИОТИПА

Обращаясь к тому или иному признаку, систематик прежде всего интересуется его изменчивостью. Признаки, подверженные большой изменчивости, малопригодны в таксономических исследованиях.

##### Частота спонтанных хромосомных мутаций у млекопитающих

Относительно частот хромосомных мутаций у млекопитающих в настоящее время известно еще слишком мало. Фактически цитогенетические исследования популяций млекопитающих еще только начинаются. Современные методы приготовления митотических и мейотических хромосомных препаратов позволяют развернуть такие исследования в больших масштабах. Вместе с тем вряд ли следует планировать описания кариотипов большого числа особей одного вида только ради определения частоты возникновения хромосомных перестроек. Более целесообразно накапливать такого рода информацию попутно или суммировать данные разных исследователей.

Замечательна стабильность кариотипа в самых разных тканях. У домо-



вых мышей, например, исследованы хромосомы клеток костного мозга, селезенки, лимфатических узлов, печени, почек, зубной железы, пейеровских бляшек, роговицы, эпителия кишечника, семенников и яичников. Везде митотические хромосомы оказались постоянными.

Сотни особей обследованы цитогенетически у весьма немногих видов млекопитающих. Помимо лабораторных животных — домашней мыши *Mus musculus* и пасюка *Rattus norvegicus* разными авторами собран в общей сложности обширный материал по обыкновенной бурозубке *Sorex araneus*, обыкновенным полевкам *Microtus arvalis* и *M. subarvalis*, черной крысе *Rattus rattus*, диким домовым мышам *M. musculus* и *M. poschiavinus*, крупному рогатому скоту. Несколько десятков тысяч индивидуумов проанализировано у человека. Во всех случаях исследователи подчеркивают крайне низкую частоту повторных хромосомных мутаций.

Следует отметить, что большинство данных по этому вопросу получено еще до широкого внедрения методов дифференциальной окраски в хромосомный анализ. При рутинном исследовании соматических тканей обнаруживали анеуплоидию, неравные обмены (транслокации), перичентрические инверсии и делеции. Суммарная частота таких мутаций в популяциях исследованных видов измеряется сотыми и десятими долями процента. Так, при хромосомном обследовании 1020 взрослых людей, отобранных случайно из разных групп населения, лишь у пяти (0,5%) были найдены хромосомные перестройки [Hamerton, 1971]. Близкие цифры получены и при исследовании популяции новорожденных: хромосомные aberrации найдены в 0,56% случаев из 43558 проанализированных [см. обзор: Hsu, Hirschhorn, 1977]. Среди 5460 домашних мышей, исследованных в лаборатории Форда, лишь три (или 0,05%) оказались с хромосомными мутациями (у всех анеуплоидия по половым хромосомам) [Ford, 1970]. Домовые мыши с диплоидным числом 39 вместо 40 и XO-половыми хромосомами спонтанно встречаются с частотой одна особь на сто, т.е. 0,1%, а мыши с 41 хромосомой и половыми хромосомами XXУ с частотой 1/5000 (0,02%) [Ford, 1970]. С помощью методов дифференциальной окраски удается выявлять большое число хромосомных aberrаций, в частности у человека и мыши, однако в целом картина остается такой же.

Таким образом, частота спонтанного мутирования в популяциях млекопитающих настолько мала, что не может как-либо отразиться на использовании кариотипа в качестве таксономического признака. Даже принимая во внимание известные на сегодня случаи хромосомного полиморфизма (см. ниже), следует охарактеризовать кариотип как один из наименее изменчивых таксономических признаков.

### Хромосомный полиморфизм млекопитающих

В цитогенетической литературе термину "хромосомный полиморфизм" часто придают неоправданно широкий смысл, обозначая им любого вида хромосомную изменчивость — от отдельных хромосомных мутаций до географических изменений кариотипа. Мы будем употреблять этот термин в его традиционном и точном определении, понимая под полиморфизмом существование в популяции нескольких хромосомных форм (морф) в таком соотношении, что эти формы нельзя отнести к повторным мутациям.

В популяциях млекопитающих встречаются разнообразные типы хромосомного полиморфизма. Полиморфизм по числу хромосом чаще связан с робертсоновскими перестройками (в этом случае основное число плеч NF у всех кариотипических вариантов остается неизменным), но может быть вызван тандемными слияниями: либо вариациями добавочных хромосом (в обоих случаях изменяется значение NF). Полиморфизм, обусловленный морфологическими изменениями хромосом, также может быть следствием различных перестроек, в том числе перичентрических инверсий и вариаций конститутивного гетерохроматина. Довольно редко внутрипопуляционный полиморфизм имеет комплексный характер, будучи связан с целым рядом хромосомных перестроек.

### **Полиморфизм по перестройкам типа центрического соединения хромосом**

В настоящее время этот тип хромосомного полиморфизма считается наиболее распространенным среди млекопитающих, хотя случаев, строго доказанных по дифференциальной окраске хромосом, известно пока относительно немного.

Одним из немногих видов, у которых интенсивно изучался и изучается внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм, является обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) [Sharman, 1956; Matthey, Meylan, 1961; Meylan, 1964, 1965; Орлов, Козловский, 1969; Козловский, 1970, 1972; Fedyk, Ivanitskaya, 1972; Fredga, 1970; Meylan, Hausser, 1973; Fredga, Nawrin, 1977]. В отдельных популяциях этого вида число аутосом изменяется на два, три и даже пять, в то же время многие популяции хромосомно мономорфны. Колебания числа аутосом в популяциях этого вида объясняются соединениями акроцентрических хромосом в метацентрические, хотя некоторые авторы допускают и обратную мутацию. Ряд особенностей хромосомного набора обыкновенной бурозубки позволяет с уверенностью говорить именно о транслокационных соединениях акроцентрических хромосом. Прежде всего об этом свидетельствуют множественные половые хромосомы самцов, о которых говорилось в предыдущей главе.

Минимальное диплоидное число у самок обыкновенной бурозубки равно 20, у самцов — 21, число плеч хромосом всегда равно 40. В этом случае все девять пар аутосом мета- или субметацентрические. Если заходит речь о полиморфизме одной из пар аутосом, то имеется в виду, что в кариотипах она может быть представлена тремя вариантами: 1) обе хромосомы мета- или субметацентрические; 2) одна хромосома мета- или субметацентрическая и две более мелкие акроцентрические (в мейозе они образуют аутосомный тривалент); 3) четыре мелкие акроцентрические хромосомы. В целом по ареалу полиморфными оказываются хромосомы третьей — восьмой пар аутосом. Хромосомы 1, 2, 9-й пар и половые хромосомы не проявляют полиморфизма. При полиморфизме всех шести пар аутосом в диплоидных наборах у самцов может быть до 33 хромосом, а у самок до 32. Бурозубки с такими диплоидными числами найдены в природе [Meylan, 1964, 1965]. Обычно, однако, хромосомный полиморфизм в одной популяции ограничен одной—двумя, реже тремя или четырьмя [Kral, Radjabli, 1974] парами.

В таких популяциях отдельно взятое животное, как правило, полиморфно только по одной из аутосомных пар.

Из большого числа проанализированных популяций лишь некоторые изучены с применением дифференциальной окраски хромосом. Это одна западносибирская (новосибирская [Král, Radjabli, 1974]), одна восточно-европейская (Беловежская Пуща [Fredga, Nawrin, 1977]), несколько популяций из Северной Европы (финляндская и лапландская [Halkka et al., 1974], шведские из северной, центральной и южной частей страны [Fredga, Nawrin, 1977]) и одна центральноевропейская (Ульм [Olert, Schmid, 1978]).

Каждая из популяций, за исключением лапландской и финской, отличается своей, уникальной комбинацией хромосомных плеч, из которых образованы мета- и субметацентрические хромосомы третьей — восьмой пар. Лишь одна из этих пар представлена сочетанием одних и тех же элементов (4-я по номенклатуре Фредги и Наврина) [Fredga, Nawrin, 1977]. Отдельные пары могут быть идентичными в разных популяциях, например 3-я и 5-я — в центральной и южной шведских популяциях, 5-я — в лапландской популяции и 6-я — беловежской, 3, 6, и 7-я — в беловежской и западно-сибирской, но ни в одном случае не наблюдалось полного совпадения по рисунку G-окраски всех шести пар. Напротив, аутосомы 1, 2 и 9-й пар и XX—XY<sub>1</sub>Y<sub>2</sub>-половые хромосомы всюду одинаковы [Fredga, Nawrin, 1977].

При условии столь сильной вариабельности совпадение кариотипов в таких географически удаленных популяциях, как лапландская и финская, является несомненным указанием их родства и справедливо рассматривается как дополнительный аргумент в подтверждение ранее выдвинутой гипотезы о путях иммиграции континентальных форм обыкновенной бурозубки в Скандинавию [Halkka et al., 1974; Fredga, Nawrin, 1977]. Кариотипические различия, устанавливаемые между популяциями, могут быть следствием более или менее продолжительной их изоляции в ледниковых рефугиумах и последующей относительно независимой эволюции. Так, по крайней мере, объясняют отличие западносибирской популяции от европейских популяций со сходным числом аутосом [Král, Radjabli, 1974] и центральной популяции от северной и южной в Швеции [Fredga, Nawrin, 1977].

Центрические соединения идентифицированы в хромосомно полиморфных популяциях дикого кабана *Sus scrofa* L. и в природных популяциях и линиях лабораторных мышей *Mus musculus* L. У диких кабанов в отличие от домашней свиньи были известны вариации диплоидного числа, имеющего значения 38, 37 и 36 [McFee et al., 1966; Gropp et al., 1969]. Изучение G-окраски показало, что полиморфизм обусловлен двумя типами центрических слияний, поскольку одна и та же акроцентрическая хромосома встречается в комбинации с различными акроцентриками у центральноевропейских кабанов (*S. s. scrofa* L.) и среднеазиатских (*S. s. nigripes* Blanf.) [Gustavsson et al., 1973; Тихонов, Трошина, 1974; Tikhonov, Troshina, 1975]. У мышей транслокации типа центрических соединений сначала были обнаружены при разведении лабораторных животных, и даже были выведены линии мышей, гомозиготные по этой перестройке, с диплоидным числом 38 вместо исходного 40 [Баранов, Дыбан, 1971]. Впоследствии полиморфизм по центрическим соединениям был обнаружен в двух популяциях до-

мовых мышей из горных долин швейцарских Альп [Gropp et al., 1972], а также в одной популяции итальянских Альп [Caranna et al., 1973]. Кроме того, установлены межпопуляционные различия между рядом альпийских и апеннинских популяций, которые также вызваны центрическими соединениями аутосом. Семью транслокациями отличаются от исходного кариотипа *M. musculus* хромосомные наборы популяций домовых мышей из долины Посхиаво (Valle de Poschiavo, швейцарские Альпы), фенотипически отличающихся от других альпийских популяций и известных под названием "табачные мыши" (*Mus poschiavinus* Fatio) [Gropp et al., 1972]. Еще большим числом слияний (девять) отличаются кариотипы центральноапеннинской популяции *M. musculus* [Caranna et al., 1973, 1975]. Идентификация хромосомных перестроек с помощью дифференциальной окраски позволила установить, что внутри- и межпопуляционные различия достигаются не только и не столько за счет различий в количестве транслокаций, но чаще всего за счет различий по варианту транслокаций [Gropp, Zech, 1973]. Одни и те же акроцентрические хромосомы стандартного набора мыши могут комбинироваться с разными другими акроцентриками, в результате чего образующиеся двуплечие хромосомы обнаруживают либо частичную гомологию (по одному из плеч), либо вовсе не являются гомологичными. Всего к настоящему времени идентифицировано 13 типов комбинаций плеч в альпийских популяциях, 18 лишь отчасти совпадающих с ними вариантов в апеннинских популяциях, 24 варианта соединения акроцентриков в метацентрики в популяциях Северной, Центральной и Южной Италии и семь типов транслокационных соединений акроцентриков у лабораторных линий мышей [Gropp, 1977; цит. по: Дыбан, Баранов, 1978]. Интересно отметить, что пока не известно ни одного случая, когда в транслокациях участвовали бы акроцентрические половые хромосомы домовой мыши, тогда как каждая из аутосом с большей или меньшей частотой вовлекается в центрические соединения с другими аутосомами.

### Полиморфизм по перицентрическим инверсиям

В природных популяциях млекопитающих нередко случаи полиморфизма по числу хромосомных плеч при неизменном диплоидном числе хромосом. Такие различия обычно связывали с перицентрическими инверсиями. Однако сейчас становится ясно, что они могут быть вызваны и другими хромосомными перестройками, например в результате tandemных транслокаций или появления "добавочных" целиком гетерохроматиновых плеч на исходно акроцентрических хромосомах.

Полиморфизм по перицентрической инверсии идентифицирован путем анализа дифференциально окрашенных хромосом у американской древесной крысы *Neotoma micropus* Baird (Cricetinae). Ранее этот случай относили к трудно объяснимым случаям хромосомного полиморфизма, поскольку каждая из четырех самых крупных аутосом у этого вида обнаруживалась в одной и той же популяции либо в субметацентрическом, либо в акроцентрическом варианте, и в последнем случае оказались заметно меньшей по величине. Идентификация хромосом с помощью G-окраски показала, что полиморфными являются одна пара аутосом и XY-половые хромосомы [Mascarello, Warner, 1974]. Полиморфизм аутосомной пары связан с

перичентрической инверсией, захватывающей все короткое плечо субметацентрика. Обнаружены животные как гетерозиготные, так и гомозиготные по обоим вариантам. Анализ С-окраски выявил отличия между гомологами в результате перестройки. Инвертированный сегмент был полностью гетерохроматиновым в акроцентрической хромосоме, тогда как в исходной субметацентрической гетерохроматин практически отсутствовал. Различиями по количеству гетерохроматина в коротком плече X-хромосомы и в Y-хромосоме объяснены вариации размеров обеих половых хромосом. По результатам изучения дифференциальной окраски было описано четыре хромосомных морфы *N. micropus*. Специальное исследование показало, что у всех хромосомных морф мейоз протекает без нарушений [Warner, 1976].

Об аналогичной перестройке упоминают Раджабли и Графодатский [1977] в связи с обыкновенной полевкой *Microtus arvalis* Pall. В одной из западносибирских популяций этого вида отловлены особи, гетерозиготные по морфологии крупной 5-й пары аутосом. Обычно эта пара представлена субтелоцентриками. У гетерозигот одна хромосома являлась акроцентрической. Рисунок G-полос в ее проксимальной части был изменен по типу перичентрической инверсии, и весь инвертированный участок обнаруживал интенсивное С-окрашивание. Отличия в морфологии мелких аутосом, на основании которых у этого вида описывают от двух [Орлов, Малыгин, 1969; Малыгин, 1974] до шести хромосомных морф [Кга, L'арупова, 1975], также связывают с перичентрическими инверсиями.

Полиморфизм по перичентрическим инверсиям известен в популяциях черных крыс *Rattus rattus* L. Юго-Восточной Азии. У этого вида обнаружено три географических варианта кариотипа, различающихся по числу хромосом. Это так называемые "азиатский" тип ( $2n = 42$ ), "океанический" тип ( $2n = 38$ ) и "цейлонский" тип ( $2n = 40$ ) [Yosida et al., 1971, 1972, 1977]. Крысы "азиатского" типа содержат в хромосомном наборе 13 акроцентрических пар, семь метацентрических и акроцентрические половые хромосомы. Среди первых 13 пар три (№ 1, 9 и 13) являются полиморфными по перичентрической инверсии и могут присутствовать в кариотипе как в виде акроцентриков, так и в виде субтелоцентриков [Yosida et al., 1971a, 1972]. Наряду с "нормальными" гомозиготами в популяциях встречаются гомозиготы по перестройке и гетерозиготные особи, однако частоты каждого из вариантов в разных популяциях неодинаковы. Так, в Японии 75% обследованных крыс оказались гомозиготными по исходной 1-й паре, около 20% гетерозиготными и 5% гомозиготными по перестройке, причем в некоторых популяциях гомозиготных по перестройке крыс вообще не было найдено. При этом на севере Японии преобладали животные с акроцентрическими хромосомами 1-й пары, а наибольшая частота особей с субтелоцентрической первой хромосомой отмечена в юго-восточных районах [Yosida et al., 1971a]. Крысы, гомозиготные по перестройке, особенно часто встречаются на островах Ява и Сулавеси, откуда они могли быть завезены в южные районы Японии. Межпопуляционные различия по частоте хромосомных мутаций, возможно, свидетельствуют о ее приспособительном значении. У "океанических" и "цейлонских" крыс полиморфна только 13-я пара, тогда как 1-я и 9-я пары всегда представлены субтелоцентриками [Yosida, 1977]. Интересно отметить, что кариотип серой крысы

*Rattus norvegicus* Berk. совпадает с таким вариантом кариотипа "азиатских" черных крыс, в котором 1, 9 и 13-пары являются субтелоцентрическими. (Межвидовые кариотипические различия у этой пары видов, вероятно, в большей степени связаны с различиями по количеству и локализации конститутивного гетерохроматина [Yosida, Sagai, 1975]).

Полиморфизм 3-й пары аутосомом описан в японских популяциях серой крысы *Rattus norvegicus*. 39,5% обследованных животных из природных популяций имели акроцентрические хромосомы этой пары, 7% — субтелоцентрические и 53,5% — гетероморфную пару, состоящую из одной акро- и одной субтелоцентрической хромосомы [Yosida, Amano, 1965]. Отметим, что случай перичентрической инверсии обнаружен и у черных крыс в 3-й паре хромосом, которая у обоих видов совпадает по рисунку G-полос [Yosida, 1977]. Среди лабораторных белых крыс также известен аналогичный полиморфизм 3-й, а также 13-й пары [Hungerford, Nowell, 1963; Bianchi, Molina, 1966; Удалова, 1968; Masuji, 1970].

Эти примеры убедительно свидетельствуют о важном значении перичентрических инверсий в хромосомном полиморфизме млекопитающих. Относительно парацентрических инверсий до сих пор доказательства отсутствуют.

### Полиморфизм по другим типам хромосомных соединений

Не все случаи, ранее идентифицировавшиеся как полиморфизм по центрическим соединениям, в действительности являются таковыми. У песцов *Alopex lagopus*, разводимых на зверофермах, отмечался полиморфизм по числу хромосом, который объясняли центрическими соединениями [Gustavsson, Sundt, 1965]. Однако при исследовании с помощью методов дифференциальной окраски было показано, что изменения диплоидного числа у песцов связаны с тандемной транслокацией теломерного типа [Раджабли, Графодатский, 1977]. В результате этой перестройки из двух двуплечих хромосом среднего размера — субтелоцентрической и субметацентрической образуется крупная субметацентрическая хромосома. Особи, гомозиготные по перестройке, имеют  $2n = 48$ , у гетерозигот  $2n = 49$ , а у гомозигот, не имеющих перестройки,  $2n = 50$ .

В свое время у бразильского грызуна *Acodon arviculoides* был обнаружен полиморфизм по двум аутосомным парам, как предполагалось, в результате перичентрической инверсии [Yonenaga, 1972]. Впоследствии в двух популяциях в штатах Сан-Пауло и Рио-де-Жанейро были найдены особи, имеющие, кроме того, три непарные хромосомы и соответственно нечетное диплоидное число хромосом,  $2n = 15$  вместо  $2n = 14$ . Изучение дифференциально окрашенных хромосом [Yonenaga-Yassuda, 1979] показало, что два непарных небольших субметацентрика гомологичны непарному самому крупному в наборе метацентрику и что в гетероморфных по "перичентрической инверсии" парах рисунок G-полос не претерпевает изменений. Нетрудно заметить, что оба типа перестроек полностью укладываются в схему тандемных слияний (см. главу II), причем первая из них может быть связана с теломерным соединением, как у песцов, а вторая может быть объяснена активацией—инактивацией центромер в хромосомах, также являющихся продуктом тандемного соединения двух более

мелких элементов. Примеры подобного типа еще очень редки, однако можно не сомневаться, что с прогрессом современного кариологического подхода их число будет увеличиваться. Следует подчеркнуть, что для правильного понимания подобных кариологических ситуаций необходим известный навык в работе с дифференциально окрашенными хромосомами, так же как определенная мировоззренческая перестройка, дающая возможность нетрадиционного объяснения наблюдаемых явлений.

### Полиморфизм по количеству конститутивного гетерохроматина

В настоящее время обсуждаются два типа вариаций гетерохроматина, по которым наблюдается полиморфизм в популяциях млекопитающих. Этими вариациями являются изменения в числе целиком гетерохроматиновых плеч хромосом и в размерах околоцентромерного и других гетерохроматиновых участков. Классическим примером первого типа изменений стали американские олени хомячки *Peromyscus maniculatus*. В разных популяциях и подвидах этого вида отмечалась значительная индивидуальная вариабельность числа акроцентрических хромосом. Диплоидное число у всех особей было одинаковым,  $2n = 48$ . У подвида *hollisteri* с островов Сан-Жуан в кариотипе восьми особей присутствовало 12, 14 и 18 акроцентрических аутосом [Arakaki, Sparkes, 1967]. В хромосомных наборах четырех оленей хомячков, принадлежащих к подвиду *gibidus*, локализованному в Орегоне (США), число акроцентрических хромосом варьировало от 18 до 20, а у семи особей из другого подвида *gracilis*, распространенного в Мичигане (США), — от 8 до 10 [Sparkes, Arakaki, 1966]. Общий размах изменчивости в различных других континентальных популяциях составляет от 6 до 19 акроцентриков. Считалось, что полиморфизм связан с перицентрическими инверсиями, однако изучение G- и C-окраски показало, что морфологические вариации хромосом вызваны появлением гетерохроматиновых "добавочных" плеч на исходно акроцентрических хромосомах [Bradshaw, Hsu, 1972; Murray, Kitchin, 1976]. Эухроматиновые G-исчерченные части этих хромосом идентичны.

Вариациями в числе пар хромосом с гетерохроматиновыми короткими плечами объясняются межпопуляционные различия у водяной полевки *Arvicola terrestris* [Раджабли, Графодатский, 1977; Кулиев и др., 1978] и, возможно, хромосомный полиморфизм у индийской мыши *Mus dunni* [Markvong et al., 1975].

К другому типу изменений гетерохроматина следует отнести полиморфизм по величине околоцентромерных блоков, выявленный у лабораторных мышей [Forejt, 1973; Дыбан, Удалова, 1974] и в природных популяциях черных крыс [Yosida, Sagai, 1975]. Как выяснилось, гетероморфизм размеров некоторых аутосомных пар, свойственный многим из исследованных видов китообразных (Cetacea), обусловлен различиями в величине интерстициально или терминально расположенных C-блоков [Arnason, 1974].

Особенно выдающийся размах полиморфизма по гетерохроматиновым участкам обнаружен у человека. Полиморфизму в этом случае подвержены центромерные и прицентромерные гетерохроматиновые районы хромосом, районы вторичных перетяжек на хромосомах 1, 9 и 16, гетерохроматин

коротких плеч и спутники акроцентрических хромосом, дистальная часть длинного плеча Y-хромосомы. По мнению ряда авторов, многие, если не все, хромосомы в кариотипе человека существуют в нескольких различных вариантах [Mc-Kenzie, Lubs, 1975; Müller et al., 1975]. По совокупной их характеристике фактически каждый индивидуум может иметь неповторимый, не похожий на других кариотип. Некоторые из полиморфных вариантов обусловлены перичентрическими инверсиями, затрагивающими блок околоцентромерного гетерохроматина. К ним относят, например, вариации околоцентромерного гетерохроматина в хромосомах 1 и 9, связанные с изменением морфологии этих хромосом. К количественным изменениям приводят и другие перестройки, как полагают, связанные с неравным кроссинговером в митотических хромосомах [Kurnit, 1979]. Сравнение частоты разных вариантов хромосом в различных группах индивидуумов (например, в норме и патологии, возрастных, этнических и других группах) и оценки возможной адаптивной ценности этих вариантов составляют важнейшую задачу исследований по проблеме хромосомного полиморфизма человека.

### Полиморфизм по добавочным хромосомам

В некоторых, но, по-видимому, не во всех случаях полиморфизм по добавочным хромосомам также связан с вариациями в количестве гетерохроматина. В целом же проблема добавочных хромосом у млекопитающих не может быть сведена к изучению одного только гетерохроматина, а имеет и другие аспекты общебиологического характера.

В популяциях некоторых видов у части особей присутствуют хромосомы, избыточные по отношению к хромосомному набору других особей. Эти "добавочные" хромосомы, как правило, непарные, очень часто мелкие, нередко стабильны по числу во всех исследованных тканях одной особи, но иногда обнаруживают мозаицизм, т.е. в разных клетках одного и того же животного может встречаться разное число добавочных хромосом. Относительно возникновения добавочных хромосом млекопитающих не существует какого-либо определенного представления. Чаще их рассматривали как побочный продукт транслокации типа центрического соединения, считая их теми центрическими фрагментами, которые должны появляться в результате транслокации и затем, возможно, постепенно элиминироваться. До недавнего времени не было ясно, имеется ли соответствие между добавочными хромосомами млекопитающих и системами В-хромосом других организмов (растений и беспозвоночных). К настоящему времени этот вопрос разрешен положительно, в основном благодаря исследованиям добавочных хромосом у лисиц.

Полиморфизм по добавочным хромосомам обнаружен и изучался у обыкновенной и серебристо-черной лисиц и у американской красной лисицы (*Vulpes vulpes*) (*Vulpes fulva*). В хромосомном наборе лисиц 16 пар крупных мета- и субметацентрических аутосом и непостоянное число точечных, или микрохромосом, от 1 (в этом случае диплоидное число равно 35) до 8 (диплоидное число 42). Полиморфизм имеет общий по всему ареалу характер. Сходные вариации чисел хромосом описаны для географически удаленных популяций красных лисиц из США, Канады, Италии и Японии [Sasaki et al., 1968; Lin et al., 1972; и др.] и для по-



пуляций серебристо-черных лисиц, разводимых на фермах разных стран, например, СССР, Швеции, Японии, [Gustavsson, Sundt, 1967; Беляев и др., 1974]. Число микрохромосом отличается не только у разных особей, но и может варьировать в разных клетках одной и той же особи. Микрохромосомы обнаруживают вариации не только по числу, но и по морфологии. Среди них различают акроцентрики, мета- и субметацентрики [Lin et al., 1972; Беляев и др., 1974].

Размах вариации числа микрохромосом различается у животных со стабильным кариотипом и у мозаиков. Так, в западносибирской популяции фермерских серебристо-черных лисиц у животных со стабильным кариотипом число добавочных хромосом варьирует от 0 до 5, с преобладанием особей с 36 хромосомами в диплоидном наборе (микрохромосом две). Животные с диплоидным числом выше 38 не обнаружены вообще. У мозаиков спектр вариации более широкий (от 0 до 8 микрохромосом) и не наблюдалось резкого преобладания какого-либо одного класса клеток над другим. К тому же для этих животных характерно появление высокохромосомных клонов — с 39, 40 и 41 хромосомами [Беляев и др., 1974].

Установлено, что вариации числа микрохромосом носят неслучайный характер и не зависят от типа исследуемой ткани, возраста животного, сезона года или условий приготовления препаратов, что свидетельствует об определенной генетической регуляции системы добавочных хромосом у лисиц [Волобуев, Раджабли, 1974]. Не замечено связи между наличием добавочных хромосом и каким-либо фенотипическими признаками или их влияния на жизнеспособность и плодовитость животных. В то же время обнаружена корреляция между характером мозаицизма и некоторыми поведенческими реакциями. При селекции по поведению в двух противоположных направлениях — на ручных животных и на агрессивность наблюдается повышение процента особей с мозаичным кариотипом до 72,7 и 67,5% соответственно по сравнению с 43,6% в группе неселектированных животных. Кроме того, при селекции внутрииндивидуальная вариация по числу клонов с различными хромосомными числами становится шире, чем в ее отсутствие [Беляев и др., 1974a].

Подобно В-хромосомам других организмов, добавочные хромосомы лисиц обнаруживают гетерохроматиновую природу. Об этом свидетельствуют такие цитологические характеристики, как высокая гетерогенность по времени вступления в период синтеза ДНК и запаздывание в целом синтеза ДНК по сравнению с хромосомами основного набора [Волобуев и др., 1976]. Для микрохромосом лисиц также свойственно нерегулярное поведение и образование ассоциаций друг с другом или с "макрохромосомами" в мейозе, а также существование механизма аккумуляции добавочных хромосом в репродуктивной ткани по сравнению с соматическими тканями [Ward et al., 1973; Раджабли и др., 1978].

Гетерохроматиновая природа добавочных хромосом показана у черных крыс *Rattus rattus*. Полиморфизм по числу добавочных хромосом чаще обнаруживается у 42- и 38-хромосомных крыс. У 40-хромосомных крыс пока известен один случай обнаружения добавочных хромосом. В популяциях 42-хромосомных крыс Малайзии встречается до четырех мелких добавочных метацентрических хромосом, поэтому диплоидное число у разных особей отличается в пределах 42—46, но без какого-либо мозаи-

цизма [Yong, Dhaliwal, 1972]. В Таиланде найдено еще больше добавочных хромосом, от 0 до 6, в Непале отмечены 0–2 добавочные метацентрические хромосомы [Pathak, 1971]. В мейозе эти мелкие метацентрические хромосомы не конъюгируют между собой. От мелких метацентриков основного набора они отличаются тем, что являются полностью гетерохроматиновыми. Хотя добавочные хромосомы крыс не обнаруживают интенсивной С-окраски, их гетерохроматиновая природа показана путем автордиографического анализа, по позднему мечению этих хромосом. У 38-хромосомных крыс из Индии (подвид *rufescens*) были обнаружены особи с двумя добавочными хромосомами [Yosida, 1977], и от 1 до 3 добавочных хромосом найдено в кариотипах испанских 38-хромосомных крыс (подвид *frugivurus*) [Pretel, Guardia, 1978]. В этих случаях добавочные хромосомы окрашивались по С-методу.

С-гетерохроматиновая природа добавочных хромосом выявлена у некоторых видов австралийских грызунов — *Uromys caudimaculatus*, *Mastomys tuscus*, *Melomys cervinipes* [Baverstock et al., 1976, 1977]. Напротив, у американских мешетчатых мышей *Perognathus baileyi* изучение С-окраски не дало положительного результата [Patton, 1977]. У этого вида внутривидовые различия диплоидного числа достигаются за счет непостоянного числа мелких хромосом, от 1 до 10, и, кроме того, присутствия одного или двух довольно крупных субметацентриков [Patton, 1972].

Колебания диплоидного числа от 48 (основной набор) до 61, связанные с наличием добавочных хромосом, описаны в популяциях азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* Thos. [Воронцов и др., 1977]. У японских островных форм в кариотипах найдено от 0 до 13 добавочных хромосом разной величины и морфологии [Hayata et al., 1970; Kobayashi, Hayata, 1971; Hayata, 1973] и от 0 до 3 или 4 в континентальных популяциях: Томская обл., Западная Сибирь, Южное Приморье, Дальний Восток [Бекасова, Воронцов, 1975]. Недавно стали известны кариотипы представителей еще двух сибирских популяций с большим количеством добавочных хромосом. У двух мышей из Красноярского края найдено 13 и 17 добавочных хромосом разной величины и морфологии, у двух особей из Новосибирской области — 5 и 12 добавочных хромосом [Раджабли, Борисов, 1979]. В последнем случае проведен анализ С-окраски кариотипов. Показана значительная гетерогенность добавочных хромосом по их отношению к С-окрашиванию. Внешне сходные хромосомы могут отличаться по характеру С-окраски у разных особей. В клетках одного и того же животного вариаций добавочных хромосом не наблюдалось.

Применение дифференциальной окраски, несомненно, дает наиболее дифференцированную характеристику добавочных хромосом по сравнению с другими цитологическими методами. Однако не всегда и не все добавочные хромосомы отличаются от "постоянных" хромосом по характеру окраски и, таким образом, не могут быть безоговорочно отнесены к одному типу хроматина (только гетерохроматину) и на этом основании противопоставляться хромосомам основного набора. Вместе с тем, несмотря на гетерогенность добавочных хромосом разных видов млекопитающих и даже у одного и того же вида, по-видимому, справедливо представление о существовании системы добавочных хромосом по анало-

гии с системами В-хромосом других организмов [Волобуев, 1978]. В свете этого представления добавочные хромосомы млекопитающих могут рассматриваться как часть общего явления, свойственного животному и растительному миру.

### Случай комплексного хромосомного полиморфизма

Обычно хромосомный полиморфизм связан с каким-либо одним типом перестроек хромосом. Сложные случаи полиморфизма, обусловленные двумя или более перестройками, достаточно редки. К сожалению, они недостаточно полно изучены, так как отсутствует точная идентификация хромосом и нередко остается неизученным мейоз.

К числу подобных примеров принадлежит предварительно описанный случай хромосомного полиморфизма у китайской полевки *Microtus mandarinus* Miln-Edw. [Ковальская, Орлов, 1974]. В двух популяциях этого вида (одной из Бурятии и другой из Северной Монголии) у 13 проанализированных животных было обнаружено шесть различающихся кариотипов, или морф. Во всех случаях в кариотипах сохранялись неизменными 21 пара хромосом, в том числе две пары субметацентриков, пара мелких метацентриков и 18 пар акроцентрических хромосом. Помимо этого, в пяти кариотипах из шести присутствовала крупная метацентрическая хромосома (M), наибольшая по величине в наборе. Эта хромосома обнаружена непарной в кариотипах всех исследованных самцов, в том числе у трех самцов из Бурятии и двух самцов из Монголии, и, кроме того, у четырех самок из обеих популяций. У двух самок из Бурятии эта хромосома представлена парой. В одной из кариотипических морф (две самки из Монголии и одна из Бурятии) крупная метацентрическая хромосома вообще отсутствовала. В наборах этих самок обнаруживался непарный крупный акроцентрик (A), который присутствовал еще в двух кариотипах наряду с метацентриком M, причем только у самок. Варьирующими оказались и некоторые другие хромосомы — субметацентрик среднего размера (Sm) и небольшие акроцентрики (a). Кариотипические варианты китайской полевки могут быть представлены следующим образом: самцы — 1-й кариотип 48, (M + 5a), 2-й кариотип 48, (M + 4a + 1sm); самки — 3-й кариотип 47, (M + A + 2a + 1sm), 4-й кариотип 47, (M + A + 3a), 5-й кариотип 47, (A + 4a) (см. рис. 18).

Было предположено, что крупная акроцентрическая хромосома A является исходной X-хромосомой, или  $X_1$ . Метацентрик M, встречающийся у всех самцов и у части самок, обозначен  $X_2$ . Гетероморфизм таких X-хромосом может быть связан с перестройкой типа перицентрической инверсии, а отсутствие  $X_2$  у трех самок — с элиминацией этой хромосомы в соматических тканях. Происхождение непарной небольшой субметацентрической хромосомы sm может быть объяснено транслокационным соединением мелких акроцентриков (a). Однако при таком допущении часть наборов следует признать несбалансированными ввиду несовпадения числа хромосомных плеч. Необходимо исследовать дифференциально окрашенные и мейотические хромосомы этой полевки, прежде чем принять возможность подобного допущения.

Полиморфизм по числу хромосом и числу плеч хромосом обнаружен

у полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* Schrenk из западного Забайкалья [Ковальская, 1977]. В нескольких исследованных популяциях диплоидные числа варьировали в интервале 38—44 со всеми промежуточными значениями, и значения NF изменялись от 54 до 62. Обнаружено не менее 12 вариантов хромосомного набора. Общими для всех кариотипов являлись только 12 пар хромосом — пять пар двуплечих (одна крупная, остальные средние и мелкие) и семь пар небольших акроцентрических. Различия между кариотипами не укладываются в схему перестроек одного какого-либо типа — транслокаций или перичентрических инверсий. Для объяснения полиморфизма в этом случае приходится допустить сочетание разных перестроек и не исключено также участие гетерохроматина. Пары, полиморфные по перестройкам, обнаруживаются в популяциях как в гомозиготном, так и гетерозиготном состоянии. На основании изучения мейоза показано, что обе половые хромосомы (как X, так и Y) принадлежат к группе стабильных акроцентриков и не участвуют в кариотипической изменчивости. Замечено, что в каждой из проанализированных популяций западного Забайкалья полиморфным оказывалось меньшее число хромосом, чем в целом по исследованному ареалу.

Целый ряд перестроек участвует в образовании полиморфных вариантов кариотипа алтайского цокора *Myospalax myospalax* Laxm. В семи исследованных популяциях все животные имели  $2n = 44$ , но число плеч хромосом изменялось от 80 до 84 за счет перестроек в пяти парах аутосом [Воронцов, Мартынова, 1976]. Предполагается, что перестройки в этих парах шли путем дупликаций — делеций, перичентрических инверсий, транслокаций разного типа и возникновения вторичных перетяжек. Отдельные, даже соседние популяции обнаруживали различия в частоте разных хромосомных вариантов.

Полиморфизм по числу В-хромосом в сочетании с гетероморфизмом X-хромосом и необычным хромосомным механизмом определения пола (см. главу II) описан у палеарктических копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus* Pall. [Гилева, 1973, 1975; Fredga et al., 1976].

\* \* \*

Суммируя сказанное, следует подчеркнуть, что хромосомный полиморфизм не является редким явлением для млекопитающих, хотя до сих пор обнаружен у небольшой части цитогенетически исследованных видов. Хромосомно полиморфные виды встречаются в самых разных систематических группах млекопитающих. Представление о размахе этого явления читатель может получить из Приложения, хотя оно вряд ли будет отражением реальной ситуации в природе в силу неодинаковой изученности различных таксонов. В настоящем обзоре мы намеренно ограничились примерами, наиболее характерными, на наш взгляд, с точки зрения типов перестроек, идентифицированных методами дифференциальной окраски.

Новые методы анализа вносят существенные уточнения в картину хромосомного полиморфизма. Однако следует заметить, что мы по-прежнему далеки от понимания природы этого явления. В конечном счете успешное развитие методик лишь открывает для анализа все новые уровни хромосомной организации, каждый из которых выдвигает и новые аспекты

полиморфизма. Решение же проблемы следует искать в связи с общей проблемой полиморфизма генетических структур и его эволюционного и систематического значения. В нашем случае важно было показать, что большинство или даже все перестройки, доступные идентификации современными методами анализа, принимают участие в хромосомном полиморфизме популяций млекопитающих.

#### 5. ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ КАК ИЗОЛИРУЮЩИЙ МЕХАНИЗМ

По отношению к ведущему критерию видовой самостоятельности у животных — репродуктивной изоляции, или нескрещиваемости в природе, все таксономические признаки можно подразделить на две неравные группы. В первую большую группу следует отнести те из них, сопоставляя которые вообще невозможно сделать выводы о способности скрещивания в природе каких-либо форм либо такой вывод возможен лишь при определенных частных условиях. К этой группе таксономических признаков относятся все морфологические, биохимические, физиологические и генные особенности. По таким признакам удастся сделать вывод лишь о большем или меньшем сходстве форм. Например, окраска не отличается — окраска различна, размеры одинаковы, больше или меньше, присутствие лишней белковой фракции или антигена, различие по каким-то аллелям данного локуса и т.п. Все подобные различия не связаны непосредственно с репродуктивной изолированностью и не позволяют судить о ней априорно. Лишь в том случае, если две формы встречаются совместно (симпатричны) и между ними наблюдается хиатус (разрыв) любого рода — морфологический, физиологический, биохимический, мы вправе сделать вывод о том, что такие формы репродуктивно изолированы. Конечно, это обстоятельство нельзя упускать из виду, поскольку вся практическая систематика основывается именно на морфологическом хиатусе.

Непосредственно судить о возможной репродуктивной изолированности форм удастся по немногим таксономическим признакам, среди них следует назвать особенности морфологии хромосом и некоторые черты брачного поведения партнеров. Если две формы отличаются морфологией хромосом вследствие ряда мутаций, то их гибриды могут быть в различной степени бесплодными. Такого рода стерильность возникает из-за нарушений конъюгации гомологичных хромосом в мейозе гетерозигот или вследствие появления у них несбалансированных гамет, т.е. гамет с дупликациями или нехватками целых участков хромосом. Как будет показано ниже, далеко не любое различие хромосомных наборов приводит к серьезным нарушениям мейоза у гибридов или гетерозигот. Тем не менее среди множества признаков, используемых в систематике, кариотип оказывается в сущности единственным, способным дать прямое указание на репродуктивную изолированность популяций или форм. Исключительно по хромосомным наборам во многих случаях удастся надежно обосновать видовую самостоятельность популяций. Немаловажно и то обстоятельство, что затраты на гибридизационные эксперименты несравнимо выше и не всегда гибридизационные опыты возможны в принципе или в данных условиях.

Конечно, возможности кариологического метода, как и любого другого метода исследования, в известной степени ограничены. Дело в том, что изменения морфологии хромосом не всегда сопровождают процесс видообразования. Хорошо известно, что видообразование сводится к накоплению генных различий и установлению тем или другим способом репродуктивной изоляции. Поэтому видообразование может протекать и без видимых, т.е. обнаруживаемых под микроскопом, хромосомных перестроек (транслокаций, инверсий и др.), которые часто даже не изменяют генный состав, а только перераспределяют хромосомный материал между разными хромосомами или в пределах одной хромосомы. Например, не отличаются по морфологии хромосомного набора все виды летучих мышей рода *Myotis* как Старого, так и Нового Света [Baker, Patton, 1967; Стрелков, Волобуев, 1969], многие кошки [Hsu et al., 1963]. Одинаковы хромосомные наборы полевок рода *Clethrionomys* ( $2n = 56$ ), но гибридные самцы *C. rutilus*, *C. glareolus*, *C. frater* бесплодны [Орлов, 1968]. Между некоторыми видами этого рода не удается получить и гибридов первого поколения. Подобные примеры можно было бы привести по всем кариологически изучавшимся отрядам млекопитающих.

Тем не менее во многих случаях видообразование сопровождается хромосомными перестройками, которые и оказываются непосредственной причиной репродуктивной изоляции форм (бесплодия их гибридных особей). Рассмотрим прежде всего, любые ли хромосомные различия особей или популяций доказывают их репродуктивную изолированность.

Каков изолирующий эффект одной хромосомной мутации и достаточно ли одной хромосомной мутации, чтобы возник новый вид? Одна перестройка, конечно, не в состоянии нарушить конъюгацию хромосом. Например, метацентрическая хромосома, образовавшаяся в результате транслокационного соединения двух акроцентрических хромосом, содержит почти полный набор генов последних и полностью им гомологична. В мейозе гетерозигот одна акроцентрическая хромосома будет конъюгировать с одним ее плечом, а другая — с другим. Итак, если одна хромосомная перестройка и не нарушает конъюгации, то неправильности в расхождении хромосом при образовании гамет у гибрида, а отсюда и неполноценность гамет, могут появиться уже после одной хромосомной перестройки.

**Последствия реципрокных транслокаций.** Нарушение мейоза у гетерозигот по транслокации зависит от типа транслокации (реципрокная, нереципрокная, центрическое соединение и др.), симметричности транслокационных обменов, а также положения и частоты кроссоверных обменов.

Реципрокная транслокация значительно нарушает мейоз гетерозигот. В пахитене две пары хромосом, между которыми произошел обмен, конъюгируют своими гомологичными участками, так что образуется крестовидная фигура (транслокационный крест). В результате случайного расхождения этих хромосом к полюсам деления клетки, кроме нормальных гамет, образуется часть дефектных, с дубликациями или нехватками больших участков хромосом. Поэтому плодовитость гетерозигот ниже, чем гомозигот. Если исключить возможность кроссинговера, то дефектных гамет теоретически должно быть 50% у гетерозигот по одной транслокации и 75% у гетерозигот по двум транслокациям [John, Lewis, 1968]. Кроссинговер в интерстициальных сегментах (между центромерой и транслокаци-

онным разрывом) может увеличить или, наоборот, уменьшить долю дефектных гамет в зависимости от того, какой тип расхождения хромосом (альтернативный, соседний-1, соседний-2) в данном случае преобладает.

Эксперименты на дрозофилах в общем подтвердили теоретически ожидаемое падение плодовитости гетерозигот по реципрокным транслокациям. У млекопитающих последствия транслокационных обменов наиболее изучены на домовых мышах лабораторных линий [см. обзор: Дыбан, Баранов, 1978; Баранов и др., 1981]. Реципрокные транслокации у мышей заметно уменьшают плодовитость. До настоящего времени не известно ни одного случая внутривидового полиморфизма по реципрокным транслокациям, что также свидетельствует об их сильном изолирующем эффекте.

**Последствия транслокаций типа центрального соединения.** Центрическое соединение слабо нарушает мейоз гетерозигот. Именно поэтому у млекопитающих известно много случаев внутривидового полиморфизма по соединению акроцентрических хромосом. Центрическое соединение играет важную роль в эволюции кариотипов млекопитающих. Теоретически у гетерозигот по одному центральному соединению при случайном расхождении трех хромосом — одной метацентрической (М), возникшей из соединения двух акроцентрических, и двух акроцентрических ( $A_1$ ,  $A_2$ ) — должны появляться гаметы трех типов: М и  $A_1A_2$  (сбалансированные),  $MA_1$  и  $MA_2$  (дефектные, несбалансированные с дубликациями),  $A_1$  и  $A_2$  (несбалансированные с нехватками). Примерно половина гамет должна быть дефектной. В действительности дело обстоит сложнее, и хотя особи с хромосомными перестройками время от времени производят пораженное потомство, но не с такой высокой частотой. Так, в мейозе гетерозиготных самцов наблюдали направленное расхождение хромосом и образование сбалансированных гамет [Fredga, 1970]. Гетерозиготные самцы почти не передают потомству несбалансированных хромосомных наборов. Густафсон на обширном статистически обработанном материале показал, что быки, гетерозиготные по одному центральному соединению и имеющие в диплоидном наборе 59 хромосом вместо 60, фенотипически нормальны и полностью плодовиты [Gustavsson, 1980]. От мужчин, гетерозиготных по центральному соединению хромосом 13-й и 15-й пар, вообще не известно потомков с несбалансированными хромосомными наборами. И лишь 2,4% потомства мужчин, гетерозиготных по другой транслокации — соединению акроцентрических хромосом 21-й и 22-й пар, имеет несбалансированные хромосомные наборы (лишнюю хромосому из группы G) [Hamerton, 1971]. Следует также отметить, что по данным, сведенным последним автором, в потомстве гетерозиготных мужчин преобладают гетерозиготные дети (58,8%). Напротив, среди потомков гетерозиготных женщин гетерозиготные дети составляют менее половины (40,2%). Возможно, что спермии, несущие транслокационную хромосому, имеют какие-то преимущества перед нормальными гомозиготными. В настоящее время известно около 40 видов млекопитающих, у которых самцы постоянно гетерозиготны по центральному соединению X- или Y-хромосом с одной из аутосом (см. главу II и Приложение). В то же время не известно ни одного случая гетерозиготности самок по соединению X-хромосомы с аутосомой.

Гетерозиготные самки производят явно больше несбалансированных

гамет, чем самцы. Так, у коров, гетерозиготных по центрическому соединению, чаще случаи яловости. В потомстве гетерозиготных быков (теоретически половина коров из такого потомства должна быть гетерозиготной) наблюдается повышенная яловость, приблизительно на 10% больше по сравнению с гомозиготным стадом [Gustavsson, 1980]. Несбалансированный хромосомный набор имеют 0,6% потомков женщин, гетерозиготных по D/D-транслокации, и 10,8% в потомстве женщин, гетерозиготных по D/G-транслокации [Hamerton, 1971]. Разница в плодовитости гетерозигот по D/D- и D/G-транслокациям скорее всего объясняется тем, что первая из них представляет собой симметричный обмен, соединение двух хромосом примерно одинаковой длины, тогда как вторая — несимметричный обмен, соединение хромосом разной длины.

**Последствия инверсий.** Инверсии в гетерозиготном состоянии нарушают нормальный ход мейоза и ведут к появлению гамет с дупликациями или делециями хромосом лишь в том случае, если в инвертированных сегментах происходит кроссинговер. Кроссинговер внутри парацентрической инверсии, между участком нормальной хромосомы и инвертированным, ведет к образованию хромосомы с двумя центромерами и одного фрагмента хромосомы без центромеры. Центромеры дицентрической хромосомы расходятся к разным полюсам, сама хромосома растягивается, образуя в анафазе-1 так называемый "хроматидный мост", и разрывается. Фрагмент без центромеры теряется в последующих делениях.

Широкое распространение парацентрических инверсий, известное в популяциях дрозофил, возможно благодаря тому, что у самок нежизнеспособные кроссоверные хроматиды (дицентрическая и фрагмент без центромеры) включаются в полярные тельца, а в яйцеклетке остаются нормальные хромосомы. Это явление называют направленной редукцией, оно известно и у некоторых растений. В результате плодовитость самок не снижается, но подавляется кроссинговер в инвертированных участках. У самцов дрозофил кроссинговер вообще отсутствует, и инверсии не влияют на сбалансированность гамет.

Иные последствия кроссинговера у гетерозигот по перицентрическим инверсиям. Хроматидного моста не образуется, но обе хромосомы окажутся с дефектами — одна с дупликацией, другая с делецией. Нормальные гаметы образуются лишь в том случае, если в инвертированном участке не было кроссинговера. Поэтому инверсии и подавляют кроссинговер.

Почти все данные о последствиях инверсий получены на двукрылых и прямокрылых и существует некоторая опасность их некритического перенесения на млекопитающих. Явление направленной редукции вполне возможно у самок млекопитающих, поскольку из четырех продуктов мейотических делений три отходят в полярные тельца. Понижение плодовитости у гетерозигот по перицентрическим инверсиям, несомненно, имеет место. У человека известны делеции и дупликации хромосом вследствие кроссинговера в перицентрических инверсиях. Несомненно, что последствия перицентрической инверсии определяются в первую очередь длиной инвертированного участка и его генами. Судя по тому, что популяции млекопитающих обычно полиморфны не более чем по трем перицентрическим инверсиям, их изолирующий эффект такого же порядка, что и центрических соединений.



**Последствия вариаций гетерохроматина.** Об изолирующем эффекте этих перестроек практически ничего не известно. Более того, обычно предполагают его отсутствие. Известно, что мейотический кроссинговер не происходит в участках конститутивного гетерохроматина либо является очень редким событием [Kurnit, 1979]. Различия по количеству конститутивного гетерохроматина не должны вызывать нарушений в протекании мейоза или приводить к образованию несбалансированных гамет. Вместе с тем подобные различия каким-то образом сказываются на процессах сперматогенеза и могут влиять на ход эмбрионального развития. На примере гибридов между черной и серой крысами, полученными путем искусственного осеменения, делается вывод о том, что различия в величине окологентромерных блоков, свойственные кариотипам этих видов, могут являться одной из причин эмбриональной смертности гибридного потомства [Yosida, Taya, 1977]. Высокая частота гетерохроматиновых вариантов 1-й и 9-й хромосом у мужчин с пониженной фертильностью позволила сделать предположение о возможной роли вариаций конститутивного гетерохроматина в этой аномалии, вероятно, за счет создания определенной нестабильности в ходе клеточных делений, ведущих к образованию спермиев [Ford, 1978]. Эти пока немногочисленные наблюдения не могут не привлечь внимания к вопросу об изолирующей роли перестроек, затрагивающих гетерохроматин.

Другой подход к изучению роли хромосомных перестроек в изоляции дает анализ случаев, когда разные формы, отличающиеся по хромосомным наборам, тем не менее при скрещивании образуют плодовитые гибриды. Примеров такого рода известно немного, в основном потому, что о гибридизации млекопитающих и особенно о плодовитости гибридов вообще известно мало.

Полностью плодовиты гибриды двух форм обыкновенной полевки, имеющих 46 хромосом в наборе и отличающихся по форме мелких аутосом [Орлов, Малыгин, 1969; Meyer et al., 1973]. Плодовиты гибриды гоферов, отличающихся диплоидным числом — 76 и 78 соответственно. Одной транслокацией отличаются дикie европейские свиньи от домашних, гибриды их, как известно, полностью плодовиты. Одной—двумя транслокациями отличаются разные подвиды горных баранов, гибриды их также плодовиты [Schmitt, Ulbrich, 1968; Gray, 1954].

У лошади Пржевальского на одну пару хромосом больше, чем у домашних лошадей, гибриды их полностью плодовиты. В основе различий хромосомных наборов этих видов лежит одно центрическое слияние [Short et al., 1974]. Хромосомные отличия современных домашних лошадей и лошади Пржевальского можно рассматривать как следствие былых различий каких-то подвидовых форм, может быть существовавших даже в историческое время, среди которых была одомашнена одна форма.

Известны случаи, когда виды, отличающиеся по хромосомным наборам, при скрещивании дают плодовитое потомство одного пола и бесплодное — другого. Так, у песчанок *Meriones shawi* и *M. libycus*, отличающихся по форме X-хромосомы и одной пары аутосом, гибридные самцы бесплодны, а самки плодовиты [Lay, Nadler, 1969]. В подобных случаях бесплодие одного пола имеет, видимо, генную природу и не связано с различиями структуры хромосом.

Рассмотренные примеры показывают, что формального подсчета числа перестроек недостаточно для решения вопроса о том, какую роль они играют в репродуктивной изоляции видов и форм в каждом конкретном случае. Совершенно очевидно, что с возрастанием числа хромосомных перестроек растут и нарушения гаметообразования у гибридов. Однако нет такого четкого рубежа, который бы отделял полную и нормальную плодовитость от полной стерильности гибридов. Нарушения гаметообразования нарастают постепенно, и в лабораторных условиях подчас бывает трудно отличить "нормальную" плодовитость от "пониженной". Естественный отбор, несомненно, более чутко уловит эту разницу и поставит дополнительные преграды (этологические или другие) на пути гибридизации.

Рубежи, за которыми начинается явное понижение плодовитости, могут быть различными в разных группах и зависят как от рода самой перестройки, так и от числа перестроек или их комбинации. При обсуждении этого вопроса необходимо иметь в виду и следующее обстоятельство. Строение хромосом млекопитающих (на уровне G-исчерченности) остается нередко чрезвычайно консервативным в пределах рода, подсемейства и даже семейства [Mascarello et al., 1974]. По крайней мере в некоторых группах преобладают такие перестройки, в результате которых не происходит изменений внутри хромосомного материала или его потерь. Эти перестройки — тандемные слияния хромосом — имеют вид различных транслокаций или инверсий и распознать их при сравнении только пары видов или форм не всегда удается. В этом случае полная гомология может сохраняться у форм с внешне очень выраженными кариотипическими отличиями, которые дивергируют, по-видимому, в основном за счет накопления генных и/или регуляторных различий, вплоть до значительной утраты генетической гомологии структурно сходными элементами хромосомного набора. Последствия такого рода дивергенции, возможно, меньше сказываются на процессах гаметообразования у гибридов, чем на нарушениях онтогенеза, особенно на ранних стадиях эмбриогенеза.

Сказанное хорошо иллюстрируется на примере крыс р. *Rattus*. Разные виды этого рода, различающиеся диплоидными числами (например, *R. fuscipes* с 38 хромосомами, *R. greyii* и *R. assimilis* с 40 хромосомами), легко скрещиваются друг с другом и дают жизнеспособное потомство [Horner, Taylor, 1965]. Свободно скрещиваются между собой в лабораторных условиях и все три географические формы черных крыс (*R. rattus*), имеющие 42, 40 и 38 хромосом [Yosida, 1977]. Между тем, ни в естественных, ни в лабораторных условиях не гибридизируют черные крысы с серыми (*R. norvegicus*), хотя последний вид по числу и форме хромосом и по рисунку G-окраски совпадает с одним из полиморфных вариантов 42-хромосомной черной крысы. В результате искусственного осеменения с большим трудом удается получить гибридные эмбрионы, которые, однако, всегда погибают на 14–15-й день после осеменения [Yosida, Taya, 1977]. Известно, что наиболее выразительными кариотипическими отличиями между двумя видами являются отличия по величине околоцентромерных С-блоков. У азиатских черных крыс С-блоки очень крупные, у серых они небольшого размера и очень слабо окрашиваются [Yosida, Sagai, 1975].

## 6. ВИДЫ-ДВОЙНИКИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Видами-двойниками (sibling-species) условно называют морфологически очень сходные виды, которые не отличаются или очень плохо отличаются по морфологическим признакам и критериям, используемым в таксономии данного рода. Это, конечно, не означает, что такие виды вообще не отличаются ни по каким морфологическим признакам. Виды-двойники впервые были обнаружены при цитогенетических исследованиях двукрылых [подробнее см.: Майр, 1968].

Хромосомные различия, и притом очень большие, обнаружены в последние годы между такими популяциями млекопитающих, относительно которых было трудно даже предположить, что их морфологические отличия выходят за рамки статистически достоверных. Во многих случаях такие дифференцирующие возможности кариологического метода просто удивительны. Даже очень резкие, явно видовые различия кариотипов обнаружены между морфологически почти не отличающимися популяциями во многих родах млекопитающих, например *Sorex*, *Thomomys*, *Spalax*, *Sigmodon*, *Cricetulus*, *Microtus*, *Gerbillus*, *Mus*, *Rattus* и др. [см. обзор: Орлов, 1970].

Стали известны и симпатрические виды-двойники млекопитающих. Кариологические обследования обыкновенных бурозубок *Sorex araneus* L. в Европе выявили вид-двойник обыкновенной бурозубки *S. gemellus* Ott [Meylan, 1965; Ott, 1968]. Географически последний вид замещает обыкновенную бурозубку в юго-западной Европе, хотя в некоторых местах оба вида-двойника встречаются совместно. Морфологически *S. araneus* и *S. gemellus* крайне сходны и диагностических морфологических различий этих видов до сих пор не найдено. Их видовая самостоятельность обосновывается большими хромосомными различиями, отсутствием гибридов в местах совместного обитания и отсутствием любых промежуточных по кариотипу форм между этими видами.

Отчасти симпатричны 18- и 36-хромосомные виды из группы африканских домовых мышей *Mus minutoides*, представляющие собой, несомненно, самостоятельные виды, хотя их номенклатура и не разработана [Matthey, 1966, 1967]. В Швейцарии обнаружен вид-двойник домовой мыши, отличающийся от *M. musculus* семью центрическими соединениями, с диплоидным числом 26 вместо 40 [Gropp et al., 1972]. Видовая самостоятельность этой формы (*Mus poschiavinus* Fatio) обосновывается почти полным бесплодием гибридов первого поколения.

В Сенегале обнаружены две морфы песчанки *Taterillus gracilis*, резко различающиеся по кариотипу. Диплоидное число одной равно 22 ♂ и 23 ♀, у другой — 36 ♂ и 37 ♀ [Matthey, Jotterand, 1972]. Морфологически они очень сходны, но, несомненно, являются самостоятельными видами, так как гибриды бесплодны.

В Забайкалье перекрываются ареалы двух видов полевок — большой (*Microtus fortis* Büchn) и полевки Максимовича (*M. maximowiczi* Schrenk, ее синоним — *M. unguensis* Kast.). Эти полевки хорошо различаются по кариотипам, но на обычном коллекционном материале — черепа, шкурки — их удается правильно определить лишь при некотором навыке [Орлов и др., 1974]. Дело в том, что основной диагностический признак этих полевок — форма черепа — с трудом поддается словесному описанию.

В надвиде обыкновенной полевки видами-двойниками с полным правом можно назвать три вида: 46-хромосомную обыкновенную полевку *M. arvalis*, 54-хромосомную среднерусскую полевку *M. subarvalis* и тяньшанскую обыкновенную полевку *M. kirgisorum* (прежнее наименование — *M. ilaeus*). Эти виды хорошо отличаются по хромосомным наборам, но совершенно не поддаются определению по черепам или шкуркам [Мейер, Орлов, 1969; Мейер и др., 1969, 1972, 1972а; Орлов, Малыгин, 1974]. Ареалы 46- и 54-хромосомных обыкновенных полевых широко перекрываются, тяньшанская обыкновенная полевка замещает в горах и предгорьях Тянь-Шаня 46-хромосомную полевку. Ареалы двух последних видов стыкуются в районе Восточного Семиречья.

Кариотипы 46- и 54-хромосомной полевых крайне различны (см. рис. 10 и 12). Различаются не только число, но и форма всех хромосом, что связано по меньшей мере с двумя десятками мутаций. У этих видов были установлены и некоторые другие различия. Так, у 46-хромосомного вида задний край головки сперматозоида суживается и имеет выступ, в то время как у 54-хромосомного головка в этом месте значительно шире и заканчивается округло без выступа [Мейер и др., 1972а]. Иных морфологических признаков, пригодных для диагноза, в настоящее время не удается найти. Существенные отличия этих видов обнаружены при исследовании белков сыворотки крови методом дискового электрофореза на полиакриламидном геле. Виды-двойники обыкновенной полевки четко отличаются по количеству и локализации белковых фракций на электрофореграммах [Орлов, 1974].

В проведенных М.Н. Мейер, В.Н. Орловым и В.М. Малыгиным экспериментах по гибридизации 46-, 54-хромосомных и тяньшанских обыкновенных полевых выявилось полное бесплодие гибридов первого поколения. Вес семенников у гибридов 46- и 54-хромосомной полевых в 3–7 раз меньше нормального. В придатках семенников ни разу не отмечались сперматозоиды. Гистологическое исследование семенников показало, что у этих полевых сперматогенез подавлен и доходит только до стадии формирования сперматогониальных клеток [Мейер и др., 1972]. У гибридов 54-хромосомной и тяньшанской обыкновенных полевых сперматогенез подавляется на поздней стадии спермиогенеза. В мазке изредка встречаются дефектные сперматозоиды [Малыгин, 1973].

Судя по географическому распространению симпатрических видов-двойников обыкновенной полевки, следует ожидать их совместного обитания во многих местах. На территории СССР изучено 13 таких точек, где оба вида существуют совместно [Kral et al., 1980]. Оказалось, что в точном экологическом значении слова их местообитания не являются перекрывающимися. Совместная встречаемость двух видов наблюдается в зонах несомненного доминирования одного из них (чаще *subarvalis*) и к тому же вне сезона размножения. По-видимому, в репродуктивный период изоляция между видами усиливается. Детально взаимоотношения 46- и 54-хромосомной полевых рассмотрены в окрестностях Звенигорода под Москвой [Орлов, Малыгин, 1971]. Здесь в 1967–1969 гг. были проведены исследования кариотипа полевых из 65 колоний, показавшие преобладание 46-хромосомной полевки. Она была отмечена во всех обследованных биотопах — лугах, полях, выгонах и в смешанном

лесу. На одном небольшом участке было обнаружено поселение 46-хромосомных полевков из восьми колоний и поселение 54-хромосомных полевков из шести колоний. Норы 54-хромосомных полевков располагались вдоль края кустарника, норы 46-хромосомных полевков — в низинке, на луговине. Обособленность этих поселений оставалась неизменной в течение трех лет, хотя заселенность колоний за эти годы изменялась.

#### 7. О ПРОИСХОЖДЕНИИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ВОЗМОЖНОСТИ СИМПАТРИЧЕСКОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ

К настоящему времени межпопуляционные хромосомные различия стали известны более чем в 80 морфологических политипических видах (см. Приложение). В одних случаях несомненно, что речь идет о географических изменениях кариотипа в пределах одного биологического вида, в других — о самостоятельных морфологически слабо отличающихся видах, и, наконец, во многих случаях таксономический анализ не завершен. Географически замещающих и морфологически очень сходных видов (собственно видовая самостоятельность которых была обнаружена в результате исследования хромосомных наборов) известно уже более десятка. Таковы некоторые виды в родах *Epinaceus*, *Talpa*, *Sorex*, *Spalax*, *Cricetulus*, *Microtus* и др. Естественным результатом расселения и наложения ареалов первоначально географически замещающих видов должно быть проявление видов симпатрических, крайне слабо отличающихся по морфологическим признакам (с точки зрения систематики), но хорошо по хромосомным наборам.

Характерно, что пары морфологически сходных видов млекопитающих в основном аллопатричны, и область их совместного обитания невелика. Таковы виды-двойники обыкновенных бурозубок *Sorex araneus* и *S. gemellus*, ежи обыкновенный (*E. europaeus*) и белогрудый (*E. romanicus*); африканские домовые мыши *Mus minutoides* и *M. indutus*; полевка большая (*Microtus fortis*) и Максимовича (*M. maximowiczii*). Широко перекрываются ареалы одной пары видов-двойников, 46- и 54-хромосомных обыкновенных полевков. Исследования хромосомных наборов обыкновенных полевков надвида *M. arvalis* дают все основания для вывода о том, что современная симпатрия 46- и 54-хромосомных полевков возникла в результате наложения ареалов первоначально географически обособленных видов, причем 46-хромосомный вид (*M. arvalis* Pall.) эволюционно, по-видимому, более молодой. Следовательно, нет оснований для того, чтобы рассматривать симпатрические виды-двойники в качестве доказательства возможности симпатрического видообразования.

С тех пор как стали известны случаи внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма, появились и предположения о возможности у млекопитающих симпатрического видообразования. Эти взгляды, в частности, последовательно проводятся во многих работах Р. Маттея [Matthey, 1966, 1967 и др.]. В основе их лежит прежде всего представление о сильном изолирующем эффекте одной хромосомной перестройки. Если исходить из этого, то гетерозиготы должны оставлять меньше потомства, чем гомозиготы (исходная и производная), и поэтому постепенно будут

удаляться из популяции. При определенных условиях полиморфная популяция дифференцируется на две группы — исходную гомозиготную и производную от нее с перестройкой также в гомозиготном состоянии. Но как было показано выше, одна и даже две хромосомные перестройки не обладают столь действенным изолирующим эффектом и поэтому такой путь симпатрического видообразования вряд ли возможен. К тому же эта простая схема не учитывает того обстоятельства, что перестройки, в частности робертсоновские, могут обнаружить дифференциальную выживаемость в гетерозиготе в зависимости от генотипа. Подобные факты привлекают в настоящее время все большее внимание [Gropp, Winking, 1981].

Другой путь симпатрического видообразования, который иногда предполагают, — накопление в популяции большого количества хромосомных перестроек и нарушение из-за этого панмиксии, так что крайние звенья в цепи последовательных хромосомных изменений теряют способность давать плодовитое потомство при скрещивании между собой или плодовитость их потомства заметно снижается. Если такая цепь по какой-либо причине окажется разорванной, то в одной популяции возникнут две формы, в большей или меньшей степени репродуктивно изолированные. Например, Маттей предполагает, что *Mus minutoides* и *Mus indutus*, отличающиеся девятью транслокациями типа центрических соединений, являются крайними звеньями некогда полиморфной популяции [Matthey, 1967a]. Это предположение действительно бы опиралось на факты, если бы хромосомный полиморфизм популяций не был ограничен узкими рамками. Однако, как отмечалось выше, во всех известных случаях популяции полиморфны только по одной-двум перестройкам, но никак не по пяти или десяти. Если отдельные популяции обыкновенной бурозубки полиморфны по одной-двум транслокациям, то в целом по ареалу этого вида размах хромосомной изменчивости гораздо больше и достигает не менее шести транслокаций. Межпопуляционные различия домовых мышей *Mus musculus* в Европе достигают семи транслокаций, в то же время каждая популяция полиморфна не более чем по двум транслокациям. Поэтому не исключено, что некоторые популяции в какой-то степени изолированы от других. Подобная же ситуация у американских *Peromyscus* и африканских мышей *Mus*, изучавшихся Маттеем. Между прочим, то обстоятельство, что размах внутривидовой хромосомной изменчивости всегда меньше межпопуляционных различий, указывает на географический, а не симпатрический способ дифференцировки и видообразования.

## КАРИОЛОГИЯ В ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Внимание предыдущих исследователей в основном фиксировалось на обнаружении кариотипических различий между формами, подвидами и видами, состоящими в тесном систематическом родстве, обычно в пределах надвида или подрода. При рутинных методах хромосомного анализа невозможно было судить о родстве далеких видов в больших и сильно дифференцированных родах и тем более видов из разных родов [Орлов, 1974]. Сравнивая кариотипы таких видов, можно было составить представление лишь о типах хромосомных перестроек, которые имели место в эволюции кариотипа данной группы, причем, как выяснилось, представление далеко не полное. Развитие методов дифференциальной окраски хромосом обусловило качественно новый уровень в изучении надвидовых таксонов млекопитающих. С помощью G-окраски или ее эквивалентов (Q-, R-окраска) удастся проследить общность строения хромосомных геномов на разных ступенях систематической иерархии, а точная идентификация перестроек хромосом различными методами дифференциальной окраски обеспечивает правильность кариофилетических построений. В настоящее время очевидно, что современные цитогенетические методы могут и должны быть привлечены для изучения филогении триб, подсемейств и семейств млекопитающих.

### 1. МУТАЦИОННЫЙ МЕТОД РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНЕЗА

Основным инструментом изучения филогенеза и построения родословных древ весь последарвиновский период служили морфологические методы в виде известной триады — сочетание данных сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. В последние десятилетия предприняты попытки использовать в реконструкции филогенеза генные, геномные и хромосомные мутации, исследования которых ведутся преимущественно методами молекулярной биологии и цитогенетики. Эти попытки до сих пор не получили сколь-либо широкого распространения, что особенно заметно на фоне бурного развития молекулярной биологии и сравнительной кариологии.

Ценность мутаций для реконструкции филогенеза определяется прежде всего тем, что любая группа особей, группа видов, группа родов и т.п., несущая какую-либо уникальную мутацию, оказывается строго монофилетической. В качестве родоначальника такая группа (независимо от ее объема и ранга) должна иметь не просто популяцию или вид, но одну особь. Особенность мутаций в том, что они возникают на индивидуальном уровне и лишь затем переходят на популяционный или видовой. Если удастся изучать распространение многих уникальных мутаций среди видов какого-либо таксона, то исследователь получает проекцию филогенетического куста этого таксона, т.е. серию монофилетических и иерархически соподчиненных групп.

Существенные трудности возникают, когда исследователь на основании

этой проекции филогенетического куста пытается достоверно реконструировать весь филогенетический куст. Неоднократно делались попытки реконструировать филогенетический куст по данным о мутациях макромолекул с использованием различного математического аппарата, например метода невзвешенной попарной кластеризации [Sokal, Mitchener, 1958], метода минимальных эволюционных изменений [Farris, 1972], метода минимизации квадратов отклонений [Fitch, Margoliash, 1967]. Например, Фитч и Марголиаш предприняли попытку реконструировать филогенез некоторых групп животных по данным замены аминокислот в цитохроме-с, белке, участвующем в клеточном дыхании. Дивергенцию рас человека реконструировали Ней и Ройчаудхури [Nei, Roychoudhury, 1972].

К сожалению, достоверность таких реконструкций остается весьма неопределенной. Единственным объективным методом, по нашему мнению, является совмещение проекции филогенетического куста, полученной на основании анализа распространения уникальных мутаций, с эволюционным древом, построенным по данным палеонтологии и сравнительной анатомии. Такое сопоставление позволяет заполнить некоторые палеонтологические пробелы и определить время возникновения мутаций. Следует подчеркнуть, что, во-первых, при отсутствии палеонтологических данных достоверная реконструкция филогенеза оказывается практически невозможной; во-вторых, проекцию филогенетического куста в этом случае можно использовать при построении систем классификации, т.е. в таксономии; в-третьих, очевидно, что в реконструкции филогенеза можно использовать мутации любого типа — генные, геномные, хромосомные.

#### Анализ филогенетических связей в подсемействе полевок (*Microtinae*) по хромосомным мутациям

В результате анализа дифференциальной окраски хромосомных наборов 35 видов полевок из 13 родов всех семи современных триб подсемейства *Microtinae* были выявлены перестройки хромосом, которые можно использовать для реконструкции филогенетических связей современных видов полевок [Орлов и др., 1980а, 1982; Orlov, Yatsenko, 1982].

При сравнении хромосомных наборов полевок были выделены хромосомы и участки хромосом, идентично окрашенные G-методом. Оказалось, что все многообразие хромосомных наборов полевок создается всего 40 типами и 10 типами X-хромосом. Подобно тому, как из букв алфавита возникают слова, различные сочетания этих пяти десятков хромосом образуют все многообразие кариотипов полевок. Для этих хромосом было предложено название "базисные" хромосомы. Очевидно, что такие базисные хромосомы можно описать для любого таксона млекопитающих, их удобно нумеровать по убывающей величине и удобно использовать для унификации описания кариотипов самых разных таксонов, будь то род, семейство, отряд или класс.

Естественно, что выделенный набор базисных хромосом полевок не является исчерпывающе полным. Вероятно, дальнейшие исследования на большем материале и более тонкие методически дополняют или изменяют этот набор базисных хромосом полевок. Нашей целью является не просто описание гомологии разных видов и родов полевок, но использование тех



хромосомных мутаций, которые при этом были обнаружены, для реконструкции филагенеза полевок.

На основании изучения некоторых хромосомных мутаций полевок можно составить проекцию филогенетического куста этого подсемейства (рис. 20). Эта проекция была сопоставлена с известными в настоящее время палеонтологическими данными.

Среди крупных хромосом особый интерес представляют базисные аутосомы № 1, 3 и 7. Эти аутосомы имеются у многих видов полевок из всех семи современных триб. Независимое возникновение этих крупных аутосом в разных филетических линиях полевок весьма мало вероятно. Скорее всего эти аутосомы унаследованы от общего предка современных полевок. Поскольку по крайней мере пять триб полевок развивались обособленно со среднего плиоцена, то предковый таксон не должен быть моложе позднего миоцена. Таким образом, можно прийти к выводу, что хромосомы 1, 3, 7 сохраняют свою структуру по меньшей мере 5 млн. лет, а, вероятно, и значительно больше, поскольку они встречаются у *Ellobius* и у некоторых хомяков.

Базисная аутосома 1, имеющаяся у полевок всех семи триб, в трибе *Clethrionomyini* сохранилась только у двух видов — *C. rufocanus* и *sikotansis*. У остальных видов (*glareolus*, *gapperi*, *rutilus*) и всех *Alticola* она замещена базисной аутосомой 2. Эта перестройка базисной аутосомы 1 в базисную аутосому 2 произошла в эволюции рода *Clethrionomys* у какого-то вида древнего плейстоцена или даже раньше у одного из видов *Pliomys*. В любом случае несомненно раннее разделение *Clethrionomys* на две филетические линии. Поэтому целесообразно выделить *rufocanus* и близкие к нему виды в особый подрод, для которого можно использовать название *Crastomys* Miller, 1900. Несомненны также тесные филогенетические связи *Alticola* и одной из ветвей рода *Clethrionomys*. В будущем эти филогенетические связи, возможно, будут прослежены и на палеонтологическом материале.

Современные *Lagurus* и *Eolagurus* отличаются несколькими хромосомными мутациями. Например, у *Eolagurus* изменена базисная аутосома 3. Все это хорошо согласуется с известными палеонтологическими данными о длительном самостоятельном развитии *Lagurus* и *Eolagurus* и происхождении их от разных *Villanyia*.

Кариотипы триб *Clethrionomyini*, *Ondatrini*, *Lemmini*, *Lagurini* характеризуются в целом небольшими различиями, близки у них и диплоидные числа, что связано с редкостью хромосомных мутаций в эволюции этих таксонов. Сходство их кариотипов объясняется сохранением исходного предкового кариотипа на протяжении по крайней мере 2 млн. лет.

Напротив, для трибы *Microtini* характерна большая кариологическая дифференцировка, большое число хромосомных мутаций, возникших за 2 млн. лет. У большинства видов полевок трибы *Microtini* базисная аутосома 7 замещена базисными аутосомами 5 или 6. Соответственно в трибе прослеживаются три основные эволюционные линии. Следует отметить, что на палеонтологическом материале эти линии до сих пор не были выявлены. Оказалось, что особую филетическую линию составляет *Chionomys*. Среди всех исследованных видов *Microtini* только у *Chionomys* сохраняется базисная аутосома 7. Филогенетические связи *Chionomys* до сих пор неиз-

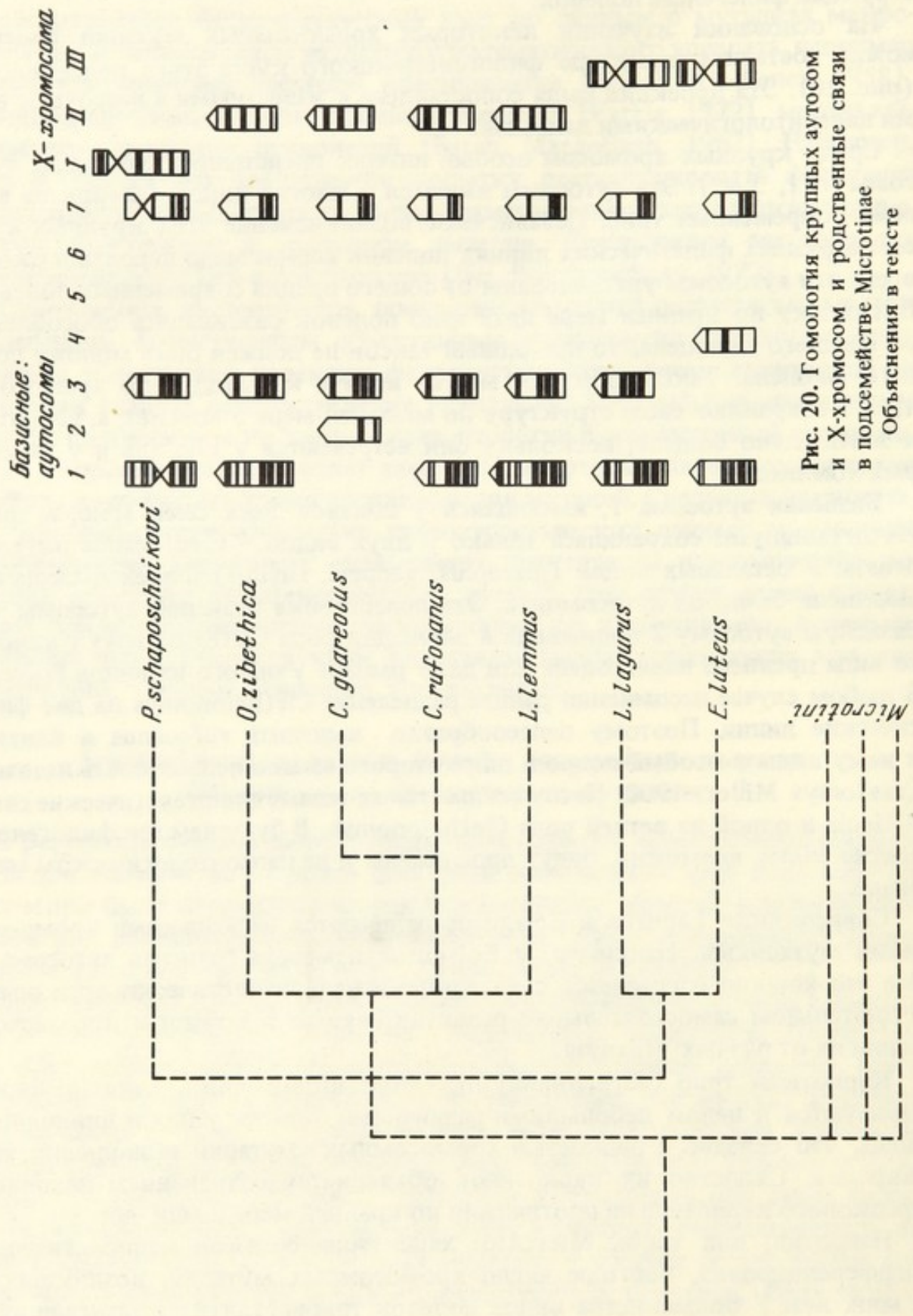


Рис. 20. Гомология крупных аутосом и X-хромосом и родственные связи в подсемействе Microtinae  
 Объяснения в тексте

вестны. Возможно происхождение *Chionomys* от *Mimomys*, минуя стадию *Allophajomys*. Но невозможно допустить их происхождение от *Pliomys*, исходя из особенностей черепа и зубов. (Видимо, какая-то ветвь *Mimomys* сохраняла базисную аутосому 7.)

Вторую филетическую линию составляют *Arvicola*, *Lasiopodomys* и часть рода *Microtus* (точнее, часть подрода *Microtus*) и *Blanfordimys*. Для всех этих видов характерно замещение базисной аутосомы 7 на 6. Это замещение было результатом одной или нескольких мутаций. Происхождение рода *Arvicola* достоверно прослеживается от *Mimomys*; весьма вероятно происхождение от *Mimomys* и рода *Lasiopodomys*. Таким образом, перестройка базисной аутосомы 7 в 6 произошла, скорее всего, в роде *Mimomys* около 2 млн. лет назад. Базисную аутосому 6 имеет также подрод *Blanfordimys* и часть подрода *Microtus* (*oesonomus* и виды Дальнего Востока, Монголии и Китая — *fortis*, *maximowiczii*, *mongolicus*, *limnophilus* и др.). Среди всех этих видов по палеонтологическим данным прослеживается происхождение только *oesonomus* от *Allophajomys*. Возможно, что *Allophajomys* унаследовали от *Mimomys* базисную аутосому 6 и от *Allophajomys* произошли виды *Microtus*, имеющие базисную аутосому 6.

Третью филетическую линию образуют пять подродов — *Pitymys*, *Neodon*, *Sumeriomys*, *Stenocranium* и часть подрода *Microtus*. Для всех этих видов характерна базисная аутосома 5. Среди видов этой линии несомненно происхождение *Pitymys* от *Allophajomys*, происхождение остальных групп палеонтологически не датируется. Судя по кариологическим данным, вся эта линия происходит от *Allophajomys*. Можно предположить, что мутация, в результате которой возникла базисная аутосома 5, произошла у *Allophajomys* 1,5 млн. лет назад.

Вывод о более раннем обособлении филетической линии, имеющей базисную аутосому 6, подкрепляется и значительной морфологической дифференцировкой этой линии (в ее составе три рода — *Arvicola*, *Lasiopodomys*, часть *Microtus*) и значительной дивергенцией формы X-хромосомы. В этой линии обнаруживаются шесть типов X-хромосомы, а в линии с базисной хромосомой 5 — лишь два типа X-хромосомы.

Таким образом, виды подрода *Microtus* относятся к двум разным филетическим линиям. Поэтому этот подрод является искусственным объединением видов. Целесообразно в составе подрода *Microtus* оставить группу обыкновенных полевок (четыре вида) и темную полевку *M. agrestis*. Остальные виды этого подрода (*oesonomus* и другие виды Дальнего Востока) выделить в особый подрод, назвав его *Alexandromys* Ognev, 1914.

В трибе *Microtini* кариологически отличаются не только все виды, но и подроды и роды. Например, для подрода *Neodon* (памирские полевки) характерно изменение хромосомы 3, для *Lasiopodomys* — отсутствие хромосомы 3, для *Arvicola* — уникальные соединения хромосом и т.д. Исключение составляют только подроды *Pitymys* и *Microtus* (обыкновенные полевки и темная полевка). Две эти группы не имеют каких-либо диагностических хромосомных различий, что лишним раз подчеркивает их близость.

Типы хромосомных мутаций у полевок в принципе такие же, как и в других группах млекопитающих. В частности, широко распространены перестройки с изменением положения центромеры без изменения рисунка

G-полос. Как показано в главе IV, такие изменения связаны с тандемными слияниями предковых мелких элементов и последующей активацией — инактивацией латентных центромер (см. рис. 10). Интересно, что удается достоверно показать и разделение хромосом (увеличение числа хромосом) в эволюции некоторых полевок. Например, у *Sumeriomys* отсутствие базисных хромосом 3 и 7 несомненно является вторичным — следствием их разделения на несколько более мелких хромосом. Эти перестройки также могут быть связаны с тандемными слияниями (см. главу IV). Характерным является и то, что соединения хромосом в разных линиях полевок всегда уникальны: не удалось обнаружить ни в одном случае, чтобы у далеких видов в соединениях участвовали бы одинаковые хромосомы.

Гипотетический предковый кариотип *Microtini* вероятнее всего был близок кариотипам современных *Ondatrini*, *Clethrionomyini*, *Lemmini*. Он, несомненно, включал акроцентрические базисные хромосомы 1, 3, 8—11, 13—17 и другие, X-хромосому типа II. Диплоидное число вероятнее всего было 56 или больше, и в эволюции полевок происходило как уменьшение, так и увеличение числа хромосом.

Для хромосом разных триб полевок характерна высокая гомология. Подавляющее число базисных хромосом можно обнаружить в кариотипе любого вида полевок. Это, несомненно, указывает на монофилетическое происхождение всего подсемейства. В частности, не вызывает сомнений единое происхождение *Lemmini*, *Prometheomyini* и *Dicrostonyxini* — трех триб полевок, филогенетические связи которых палеонтологами не изучены.

## 2. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПРИМАТОВ

Кариотипы человека и более 60 видов приматов изучены всеми существующими методами дифференциальной окраски. Еще примерно столько же видов описано на основании данных рутинной окраски хромосом [Miller, 1977]. Сравнение кариотипов видов, находящихся в разной степени систематического родства, от полуобезьян (*Microcebus murinus*) до человека свидетельствует о значительном постоянстве эухроматиновой части их хромосомного генома и широкой вариабельности гетерохроматина. Рисунок исчерченности плеч хромосом, строение отдельных полос и их генное содержание, по-видимому, одинаковы у человека и павиана, и если не учитывать гетерохроматиновые участки, то можно полагать, что хромосомный материал, свойственный человеку, сформировался уже десятки миллионов лет назад, до разделения низших и высших узконосых обезьян. [Dutrillaux et al., 1978]. Филогения приматов по кариологическим данным обнаруживает целый ряд точек ветвления, часть из которых может быть поставлена в соответствие с палеонтологическим материалом.

По данным Дютрилло [Dutrillaux, 1979], кариотип мышиноного лемура *Microcebus murinus*, имеющий 66 хромосом, наиболее близок к исходной для всего отряда предковой форме. Его хромосомы (все аутосомы акроцентрические) участвуют в образовании двуплечих хромосом остальных приматов, в том числе обнаруживаются в составе хромосом человека ( $2n = 46$ ). Кариологически реконструированный общий предок широконосых и узконосых обезьян по кариотипу более всего сходен с обыкновен-

ным капуцином *Sebus carucinus*. Гипотетический кариотип общего предка группы видов человекообразных обезьян (гориллы и шимпанзе) и человека может соответствовать палеонтологически датированному *Proconsul*. Возможно, близким к нему по кариотипу является орангутан (*Pongo pygmaeus*), но, скорее всего, последний занимает промежуточное положение на филогенетической линии между *Proconsul*, с одной стороны, и общим предком низших и высших узконосых обезьян — с другой.

В линии, ведущей от человекообразных обезьян к человеку, удается реконструировать только один кариотип, который мог бы быть предковым для *Homo*. Он отличается от кариотипа *H. sapiens* тремя структурными перестройками (тандемным слиянием, ведущим к образованию 2-й хромосомы человека и двух перичентрических инверсий, в 9-й и 18-й хромосомах), а также перестройками гетерохроматина, наиболее заметными в 1-й и 18-й хромосомах. В интерпретации Дютрилло шимпанзе ближе к человеку, чем горилла, однако существует и другое мнение [Miller, 1977]. Дело в том, что хромосомный геном всех трех видов включает особый тип гетерохроматина, который интенсивно флуоресцирует при окраске акрихингидрохлоридом или акрихинипритом. Ярко светящиеся гетерохроматиновые блоки локализованы в дистальном конце длинного плеча Y-хромосомы человека и небольших околоцентромерных участках 3-й и 4-й хромосом и акроцентриков. Среди остальных видов Y-хромосома флуоресцирует только у гориллы (*Gorilla gorilla*). Некоторые районы акроцентриков шимпанзе и гориллы также обнаруживают яркое свечение. Флуоресцирующий хроматин идентифицирован и у малого шимпанзе (*Pan paniscus*). Сходных по характеристикам свечения участков или хромосом не обнаружено у орангутана или других приматов, а также у других видов млекопитающих [Pearson, 1973]. Таким образом, этот, кариологический признак является своего рода филогенетическим новообразованием в процессе эволюции не только отряда, но и класса млекопитающих в целом.

### 3. О ПРОИСХОЖДЕНИИ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ В СВЕТЕ КАРИОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Еще недавно все наши представления о происхождении домашних животных были основаны на письменных источниках, предметах изобразительного искусства и находках костных остатков при археологических раскопках. Как справедливо отмечал В.И. Цалкин [1972], со времен Ч. Дарвина наши знания о предках домашних животных не претерпели сколь-либо глубоких и принципиальных изменений. Догадки, предположения и гипотезы по-прежнему преобладают во всех рассуждениях, касающихся вопросов монофилетического или полифилетического происхождения большинства видов домашних животных, моноцентризма или полицентризма процессов одомашнивания. Несмотря на то что в последние десятилетия археологическое изучение Передней и Средней Азии принесло много новых материалов, все-таки остается мало надежды на то, чтобы в ближайшие годы удалось воссоздать четкую картину процессов одомашнивания.

По нашему мнению, исследование центров доместикации животных может успешно продвигаться вперед, если привлечь сведения о генети-

ческой изменчивости домашних животных, таких как кошка, собака, свинья, овца, коза, и их диких родичей. Дикие родичи этих животных в историческое время сохранили в значительной мере неизменным многообразие своих форм и значительные ареалы своего распространения. Если у таких видов удастся выявить различия географических форм по каким-либо строго генетически обусловленным признакам и обнаружить идентичность домашней формы с одним из подвидов дикого родича, то тем самым может быть убедительно решен и вопрос о центре доместики. В качестве таких генетически строго обусловленных признаков можно использовать морфологию хромосом, иммуногенетические, иммунологические, электрофоретические и некоторые другие показатели.

В настоящее время исследованы хромосомные наборы всех домашних животных, нередко большей части их породного состава. Активно ведется поиск кариологических доказательств родства того или иного вида домашнего животного с дикими родичами. Особенно большие перспективы открывают перед исследователями новые методы кариологического изучения, основанные на применении дифференциальной окраски.

В целях унификации получаемых данных создан Международный Комитет по стандартизации кариотипов домашних животных [Ford et al., 1980]. Комитетом разрабатываются рекомендации по описанию морфологических особенностей хромосом целого ряда видов.

Кариотипы домашних животных являются по существу строго мономорфными. Для многих интенсивно разводимых животных (крупный рогатый скот, козы, овцы, свиньи) описаны разнообразные aberrации кариотипов, которые являются именно отклонениями от нормы, а не выражением генетического полиморфизма соответствующих популяций [Gustavsson, 1980]. Цитогенетический анализ позволяет проследить фенотипический эффект некоторых aberrаций и может служить средством для выбраковки их носителей. Идентификация хромосомных мутаций с помощью методов дифференциальной окраски и изучение их последствий составляет важную часть кариологического исследования домашних животных. Некоторые из полученных в этом направлении данных приведены нами в других разделах. В настоящей главе мы коснемся только тех аспектов кариологического анализа, которые имеют отношение к проблеме происхождения домашних видов.

Домашние виды принадлежат к пяти отрядам млекопитающих. За исключением трех видов — кролика, кошки и свиньи, домашние животные имеют высокие диплоидные числа, выше модального значения  $2n = 48$ , о чем уже говорилось в главе I. Хромосомные наборы большинства видов представлены преимущественно акроцентрическими хромосомами. К настоящему времени изучена дифференциальная окраска хромосом многих домашних млекопитающих и произведено сравнительное изучение кариотипов некоторых из них и близких диких видов.

### Домашние свиньи

В кариотипе домашней свиньи 38 хромосом, из них шесть пар акроцентрические, остальные мета- и субметацентрические. В хромосомных наборах диких азиатских кабанов — японского (*Sus vittatus*) и индийского

(*S. cristatus*) также 38 хромосом [Muramoto et al., 1965; Ray-Chaudhuri et al., 1968]. По строению кариотипа и дифференциальной окраске хромосом эти животные неотличимы от домашней свиньи. У европейского дикого кабана встречаются различные варианты хромосомных чисел: 36, 37 и 38. 38-хромосомные особи кариологически идентичны остальным 38-хромосомным диким и домашним свиньям. 36-хромосомные наборы образованы за счет центрического слияния двух пар акроцентрических хромосом в одну пару крупных субметацентриков. Применение дифференциальной окраски позволило выяснить, что в этой перестройке в разных популяциях участвуют неодинаковые хромосомы. В западноевропейских популяциях крупный субметацентрик образован слиянием  $T_1$ , или 15-й и 17-й хромосом 38-хромосомного кариотипа. В восточноевропейских, кавказских и среднеазиатских популяциях обнаруживается сочетание 16-й и 17-й акроцентрических хромосом — слияние  $T_2$  [Тихонов, Трошина, 1974]. 37-хромосомные кариотипы являются гетерозиготными по одной из этих перестроек. Наличие двух вариантов центрических слияний по ареалу дикого кабана является бесспорным доказательством хромосомного полиморфизма у этого вида и окончательно сняло вопрос о происхождении 37-хромосомных кариотипов путем гибридизации диких и домашних животных, о чем немало писали в свое время.

Стабильность диплоидного числа 38 у домашней свиньи вызывала недоумение исследователей в связи с тем, что европейские породы выводили от дикого европейского кабана, имеющего, как считали, 36 хромосом. В этом случае 38-хромосомный кариотип объясняли гибридизацией исходного 36-хромосомного кариотипа и азиатских 38-хромосомных форм, участие которых в селекции современных пород общеизвестно. Открытие хромосомного полиморфизма у европейского кабана имеет два последствия в интересующей нас проблеме. Во-первых, все дикие кабаны, как европейские (по-видимому, преимущественно 36-хромосомные), так и азиатские 38-хромосомные, могут рассматриваться как части единого целого (различные популяции или подвиды единого вида *Sus scrofa* L.). Во-вторых, в современном ареале дикого кабана 38-хромосомные формы занимают отчетливо краевое положение: Дальний Восток, Южная и Центральная Азия, Средиземноморье. Именно в этих областях предположительно происходило одомашнивание свиней, откуда они были завезены в другие области древнего мира и положили начало древним местным, в том числе и европейским породам.

Сравнение дифференциально окрашенных хромосом домашней свиньи и других представителей отряда парнокопытных, в частности с высокохромосомными кариотипами Bovidae, подтвердило, что формирование кариотипа свиней шло на основе множественных слияний акроцентрических хромосом гипотетического, общего для нежвачных и жвачных предкового кариотипа. Гомологии этих акроцентриков устанавливаются на уровне целых плеч двуплечих хромосом свиньи либо частей плеч. В частности, сложносоставная природа показана для наиболее крупных хромосом домашней свиньи — метацентрика  $M_1$  и акроцентрика  $A_1$  [Графодатский, Раджабли, 1981]. Множественные слияния происходили с утерей гетерохроматинового материала.

## Домашние козы и овцы

Все дикие и домашние козы имеют одинаковое диплоидное число 60. Хромосомные наборы представлены исключительно акроцентриками. В наборах баранов встречаются от одной до четырех пар крупных двухплечих хромосом, остальные хромосомы также акроцентрические. Диплоидные числа в целом по роду *Ovis* имеют значения 58, 56, 54 и 52, у домашней овцы, как правило, 54, хотя известны и 52-хромосомные варианты [Bruege, Mills, 1971].

Идентификация хромосом с помощью дифференциальной окраски показала, что акроцентрические элементы в кариотипах коз и овец одинаковы. Обнаружено полное соответствие плеч двухплечих хромосом баранов акроцентрикам из кариотипа козы. Идентичность дифференциально окрашиваемого материала хромосом прослеживается и в других родах трибы *Caprini* — *Ammotragus* ( $2n = 58$ ), *Pseudois* ( $2n = 54$ ), *Nemitragus* ( $2n = 48$ ) [Bunch, Nadler, 1980]. Более того, аутомный набор козы сходен с таковым 60-хромосомных газелей и сайгака (триба *Rupicaprini*), а также с кариотипом крупного рогатого скота, представителя другого подсемейства — *Bovinae*. Обнаруженное сходство [Evans et al., 1973; Графодатский, Раджабли, 1981] свидетельствует о том, что 60-хромосомный кариотип козы близок к предковому хромосомному набору, от которого дивергировали виды с меньшим числом хромосом. Гетерохроматин у этого вида представлен небольшими центромерными блоками. Относительно невелико и количество гетерохроматина у домашней овцы.

Анализ характера робертсоновских транслокаций у баранов [Bunch, Nadler, 1980] показал, что по кариологическим данным род *Ovis* имеет монофилетическое происхождение в Евразии. В этом роде, в свою очередь, монофилетическое происхождение показано для домашних овец. 54-хромосомный кариотип домашней овцы идентичен таковому только у муфлонов. Уриалы и архары имеют большие значения диплоидного числа — 58 и 56 соответственно [Nadler et al., 1971, 1973; Воронцов и др., 1972; Орлов и др., 1975, 1980]. Различия хромосомных наборов баранов являются следствием одного, двух или трех транслокационных соединений акроцентрических хромосом (центрическое соединение), при этом число плеч остается неизменно постоянным и равным 60. Из трех продуктов центрического соединения у домашней овцы и муфлонов два встречаются у уриалов (один крупный субметацентрик) и архаров (два субметацентрика). Иными словами, центрические слияния в эволюции рода имели определенную последовательность и направленность, и в этом ряду форм муфлоны, а следовательно, и домашние овцы являются наипозднейшими. У домашней овцы недавно были описаны три робертсоновские транслокации, сокращающие диплоидное число до 52, из них две транслокации не встречаются у диких баранов [Bruege et al., 1974; Bunch et al., 1976]. В скрещиваниях 54-, 56- и 58-хромосомных баранов, отличающихся одной или двумя центрическими соединениями, гибриды в любых сочетаниях плодовиты [Бутарин, 1939, 1950; Саркисов, 1953; Gray, 1954]. Обнаружена естественная гибридная зона 54- и 58-хромосомных горных баранов в западном Иране [Nadler et al., 1971]. Плодовиты гибриды американских



снежных 54-хромосомных баранов и домашних овец [Nadler et al., 1973], а также 54- и 53-хромосомных домашних овец [Buege, Ellis, 1979].

Анализ географического распространения хромосомных форм горных баранов показывает, что все они географически замещают друг друга. 54-хромосомные бараны занимают западную часть ареала на восток до Соляных пустынь Ирана (европейские участки ареала, Анатолия, Малая Азия и Закавказье). Центр ареала занят 58-хромосомной формой. Восточная граница этой формы в настоящее время неизвестна, но предположительно проходит по Памиру. На запад 58-хромосомные бараны распространены до Соляных пустынь Ирана. 56-хромосомная форма занимает восточную часть ареала к востоку от Памира. Что касается снежного барана *O. saipandensis*, то хромосомный набор этого вида в Старом Свете описан только из одного района на крайнем северо-востоке Азии у подвиговой формы *O. s. alleni* ( $2n = 52$ ) [Korobitsyna et al., 1974] и неизвестен у трех или четырех других азиатских подвидов. В Северной Америке описан хромосомный набор ( $2n = 54$ ) двух подвиговых форм *O. s. canadensis* и *O. s. dalli* (американские авторы относят их обычно к разным видам) [Nadler, 1971; Korobitsyna et al., 1974].

Кариологическая идентичность муфлонов и домашних овец свидетельствует о том, что человеком были одомашнены только муфлоны Средиземноморья или Передней Азии. Уриалы и архары, вообще все дикие бараны, распространенные в настоящее время к востоку от Соляных пустынь Ирана, исключаются из непосредственных родоначальников домашних овец [Schmitt, Ulbrich, 1968; Nadler et al., 1971; Воронцов и др., 1972]. Тем самым значительно сужается и область первичной доместикиции диких баранов.

Несомненно, что в Среднюю Азию и Казахстан овцеводство проникло из Передней Азии. Однако в Центральную Азию овцеводство распространилось непосредственно из Передней Азии или Индии, но не из Средней Азии. Кариологический анализ подтверждает моноцентрическое происхождение всех пород домашних овец и отсутствие первичного центра доместикиции овец в Центральной Азии [Орлов и др., 1975]. Несмотря на то что горные бараны Центральной Азии не были одомашнены человеком, на этой территории сложился особый центр породообразования овец. По экстерьерным особенностям кариологически изученные монгольские овцы сходны с мелкими, тощехвостыми и длинношерстными овцами Тибета и некоторых других районов Центральной Азии.

Домашние овцы могли быть завезены из Передней Азии первоначально в Тибет и оттуда распространились по другим районам Центральной Азии, населенным монгольскими племенами, где приобрели лучшие мясные качества и жирнохвостость. Распространявшиеся на север и запад монгольские мясо-шерстные овцы в районе Синьцзяна и Западной Монголии столкнулись с разводимыми казахскими племенами мясными курдючными овцами. Именно поэтому гибридная зона между курдючными и монгольскими жирнохвостыми овцами носит явные черты вторичной интеграции.

## Крупный рогатый скот. Буйволы

Диплоидные числа диких полорогих — бизона, зубра и яка — одинаковы и равны 60. Выше упоминалось, что аутосомные наборы крупного рогатого скота также содержат 60 хромосом и одинаковы с аутосомным набором козы. Различие между ними заключается в морфологии X-хромосомы (acrocentric у коз и submetacentric у крупного рогатого скота). Сходное число и морфологию хромосом обнаруживают кариотипы домашнего яка и зебу.

У домашнего буйвола диплоидное число хромосом равно 50, в наборе пять пар крупных submetacentric хромосом, остальные аутосомы и половые хромосомы acrocentric. У диких буйволов описаны две формы, отличающиеся по числу хромосом. Буйволы с диплоидным числом 50 распространены в Индии и на запад до Северной Африки. Животные Юго-Восточной Азии, Японии и Австралии имеют диплоидное число 48 [Fisher, Ulbrich, 1968; Toll, Halnan, 1976]. Различие в их кариотипах обусловлено теломерно-центромерным слиянием acrocentric и двулучей пар из аутосомного набора 50-хромосомной формы [Графодатский, Раджабли, 1981]. Все 19 acrocentric пар из кариотипа буйвола обнаруживают гомологию с acrocentricами в кариотипах 60-хромосомных домашних животных. Двулучные элементы также находят гомологию в этих кариотипах.

Идентичность хромосомных наборов и одинаковый характер распределения гетерохроматина у 50-хромосомных домашних и диких буйволов позволяют считать последних единственными возможными родоначальниками домашних буйволов.

Несмотря на практически полное кариологическое сходство диких и домашних видов рода *Bos* и видов рода *Bison*, межвидовые и межродовые скрещивания между ними затруднены. В основном стерильность проявляется у гибридных самцов  $F_1$ . В некоторых скрещиваниях гибридные самцы полностью фертильны (бизон  $\times$  зубр, крупный рогатый скот  $\times$  зебу), в других стерильны (зубр  $\times$  крупный рогатый скот, бизон  $\times$  крупный рогатый скот, бизон  $\times$  зебу, бантенг  $\times$  крупный рогатый скот, як  $\times$  крупный рогатый скот) [Gray, 1954]. Очевидно, стерильность в этих случаях вызвана не хромосомными различиями, а иными причинами [Pathak, Kieffer, 1979].

Гибридные самки сохраняют плодовитость при всех вариантах скрещиваний, поэтому их используют в возвратных скрещиваниях с самцами исходных видов для получения плодovитого в последующих поколениях потомства. Несмотря на отсутствие цитогенетического критерия репродуктивной изоляции в целой группе форм *Bovinae*, прямые данные о скрещиваемости разных форм между собой говорят сами за себя. По результатам скрещиваний наиболее тесное родство сохраняют крупный рогатый скот и зебу, с одной стороны, зубр и бизон — с другой. Як, бантенг и буйволы репродуктивно изолированы друг от друга и от каждой из выше-названных пар.

В данном случае, как, по-видимому, в других примерах с домашними животными, справедливо допущение о нескольких центрах одомашнивания разных популяций или подвидов дикого *Bos primigenius*.

Выше обращалось внимание на большое сходство, едва ли не полную идентичность аутомсомных наборов 60-хромосомных Caprinae и Bovinae. На самом деле ситуация представляет большой интерес. В кариотипах видов, принадлежащих к этим двум подсемействам, обнаружены характерные отличия, обусловленные небольшой перегруппировкой материала в двух средних по величине хромосомах, соответствующих 11-й и 12-й парам в кариотипе козы. Перестройка объясняется реципрокной транслокацией между этими парами. Кроме того, они отличаются по морфологии и рисунку дифференциальной окраски X-хромосомы и по характеру распределения и количеству конститутивного гетерохроматина [Buckland, Evans, 1978, 1978a].

### Верблюды

Возможность прямого установления гомологии хромосом с помощью дифференциальной окраски сделала возможным открытие еще одного интересного факта в плане макросистематических взаимоотношений парнокопытных. Мозолоногие (Tylopoda) обычно выделяются в ранг независимого отряда, хотя в некоторых системах помещаются в отряд Artiodactyla в качестве подотряда. Диплоидные числа верблюдов и лам очень высокие, у всех равны 74 [Taylor et al., 1968]. Дифференциальная окраска (G- и C-полосы) впервые описана для двугорбого верблюда Графодатским и Раджабли [1981]. Согласно этим данным, многие акроцентрические хромосомы *Camelus bactrianus* сходны по рисунку G-окраски с акроцентриками козы и крупного рогатого скота. Некоторые незначительные отличия можно объяснить перестройками типа инверсий или транслокаций, затрагивающих небольшие районы хромосом. Обнаруженное кариологическое родство указывает на несомненную систематическую близость двух групп. Есть основания также полагать, что в кариотипе верблюда должно сохраниться сходство с предковым высокохромосомным кариотипом, от которого не менее 50 млн. лет назад дивергировали кариологически современные Ruminantia и Tylopoda.

### Домашние лошади и ослы

Род *Equus*, единственный современный род семейства Equidae, обнаруживает очень сильную кариологическую дифференциацию. Диплоидные числа в роде изменяются от  $2n = 66$  у лошади Пржевальского (*E. przewalskii*) до  $2n = 32$  у зебры Гартмана (*E. zebra*). Кариологически сходных видов не встречается. Все виды различаются по значению диплоидного числа. У некоторых пар видов описаны одинаковые числа хромосомных плеч, NF: у лошади Пржевальского и домашней, у осла и кулана, у зебры Гриви и Гранта. У лошади и осла, по данным рутинной кариологии, различие диплоидного числа всего на одну пару хромосом сопровождается многочисленными перестройками хромосом, так что выявить характер перестроек не представлялось возможным. У домашней лошади из 64 хромосом диплоидного набора 13 пар двуплечих, мета- и субметацентрических, аутомсом и 18 пар акроцентриков. У осла (диплоидное число 62)

двуплечих хромосом 20 пар и 10 пар акроцентрических хромосом. Только с помощью изучения дифференциальной окраски удалось выяснить степень гомологичности их хромосомных наборов. Она оказалась невысокой. В наборах лошади и осла всего четыре пары сходных по рисунку G-полос хромосом. Гомологию по остальным аутосомам или их отдельным районам невозможно установить [Ryder et al., 1978; Графодатский, Раджабли, 1981].

Лошадь Пржевальского является единственным сохранившимся к настоящему времени диким видом лошадей и возможным предком домашней лошади. Гибриды от скрещивания обеих лошадей полностью фертильны, хотя их кариотипы различаются одной перестройкой типа центрического слияния. Диплоидные числа 66 и 64 соответственно. [Venirschke et al., 1965]. По характеристикам G- и C-окраски лошадь Пржевальского и домашняя лошадь не обнаруживают отличий. Гибриды других видов Equidae стерильны [Ryder et al., 1978]. Кариологические и гибридологические данные не оставляют сомнений в филогенетическом единстве или непосредственной близости лошадей домашней и Пржевальского. Кариологические различия между ними могут быть результатом внутривидового внутривидового или межпопуляционного хромосомного полиморфизма в предковых популяциях дикой лошади. Естественным аналогом этой гипотетической ситуации считают кариологические отличия у современных диких ослов. У онагра *E. hemionus opager* в кариотипах устойчиво 56 хромосом, тогда как у кулана *E. h. kulan*, по-видимому, имеет место хромосомный полиморфизм по одному центрическому слиянию [Ryder et al., 1978]. Подробные данные по сравнительному анализу хромосомных наборов домашнего и дикого африканского ослов отсутствуют. Крайне незначительная гомология между кариотипами домашней лошади и осла объясняет бесперспективность попыток преодоления стерильности гибридов при данном межвидовом скрещивании.

### Собаки. Кошки. Кролики

Хромосомные наборы кошки и собаки не отличаются по каким-либо характеристикам от кариотипов видов из соответствующих родов. Диплоидные числа всех палеарктических и большинства других кошек равны 38, у собаки кариотип по числу и морфологии хромосом идентичен с таковым волков, шакала и динго (диплоидное число 78). Хромосомы или хромосомные плечи, гомологичные по рисунку G-полос акроцентрическим хромосомам собаки, обнаруживаются в кариотипах песца и лисицы, филогенетически удаленных друг от друга и от *Canis*. Сравнительно-кариологический анализ трех родов свидетельствует о том, что кариотип собаки близок к предковому для всего семейства *Canidae* кариотипу [Графодатский, Раджабли, 1981а, б].

Кариологические данные подтверждают обособленное положение кролика *O. cuniculus* в системе, где ему отводится место монотипического рода *Oryctolagus*. В группе систематически близких родов *Oryctolagus* — *Lepus* — *Sylvilagus* кариотип кролика отличается наименьшим значением диплоидного числа (44). Для названной группы, так же как и для других

двух родов кроликов — *Pronolagus* и *Romerolagus*, исходным является хромосомный набор с 48 хромосомами, все плечи которых обнаруживают гомологию в кариотипах с большими (52) или меньшими числами хромосом (44, 42). В эволюционных преобразованиях кариотипа зайцеобразных принимали участие робертсоновские слияния наряду с изменениями в количестве центромерного конститутивного гетерохроматина [Robinson, 1980; Robinson et al., 1981]. В отличие от других родов кроликов домашний кролик обнаруживает минимальное количество гетерохроматина. Неизвестно, является ли это также особенностью дикого *O. cuniculus*.

Подводя итог сказанному, необходимо подчеркнуть, что кариологические данные сами по себе не решают вопроса о происхождении того или иного вида домашних животных. Информация, получаемая из сравнительно-кариологического анализа видов, позволяет лишь выбрать предполагаемого родоначальника из нескольких возможных. Мы пока еще далеки от ответа на главный вопрос: происходят ли вообще изменения в кариотипе в процессе domestikации? О том, что такие изменения могут быть, говорят лишь, когда сравнивают мономорфный кариологически домашний вид и хромосомно полиморфную исходную форму. Экспериментальное изучение этого вопроса показывает, что определенные изменения действительно возможны. Полиморфная система добавочных хромосом у серебристо-черных лисиц, разводимых на зверофермах, в процессе domestikации приобретает больший размах изменчивости, чем при отсутствии селекции. У отселектированных по поведению животных встречаются такие числа добавочных хромосом, какие не приходится наблюдать в природе или бывают очень редки [Беляев и др., 1974a]. Несмотря на то что система В-хромосом чрезвычайно специфична для кариотипа, возможно, ее изменения правильно отражают сущность происходящих в кариотипах domestikцированных видов изменений, носящих регуляторный характер.

#### 4. О КАРИОЛОГИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ ГОЛАРКТИЧЕСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Современные млекопитающие представлены в Палеарктике и Неарктике главным образом на уровне общих родов. Роды с голарктическим распространением встречаются в 14 семействах наземных млекопитающих. Не менее чем для пяти семейств получены кариологические данные, проливающие свет на эволюционные взаимоотношения некоторых видов и историю их расселения прежде всего в связи с проблемой берингийской суши (см., например; Воронцов, Ляпунова, 1972 и другие работы; Лавров, Орлов, 1973; Раджабли, 1975; Иваницкая, Козловский, 1983; исследования американских авторов).

Наиболее полно в кариологическом отношении исследованы виды семейства беличьих (*Sciuridae*) как в Палеарктике, так и в Неарктике. Исследование хромосомных наборов сусликов на обоих континентах подтвердило существование голарктического вида *Citellus parryi*:  $2n = 34$ ,  $NF = 68$ . На основании биохимических, кариологических и морфологических данных распространение *C. undulatus*, который рассматривался

как голарктический, было ограничено территорией Сибири [Громов и др., 1965; Воронцов, Ляпунова, 1969; Robinson, Hoffman, 1975]. Одинаковое число хромосом ( $2n = 36$ ), сходная их морфология ( $NF = 64$ ) и дифференциальная исчерченность у американского *S. columbianus* и азиатского *S. undulatus* позволили выдвинуть предположение о позднеплиоценовой — раннеплейстоценовой миграции общего предка этих видов из Северной Америки в Азию [Воронцов, Ляпунова, 1969, 1970; Nadler et al., 1975]. Анализируя данные по кариологии беличьих и полевок (*Microtus*), Н.Н. Воронцов и Е.А. Ляпунова [1976] приходят к выводу о неоднократности обмена внутри этих групп за период плейстоцена. Кариологические данные были привлечены для обоснования гипотезы Закавказо-Сонорских связей белок в плиоцене [Воронцов, Ляпунова, 1972].

Для подсемейства полевок (*Microtinae*), широко распространенного в Голарктике, несомненным признавалось существование двух амфиберингийских видов — *Microtus oeconomus* и *Clethrionomys rutilus*. Современный ареал этих видов, их экологические характеристики и хромосомные наборы свидетельствуют о позднеплейстоценовой миграции этих видов из Азии в Северную Америку. Другой пример (ставший уже классическим) использования кариологического метода в выяснении филогенетических взаимоотношений полевок Старого и Нового Света — доказательство отсутствия в Северной Америке настоящих узкочерепных полевок (подрод *Stenocranius*). *M. (S.) gregalis*, спорадически распространенная на довольно обширной территории Евразии, имеет идентичный для всех изученных популяций хромосомный набор ( $2n = 36$ ,  $NF = 54$ ) [Ляпунова, Мироханов, 1969; Fedyk, 1970]. У полевок с Аляски (*M. miurus*) и о-ва Святого Матвея (*M. abbreviatus*) идентичные между собой и отличные от *M. gregalis* кариотипы —  $2n = 54$ ,  $NF = 72$  [Rausch, 1964; Rausch, Rausch, 1968]. Резкие различия в числе и морфологии хромосом, с одной стороны, при поразительном морфологическом сходстве — с другой, свидетельствуют о конвергенции, которая могла быть результатом обитания этих видов в сходных экологических условиях.

Из голарктических групп млекопитающих следует особо остановиться на сопоставлении данных кариологии и классической систематики у леммингов. Существование амфиберингийского вида *Lemmus sibiricus*, по-видимому, можно считать доказанным. Работами Рауш [R. Rausch, V. Rausch, 1972], детально исследовавших кариотипы леммингов северной Аляски и о-ва Прибылова, и А.И. Козловского, описавшего хромосомный набор лемминга с Чукотки [Козловский, Хворостянская, 1978], показана кариологическая идентичность *L. sibiricus* ( $2n = 50$ ,  $NF = 52$ ) и отличие его от европейского вида *L. lemmus* ( $2n = 50$ ,  $NF = 50$ ), доказанное различиями в дифференциальной окраске аутосом и половых хромосом (Y). Кроме того, при скрещивании *L. lemmus* и *L. sibiricus* гибридные самцы были стерильны, а смешанные пары *L. sibiricus* с Аляски и о-ва Прибылова давали плодовитое потомство. Миграция леммингов на Аляску могла произойти в позднем плейстоцене [Рауш, 1977]. Существование другого голарктического вида из трибы *Lemmini* *Dicrostonyx torquatus* в свете новых кариологических данных поставлено под сомнение [Воронцов, Ляпунова, 1976; Рауш, 1977]. Основываясь на палеонтологических данных и кариологической дифференциации копытных леммингов Северной Америки, Р. Рауш

[R. Rausch, V. Rausch, 1972; Рауш, 1977] пришел к заключению о существовании двух рефугиумов, в которых в эпоху плейстоценовых оледенений сформировались современные копытные лемминги. Для семи подвидов копытных леммингов, изученных из северной части Канады, Аляски и прилежащих островов, показана вариация числа хромосом от 30 до 47 при постоянном числе хромосомных плеч — 54 (за исключением двух форм). Все это говорит об общем происхождении этих леммингов в Новом Свете и заселении островов с материковой Аляски. Изучение хромосомных наборов копытных леммингов с материковой части Евразии — Полярный Урал, побережье моря Лаптевых [Гилева, 1973] и с Чукотки [Козловский, 1974а; Чернявский, Козловский, 1980] показало вариацию числа хромосом от 45 до 54 на западе ареала и от 57 до 86 — на востоке за счет добавочных хромосом. В 1980 г. Ф.Б. Чернявским и А.И. Козловским был описан новый вид копытного лемминга *D. vinogradovi* с о-ва Врангеля с постоянным числом хромосом ( $2n = 28$ ,  $NF = 54$ ). Несомненно генетическое родство этого вида с леммингами Нового Света. Авторы делают вывод о вселении его с территории Аляски по северной части Берингии. Таким образом, современные копытные лемминги представляют собой группу видов, и *D. torquatus* следует исключить из видов с голарктическим распространением.

Из обширного отряда насекомоядных (*Insectivora*) только род *Sorex* представлен как в Палеарктике, так и Неарктике. Основные связи и обмен видами между двумя материками прекратился, по-видимому, уже в плиоцене. Об этом свидетельствует преобладание в Старом Свете представителей подрода *Sorex*, тогда как в Северной и Центральной Америке в основном обитают бурозубки, относящиеся к подроду *Otisorex*. Кариологически наиболее полно изучены палеарктические бурозубки, для которых показана четкая хромосомная дифференциация и существование надвидовых группировок, отражающих их филогенетические связи. К подроду *Sorex* принадлежат как виды со стабильным кариотипом, так и виды, характеризующиеся хромосомным полиморфизмом. Это свидетельствует о сложной генетической структуре этой группы. Для неарктических представителей рода *Sorex*, кариологически почти не изученных, не существует пока единой надвидовой системы. Однако уже сейчас можно делать выводы о систематических взаимоотношениях бурозубок Старого и Нового Света.

До сих пор, пожалуй, самым острым вопросом в систематике бурозубок остается проблема "арктической" бурозубки, хотя еще в 1971 г. А.И. Козловский, сравнивая изученные им кариотипы этих бурозубок на территории Советского Союза с хромосомными наборами номинального подвида *S.a.arcticus* из Канады [Meylan, Hausser, 1973], пришел к выводу о принадлежности этих землероек к разным видам. К настоящему времени исследованы хромосомные наборы бурозубок из девяти популяций с территории нашей страны, как из центра, так и с краевых точек ареала [Анискин, Волобуев, 1980а; Иваницкая, Козловский, 1983]. Показано, что число хромосом внутри ареала этого вида варьирует от 30 до 40, кроме того, обнаружено существование внутривидового хромосомного полиморфизма робертсоновского типа. В то же время следует отметить, что строение кариотипа арктической бурозубки из Канады резко отличается от кариотипов палеарктических бурозубок (в диплоидном наборе самцов

*S. arcticus* 29, а самок 28 хромосом при  $NF = 38$ ). И хотя обе эти формы относятся к одной группе видов, характеризующейся половым тривалентом у самцов, несомненна их видовая самостоятельность. К сожалению, пока не известен кариотип бурозубок, обитающих на Аляске, и объединяемый многими американскими авторами в один вид с арктической бурозубкой. Однако Гоффман [Hoffman, 1971], считает, что морфологически бурозубки с Аляски ближе к сибирским бурозубкам, чем к бурозубкам из Канады. Принимая во внимание все эти факты, мы предлагаем исключить из числа амфиберингийских видов арктическую бурозубку, а для бурозубок Палеарктики и Аляски применять видовое название *S. tundrensis*. Интересно, что описанный недавно кариотип *S. granagius*, обитающей на территории Испании и Португалии, очень похож по своему строению на кариотип *S. arcticus* [Hausser., et al. 1975]. В диплоидном наборе этого вида 34 хромосомы, а число плеч — 38. Существование в Пиренеях бурозубки с таким кариотипом дает нам основание предполагать, с одной стороны, о древности группы бурозубок с половым тривалентом (группа *aganeus*), а с другой — о неоднократном вселении представителей этой группы в Северную Америку из Азии. Можно предположить, что предки современной *S. arcticus* попали в Неарктику еще в начале плиоцена, а в конце плейстоцена предки современной *S. tundrensis*, широко распространенной в Евразии, проникли на Аляску.

Очевидно, в другом направлении шла миграция представителей неарктического подрода *Otisorex*. Все без исключения систематики признают *S. cinereus* [подрод *Otisorex*] голарктическим видом [Rausch, 1963; Hoffman, Petterson, 1967; Чернявский, 1973 и др.]. Исследование хромосомных наборов этого вида из Канады [Meulan, 1968], с Чукотки и о-ва Парамушир (наши данные) показало, что идентичными кариотипами обладают бурозубки из Северной Америки и о-ва Парамушир ( $2n = 66$ ,  $NF = 70$ ), тогда как у бурозубок с Чукотки в диплоидном наборе 60 хромосом, а  $NF = 64$ . Интересно, что именно с Парамушира описан новый для фауны СССР вид — *S. beringianus*, имеющий некоторые морфологические черты, отличающие этот вид от *S. cinereus* Северной Америки и материковой части СССР.

Не вдаваясь в данном случае в дискуссию о систематическом статусе этих форм, мы можем предположить и в этом случае неоднократный обмен, а вернее неоднократное вселение из Северной Америки в Азию бурозубок подрода *Otisorex*. Таким образом, с точки зрения современных данных по кариологии для мелких млекопитающих следует признать существование пяти видов с голарктическим распространением — *Citellus parryi*, *Microtus oeconomus*, *Clethrionomys rutilus*, *Lemmus sibiricus* и *Sorex tundrensis*, позднеплейстоценовых мигрантов из Старого Света в Новый. Вопрос о систематическом статусе форм *Sorex cinereus*, обитающих по обе стороны Берингова пролива, пока остается открытым.



## СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЦИТОГЕНЕТИКА ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Общий объем кариологически исследованных к настоящему времени млекопитающих достигает 1870 видов или более 2000 таксонов, считая подвиды. Наиболее полно по систематическому составу изучены млекопитающие Палеарктики. Недавняя сводка Корбета [Corbet, 1978] включает 550 видовых названий млекопитающих, обитающих в Палеарктике в том числе не только преимущественно распространенных в этой области (460 видов), но и интродуцированных и домашних животных или крайних видов из соседних фаунистических областей. Из этого числа сегодня известны кариотипы примерно 400 видов. Большая часть видового состава кариологически изучена у палеарктических непарнокопытных, ластоногих, хищных и насекомоядных, более половины палеарктических рукокрылых, грызунов, парнокопытных, значительная часть видов зайцеобразных. Этот обширный материал до сих пор не был систематизирован. В этой главе мы предлагаем сводку кариологических данных по родам палеарктических млекопитающих. Порядок и состав родов дается в общем по Корбету [Corbet, 1978], хотя в ряде случаев мы придерживались более общепринятой родовой и видовой классификации. Всю необходимую литературу по этой главе читатель найдет в Приложении. В тексте она цитируется ограниченно.

### О Т Р Я Д INSECTIVORA

#### Р о д *Erinaceus* L.

Кариологически не изучены африканские представители рода. Кариотип палеарктических видов характеризуется диплоидным числом 48 и числом плеч 90 (здесь и далее указывается число плеч аутосом, N<sub>Fa</sub>). Одна пара аутосом акроцентрическая, в одних случаях мелкая, в других среднего размера, остальные хромосомы мета- или субметацентрические, среди них две пары очень мелких метacentриков. Межвидовые различия проявляются в размерах пары акроцентрических хромосом и положении центромеры нескольких пар двуплечих хромосом и X-хромосомы. У амурских ежей с Дальнего Востока СССР диплоидное число хромосом 48. У всех четырех видов (*E. eurgoraeus*, *E. roumanicus*, *E. algirus*, *E. amurensis*) в кариотипах идентифицированы крупные блоки аутосомального гетерохроматина. Сходное строение хромосомных наборов у всех изученных представителей рода и отсутствие подобных блоков у *Hemiechinus* придает этому признаку диагностическое значение и для надвидовой систематики.

Авторадиографический анализ и сравнение дифференциально окрашенных хромосом показывают, что межвидовые кариотипические различия обыкновенного (*E. eurgoraeus* L.), белогрудого (*E. roumanicus* Barr.-Ham.) и амурского (*E. amurensis* Schrenk) ежей обусловлены различной локализацией и изменениями в величине гетерохроматиновых блоков. В частности, этим объясняются различия в величине акроцентрической единственной пары хромосом, довольно крупной у *E. eurgoraeus* и очень мелкой у *E. roumanicus*. У первого вида она представлена преимущественно гетерохрома-

тиновым материалом, лишь около 1/5 длины в проксимальной (околоцентромерной) части является эухроматиновой. Именно этот эухроматиновый сегмент гомологичен маленькому акроцентрику в кариотипе *E. roumanicus*. Кроме того, дистально расположенные крупные блоки гетерохроматина присутствуют в одной-двух парах двуплечих хромосом у *E. egoraeus* и в трех-четыре парах у *E. roumanicus*. В кариотипе *E. amurensis*, как и у *E. roumanicus*, четыре пары хромосом имеют теломерные гетерохроматиновые блоки. Однако только одна из них гомологична для всех трех видов [Раджабли и др., 1982]. В западных популяциях *E. egoraeus* и *E. roumanicus* обнаружена географическая изменчивость кариотипа. Вместе с тем видоспецифичность кариотипов этих видов поддерживается на всей изученной части их ареалов.

#### Р о д *Hemiechinus* Fitz.

Ушастые ежи характеризуются диплоидным числом 48, числом плеч хромосом 92. В отличие от обыкновенных ежей, у них все хромосомы двуплечие. Радиоавтографическое изучение *H. auritus* Gm. и *H. megalotis* Blyth. не обнаружило у них крупных гетерохроматиновых аутосомальных блоков, подобных таковым у видов рода *Eginaceus*. Оба вида ушастых ежей близки не только по морфологии кариотипа, но и по характеру репликации ДНК и поведению хромосом в мейозе.

Даурского ежа по сочетанию некоторых морфологических признаков относят то к обыкновенным (*Eginaceus*), то к ушастым (*Hemiechinus*) ежам. Наличие пары мелких акроцентрических хромосом в кариотипе этого вида позволяет отнести его к роду обыкновенных ежей, однако по характеристикам гетерохроматина он близок к ушастым ежам.

#### Р о д *Paraechinus* Trouess.

Число хромосом, как и у остальных ежей, 48. Кариотипы *P. hypomelas* Brandt и *P. aethiopicus* Ehr. довольно сходны между собой, у *P. micropus* Blyth. необычно большое число акроцентрических хромосом при одинаковом  $2n = 48$ . По данным рутинной кариологии кариотип *P. hypomelas* занимает промежуточное положение между кариотипами *Eginaceus* и *Hemiechinus*. В то же время особенности кариотипа *P. micropus* могут свидетельствовать о сложных структурных перестройках хромосом и соответственно большей кариологической дифференциации родов ежей, чем представлялось до сих пор. Дифференциальная окраска хромосом этих видов не изучена.

#### Р о д *Galemys* Kaup.

Монотипический род. Диплоидное число *G. rugosus* Geoffr. по старым данным равно 42. Число плеч хромосом примерно такое же, как у *Talpa* (62–64). Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Talpa* L.

Кариологически не изучены курдистанский крот *T. serey* Lau и азиатские виды. По кариотипу все исследованные палеарктические кроты образуют весьма компактную группу с близкими, хотя и не одинаковыми диплоид-

ными числами (34, 36, 38). Хромосомы преимущественно двуплечие. Число плеч аутосом 62—64, X-хромосома метацентрик или субметацентрик среднего размера, Y-хромосома незначительно варьирует по величине и форме. Межвидовые кариотипические различия связаны прежде всего с изменением числа акроцентриков. Акроцентрические хромосомы отсутствуют у *T. eugoraea* L.; у *T. romana* Thos. одна пара акроцентриков и три пары акроцентриков у *T. altaica* Nik. при одинаковом числе хромосом 34. В кариотипе *T. coeca* Savi две пары акроцентриков, диплоидное число 36. По морфологии одной пары хромосом кариотипы *T. s. mizura* и *T. s. hercegovinensis* отличаются от кариотипа *T. coeca*. Описаны кариотипические различия между *T. s. minima* и *T. s. orientalis* (NF = 64—62), а также *T. r. romana* и *T. r. stankovici*. Кариологические данные свидетельствуют о безусловно видовой самостоятельности кавказского крота *T. caucasica* Sat. В его кариотипе наибольшее число хромосом (38) и акроцентрических пар (5), на основании чего этот кариотип признают либо наиболее архаичным, либо наименее специализированным в роде и потому заключающим в себе потенциальные возможности для дальнейших преобразований. У обыкновенного крота, изученного из разных точек ареала, не обнаружено каких-либо внутривидовых кариотипических различий. Межвидовые хромосомные различия кротов объясняют транслокациями и перичентрическими инверсиями, однако не исключено, что изменения в морфологии хромосом могут быть обусловлены перестройками гетерохроматинового материала. Например, у восточноамериканского крота *Scalopus aquaticus*, имеющего во многом сходный с обыкновенным кротом кариотип ( $2n = 34$ , NF = 64), в четырех парах аутосом обнаружены добавочные гетерохроматиновые плечи. Дифференциальная окраска хромосом кротов не изучена.

#### Р о д *Mogera* Pomel

Из палеарктических видов не изучен кариотип *M. wogura* Temm. Кариологически виды этого рода, вероятно, весьма однообразны. По очень старым данным диплоидное число *M. insularis* Swinh. 32. Современные авторы описывают  $2n = 36$  у *M. robusta* Nehr., а также у *M. minor*, *M. coreana*. В наборе *M. robusta* шесть пар акроцентриков, остальные хромосомы двуплечие. Морфологические описания кариотипов японских форм отсутствуют. Не обнаруживается резких кариологических различий с кротами. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Urotrichus* Temm.

Кариотипы двух видов землеройковых кротов одинаковы. Диплоидное число 34. Все аутосомы акроцентрические. X-хромосома метацентрик. Кариологические данные, в том числе анализ дифференциально окрашенных хромосом, не дают оснований для выделения *U. pilirostris* True в особый род.

#### Р о д *Sorex* L.

Из 21 видов, включаемых Корбетом в состав палеарктических бурозубок, кариологически не изучены до сих пор четыре (*S. sinalis*, *S. hosonoi*, *S. cylindricauda*, *S. bedfordiae*).

Хромосомно сильно дифференцированный род. Диплоидное число варьирует у палеарктических видов от 20 до 66, как и в целом по роду. На основании сравнительно-кариологического анализа можно выделить несколько групп бурозубок, в каждой из которых показана видовая специфичность кариотипа для целого ряда форм неясного систематического статуса. Характерной для палеарктических бурозубок является группа видов с половым тривалентом (половые хромосомы типа  $XY_1Y_2$ ). К этой группе принадлежат бурозубки палеарктического надвида *S. araneus* L., голарктического вида *S. tundrensis* Merr., а также палеарктических *S. daphaenodon* Thos., *S. caucasicus* Sat., *S. asper* Thos. Надвид *S. araneus* в действительности представляет группу близких, но самостоятельных и географически замещающих видов и форм неясного ранга. Существование недавно описанного вида-двойника *S. coronatus* Mill. (синоним *S. gemellus*) было подтверждено кариологически [Olert, Schmid, 1978]. На основании анализа кариотипов доказано отсутствие в Палеарктике арктической бурозубки *S. arcticus* Kerr. Ареал этого вида ограничивается, по-видимому, Канадой, тогда как голарктическое распространение признается за другим видом, *S. tundrensis* Merr. [Иваницкая, Козловский, 1983]. Для всех видов этой группы свойственны наименьшие в роде диплоидные числа,  $2n$  от 20 до 40.

Наибольшее диплоидное число обнаружено у *S. beringianus* Yud. ( $2n = 66$ ). Сходный кариотип описан для американского подвида голарктического вида *S. cinereus* Kerr. У азиатского подвида *S. c. portenkoi* иное число хромосом (60). Высоким диплоидным числом характеризуется европейский вид *S. alpinus* Schinz ( $2n = 58$ ). Морфология хромосом этого вида не описана. Компактную кариологическую группу образуют палеарктические виды с диплоидным числом 42 и числом плеч 68–70 (*S. isodon* Tur., *S. caecutiens* Laxm., *S. unguiculatus* Dobs., *S. vir* G. All.). К этой группе видов близка *S. mirabilis* Ogn. ( $2n = 38$ ). Предполагается, что последняя группа, по-видимому, сохранила неизменным или очень мало изменившимся предковый кариотип.

Отдельную группу составляют кариотипы *S. minutus* L. ( $2n = 42$ ,  $NF = 54$ ), *S. volnuchini* Ogn., *S. bucharensis* Ogn. ( $2n = 40$ ,  $NF = 56$ ). К ним близки *S. gracillimus* Thos. ( $2n = 36$ ,  $NF = 60$ ) и *S. raddei* Sat. ( $2n = 36$ ,  $NF = 66$ ).

Изменения числа хромосом в этих группах бурозубок объясняют преимущественно центрическими соединениями. Изучением дифференциально окрашенных хромосом установлено, что многие популяции *S. araneus* и *S. tundrensis* характеризуются особым порядком соединения хромосомных плеч в двуплечие хромосомы. Комбинации плеч, соответствующих акроцентрикам исходного для этих видов хромосомного набора, могут отличаться не только в удаленных популяциях из разных частей ареала, но и в соседних популяциях, как в Европе, так и, например, в Западной Сибири.

Те же хромосомы, по которым наблюдается межпопуляционный полиморфизм, участвуют в образовании внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма как по числу, так и по характеру центрического соединения. Центрические соединения отвечают за появление множественных половых хромосом системы  $XX/XY_1Y_2$ . Идентификация методами дифферен-

циальной окраски свидетельствует об одинаковом происхождении полового тривалента по меньшей мере у трех из шести видов бурозубок (*S. araneus*, *S. coronatus*, *S. tundrensis*).

#### Р о д *Neomys* Kaup

Кариологически не изучена кутора Шелковникова *N. schelkovnicovi* Sat. Хромосомные наборы *N. fodiens* Penn. из Швеции и *N. anomalus* Cabr. одинаковы. Диплоидное число 52. Среди аутосом 21 пара двуплечих хромосом и четыре пары акроцентрические. X-хромосома — крупный субметацентрик, Y-хромосома — очень мелкая субтелоцентрическая. У *N. fodiens* из Югославии описаны небольшие отличия в числе хромосомных плеч. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Crocidura* Wagl.

Кариологически изучена лишь небольшая часть видов рода. Все исследованные виды белозубок хромосомно четко дифференцированы. Диплоидные числа в роде — от 26 до 52; у пяти палеарктических видов от 28 (*C. leucodon* Herm.) до 42 (*C. russila* Herm.), у *C. suaveolens* Pall., *C. lasiura* Dobs., *C. dzinezumi* Temm. 40 хромосом. Число хромосомных плеч варьирует (48—58). Половые хромосомы разной морфологии. Кариотипы *C. suaveolens* из Франции и Таджикистана одинаковы. Такой же кариотип описан у малых белозубок в Заалтайской Гоби (МНР). В южных Альпах у этого вида обнаружен хромосомный полиморфизм по добавочным хромосомам. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Suncus* Ehr.

Большинство видов рода кариологически не изучено. У двух палеарктических видов — *S. etruscus* Savi и *S. murinus* L. — близкие значения диплоидных чисел (40—42), но существенные различия в числе хромосомных плеч (72 и 48 соответственно). X-хромосома — субметацентрик средней величины, Y-хромосома различается по морфологии. У малайских домашних многозубок (*S. murinus*) описан хромосомный полиморфизм Робертсоновского типа, сходный с таковым у обыкновенной бурозубки. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Diplomesodon* Brandt

Монотипический род. В кариотипе пегого путорака *D. pulchellum* Licht. 44 хромосомы. Большинство аутосом акроцентрические, двуплечих хромосом три пары — одна средней величины и две мелкие. X-хромосома — крупный субметацентрик, Y-хромосома — самый мелкий акроцентрик набора. По строению хромосомного набора довольно близок к белозубкам. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### О Т Р Я Д MACROSCELIDEA

#### Р о д *Elephantulus* Thomas et Schwann

Кариотип единственного палеарктического вида *E. rozetti* Duv. исследован. Диплоидные числа в роде имеют значения от 26 до 34, у *E. rozetti*

28 хромосом, в основном двуплечие. Половые хромосомы не идентифицированы. У *E. brachyrhynchus* Smith, который иногда выделяют в особый род, близкое значение диплоидного числа (26). Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

## О Т Р Я Д CHIROPTERA

### Р о д *Rhinolophus* Lacèr.

Из большого числа видов изучены кариотипы почти всех палеарктических видов и трех африканских видов. Кариологически не изучен бухарский подковонос *R. bocharicus* Kast. et Akimow. Диплоидные числа подковоносов высокие (54–62), у многих видов  $2n = 58$ . В кариотипах преобладают акроцентрики. Видовые различия связаны с центрическими слияниями и перичентрическими инверсиями, что подтверждается данными дифференциальной окраски. У двух видов — *R. ferrumequinum* Schreb. и *R. hipposideros* Vechs. — обнаружены внутривидовые кариотипические различия, которые требуют дальнейшего изучения.

### Р о д *Myotis* Kaup

Из палеарктических видов кариологически не изучены *M. ikonnikovi*, *M. abei*, *M. ozensis*, *M. bokagei*, *M. formosus*, *M. requinius*, *M. pruinus*, *M. ricketti*. У остальных 15 палеарктических видов и ночниц Нового Света диплоидные числа одинаковы (44). Морфологически кариотипы чрезвычайно сходны, хотя и не идентичны. У всех видов четыре пары двуплечих хромосом, 16 пар акроцентрических и одна пара варьирующей морфологии, от точечных неясной формы до отчетливо двуплечих хромосом. В кариотипах видов Старого Света и у японских *M. hosonoi*, *M. macrodactylus*, *M. frater kaguuae* эта хромосома точечная или небольшая двуплечая; у американских ночниц и японских *M. nattereri* она является акроцентрической. Изменения морфологии этой пары у японских видов объясняют появлением добавочных гетерохроматиновых плеч на исходно акроцентрической самой мелкой паре набора. С-окраска европейских *Myotis* не исследована. По данным G-окраски кариотип *Myotis* (с акроцентрической мелкой парой) может считаться исходным для целой группы родов, в том числе *Lasiurus*, *Pipistrellus*, *Lasionycteris*, *Plecotus*, *Idionycteris*. Не исключено также, что предковый кариотип всего семейства *Vespertilionidae* мог иметь подобную структуру.

### Р о д *Pipistrellus* Kaup

Большая часть рода кариологически не изучена. Хромосомно дифференцированная группа. Диплоидные числа в целом по роду варьируют от 26 до 44, у *P. mimus* Wrong. в наборе от одной до шести добавочных хромосом. Группа палеарктических видов (*P. savii* Bonap., *P. pipistrellus* Schreb., *P. nathusii* Keys. et Blas., *P. kuhli* Kuhl) характеризуется одинаковыми или очень сходными кариотипами с диплоидным числом 42–44 и числом плеч хромосом 48–50. Сходство их с кариотипами *Myotis* подтверждается сравнением дифференциальной окраски хромосом. Более разнообразны кариотипы азиатских и американских видов, с диплоидными числами

26—38 и числом плеч 44—60. У двух видов (*P. pipistrellus*, *P. mimus*) известна географическая изменчивость кариотипа. Дифференциальная окраска этих форм не изучена.

#### Р о д *Eptesicus* Raf.

Хромосомно весьма однородная и стабильная группа. У большинства исследованных видов диплоидное число 50, лишь у *E. capensis* Smith. 32 хромосомы. Число плеч аутосом соответственно 48 и 50. У палеарктических *E. serotinus* Schreb. и *E. nilssoni* Keys. хромосомные наборы одинаковы. Все аутосомы акроцентрические. X-хромосома субметацентрическая, Y-хромосома — небольшой акроцентрик. По особенностям дифференциальной окраски хромосом *Eptesicus* близки к *Rhogeessa*, *Nycticeius* и *Antrozous*. Кариотипы этой группы родов гомеологичны кариотипам другой кариологической группы, включающей *Myotis*, что рассматривается как свидетельство их общего происхождения от предковой формы, имеющей *Myotis*-подобный кариотип.

#### Р о д *Vespertilio* L.

Хромосомные наборы всех трех палеарктических видов (*V. murinus* L., *V. superans* Thos., *V. orientalis*) очень сходны по диплоидным числам (38) и морфологии хромосом. В кариотипах семь пар двуплечих хромосом и 11 пар акроцентриков (NF = 50). Небольшие различия отмечены в морфологии X-хромосомы этих видов. С кариологической точки зрения нет оснований для включения подрода *Tylonictoris* в род *Vespertilio*, так же как и для объединения последнего с *Pipistrellus* и *Eptesicus* в один род. С-окраска изучена у *V. orientalis*, G-окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Nyctalus* Bowd.

Из четырех палеарктических видов не изучен кариологически один, *N. lasiopterus* Schreb. (под этим названием описан кариотип подвида *N. l. aviator*, имеющего, вероятно, самостоятельный видовой статус). Хромосомно довольно однородная группа. Число плеч хромосом у палеарктических видов одинаково (50). Видовые различия кариотипов связаны с изменениями в диплоидном числе. Хромосомные числа у *N. noctula* Schreb. и *N. l. aviator* 42, у *N. leisleri* Kuhl 46 хромосом. В хромосомном наборе японской вечерницы *N. furvus* Imaiz. et Josh. 44 хромосомы и иное число плеч (52).

У двух видов (*N. noctula*, *N. l. aviator*) отмечены вариации в морфологии Y-хромосомы. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Barbastella* Gray

Кариотипы обоих видов широкоушек изучены. У *B. barbastellus* Schreb. из Италии и Чехословакии диплоидное число 32. В наборе 11 пар двуплечих хромосом и четыре пары акроцентриков. X-хромосома метацентрическая, Y-хромосома — маленький акроцентрик. У японского *B. leucomelas* Cretz. число и морфология аутосом сходны. X-хромосома субметацентрическая. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

## Р о д *Plecotus* Geoffr.

Все пять видов ушанов кариологически изучены. Диплоидные числа одинаковы (32), лишь у арizonского ушана *P. phyllotis* G. All. 30 хромосом. У обыкновенного ушана *P. auritus* L. описаны различия в морфологии наименьшей аутосомной пары между японскими и европейскими популяциями. Европейские виды, возможно, отличаются от североамериканских положением центромеры в X-хромосоме. По структуре кариотипа чрезвычайно сходны с *Barbastella*. По данным дифференциальной окраски хромосом оправдано помещение арizonского ушана в отдельный род *Idionycteris*. Оба рода, а также, вероятно, *Barbastella*, дивергировали кариологически от общей предковой формы, имеющей *Myotis*-подобный кариотип.

## Р о д *Miniopterus* Bonap.

Большинство видов рода кариологически не изучены. У палеарктического *M. schreibersi* Kuhl диплоидное число 46. Аутосомы в основном акроцентрические. X-хромосома субметацентрическая, Y-хромосома — небольшой акроцентрик. Европейские и азиатские популяции, вероятно, полиморфны по числу плеч аутосом. По особенностям дифференциальной окраски *Miniopterus* занимает промежуточное положение между двумя кариологическими группировками — группой *Myotis* и группой *Eptesicus*.

## Р о д *Murina* Gray

Из 10 видов рода изучены кариологически только два, оба палеарктические. Диплоидные числа *M. aurata* Milne-Edw. и *M. leucogaster* Milne-Edw. одинаковы (44), но число плеч аутосом различно. У каждого из видов обнаружены внутривидовые кариотипические вариации по числу плеч: 60—50 в первом случае и 54—58 — во втором. Половые хромосомы одинаковы. X-хромосома — субметацентрик средней величины, Y-хромосома — небольшой акроцентрик. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

## Р о д *Tadarida* Raf.

Из числа палеарктических видов не изучены кариотипы *T. teniotis* Raf. и *T. midas* Sund. Хромосомно обособленная, слабо дифференцированная группа. У большинства видов, как и в целом по семейству *Molossidae*, диплоидное число 48 (у одного вида 30 хромосом). Число плеч хромосом незначительно варьирует. Аутосомы преимущественно акроцентрические. X-хромосома, как правило, субметацентрическая, Y-хромосома — небольшой акроцентрик. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

## О Т Р Я Д LAGOMORPHA

### Р о д *Ochotona* Link

Кариологически не изучены виды Тибета, Китая и Южной Азии. По особенностям хромосомного набора виды палеарктических пищух распределяются на четыре группы. Наиболее архаичный хромосомный набор сохраняется у степной пищухи (*O. pusilla* Pall.). Для него характерно



большое число хромосом (68) и акроцентрических хромосом (25 пар) в наборе. Несомненна филогенетическая близость красной и большеухой пищух, диплоидное число которых 62 и в наборе имеется 21 пара акроцентрических хромосом. Кариологическое сходство рыжеватой и даурской пищух менее выражено (диплоидные числа 60 и 50); несомненна кариологическая и филогенетическая близость северной, алтайской и монгольской пищух (диплоидные числа 40, 42 и 38 соответственно, в кариотипе 7—8 пар акроцентрических хромосом). В некоторых случаях прослеживается гомология кариотипов палеарктических и неарктических пищух, что дает возможность сделать весьма обоснованные выводы о родственных связях некоторых видов. С-окраска обнаруживает большее количество гетерохроматина у высокохромосомных видов, чем у видов с меньшим числом хромосом. G-окраска у палеарктических видов не изучена.

#### Р о д *Lepus* L.

Из палеарктических видов не изучены кариологически азиатские *L. mandshuricus*, *L. yarkandensis*, *L. oiostolus*.

Все исследованные виды Старого и Нового Света имеют одинаковое диплоидное число хромосом 48 и морфологически сходные хромосомные наборы. 14—16 пар хромосом субтело- или акроцентрические, семь пар двуплечих хромосом. X-хромосома — субметацентрическая, Y-хромосома, как правило, маленький акроцентрик. Хромосомные наборы зайцев сходны по дифференциальной окраске, только у *L. euroaeus* Pall. и *L. californicus* Gray обнаружены небольшие отличия в рисунке G-полос. С помощью дифференциальной окраски выявлена значительная, хотя и не полная гомология хромосомных геномов зайцев и кроликов. Для зайцев и 48-хромосомных кроликов предполагается общий предковый кариотип. Кариологические различия между ними в основном выражаются в изменении количества гетерохроматина — у любого из видов кроликов (кроме *Oryctolagus*) гетерохроматина больше, чем у зайцев.

#### Р о д *Oryctolagus* Lill.

Монотипический род. В кариотипе кролика *O. cuniculus* L. 44 хромосомы, субтело- и акроцентрических хромосом десять пар. От других родов кроликов отличается меньшим диплоидным числом и меньшим количеством гетерохроматина.

### О Т Р Я Д RODENTIA

#### Р о д *Sciurus* L.

Два палеарктических вида кариологически изучены.

Хромосомно дифференцированный род. Диплоидное число большинства видов 40, у центральноамериканского вида *S. granatensis* Humb. 42 хромосомы. Морфология хромосом палеарктических белок (*S. vulgaris* L., *S. anomalus* Gm.) сильно отличается. Кариотип персидской белки близок к некоторым североамериканским видам этого рода. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Callosciurus* Gray

Из двух палеарктических видов не изучен кариологически *C. swinhoei*. У другого вида *C. flavimanus* I. Geoff. диплоидное число 40, так же как и у других исследованных представителей прекрасных белок. По кариотипу близки к настоящим белкам. Дифференциальная окраска двух видов (*C. finlaysoni* Hors., *C. notatus* Bodd.) описана.

### Р о д *Spermophilopsis* Blas.

Монотипический род. В кариотипе *S. leptodactylus* Licht. 38 хромосом, акроцентриков одна пара, остальные хромосомы мета- и субметацентрические. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Marmota* Frisch

Все палеарктические виды кариологически изучены. У большинства видов диплоидное число 38, лишь у *M. camtschatica* Pall. 40 хромосом. Кариологически палеарктические сурки дифференцированы в меньшей степени, чем неарктические (диплоидные числа 36—42). Предполагается близость камчатского сурка и американского *M. broweri* Hall et Gilm. Одинаковы кариотипы у серого, монгольского, длиннохвостого сурков и сурка Мензбира (диплоидное число 38, четыре пары акроцентрических хромосом). Степной и альпийский сурки отличаются друг от друга и от названных видов иной морфологией хромосом. У обоих в кариотипе пять пар акроцентриков. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Citellus* Oken

Все палеарктические виды кариологически изучены.

Хромосомно сильно дифференцированный род. Диплоидные числа варьируют от 32 до 46. В группе палеарктических видов наиболее архаичным кариотипом обладают малоазиатский суслик (диплоидное число 42), европейский суслик (40) и алашаньский суслик (38). Диплоидные числа многих видов одинаковы (36). У крапчатого суслика и у бледнохвостого суслика 34 хромосомы. Наименьшее число хромосом у длиннохвостого суслика (32). Кариологически подтверждена видовая самостоятельность *C. undulatus* Pall. и *C. parryi* Rich. Изучение дифференциальной окраски свидетельствует о полном кариологическом сходстве разных подвидов *C. undulatus* и популяций *C. columbianus* Ord. Некоторые авторы все кариологическое разнообразие сусликов выводят из 38-хромосомного кариотипа, от которого произошли как низкохромосомные, так и высокохромосомные формы. В этом случае наиболее архаичным признается кариотип айдахского суслика *C. brunneus* Howell. В кариотипической эволюции этого рода, так же как и р. *Ammospermophilus*, большая роль принадлежит изменениям гетерохроматина, как центромерного, так и нецентромерного.

### Р о д *Tamias* Ill.

Диплоидное число единственного палеарктического вида *T. sibiricus* Laxm. 38, таково же число хромосом у многих американских видов.

В наборе десять пар акроцентрических хромосом, остальные двуплечие, мета- и субметацентрические. X-хромосома — самый крупный акроцентрик набора, Y — наиболее мелкий метацентрик. Кариотипы трех сибирских и корейского подвидов одинаковы, за исключением морфологии X-хромосомы. Дифференциальная окраска не изучена.

#### Р о д *Petaurista* Link

Диплоидное число хромосом у единственного палеарктического вида *P. leucogenys* Temm. 38. Все хромосомы двуплечие. У гигантской и непальской летяг кариотипы сходные. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Pteromys* G. Cuv.

Кариологически не изучена летяга *P. volans* L.

В хромосомном наборе малой летяги *P. tomonga* Temm. 38 хромосом, все двуплечие. Половые хромосомы не идентифицированы. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Castor* L.

Оба вида бобров кариологически изучены. У европейских бобров *C. fiber* L. 48 хромосом, из них 11 пар метацентрических и восемь пар акроцентрических. X-хромосома метацентрическая, одна из наиболее крупных в хромосомном наборе. Y-хромосома — самая мелкая в наборе, двуплечая. В кариотипе *C. canadensis* Kuhl диплоидное число 40, в том числе акроцентриков 13 пар. Половые хромосомы сходны по морфологии. От европейских бобров отличаются четырьмя центрическими соединениями и, возможно, некоторыми другими хромосомными перестройками. Весьма вероятно, что все современные популяции палеарктических речных бобров имеют одинаковый кариотип, предковый по отношению к американским бобрам. Дифференциальная окраска хромосом изучена у канадского бобра.

#### Р о д *Calomyscus* Thos.

Монотипический род. Кариологическое исследование обнаружило две формы, возможно, самостоятельные виды. У ранее описанного *C. bailwardi* Thos. (= *C. urartensis* Voron. et Kart.) 32 хромосомы и 30 хромосом у *C. mystax* Kashk. По данным сравнения дифференциальной окраски хромосом, кариологически *Calomyscus* хорошо дифференцированы от других родов палеарктических хомяков и обнаруживают сходство с американскими *Peromyscus*.

#### Р о д *Phodopus* Mill.

Диплоидные числа джунгарских хомячков — 28 и 34, хромосомы преимущественно двуплечие. *P. sungorus* Pall. и *P. campbelli* Thos. различаются кариологически. В хромосомных перестройках участвуют как аутосомы, так и в большой степени половые хромосомы, в основном за счет изменений в количестве гетерохроматина. По особенностям диф-

ференциальной окраски хромосом хомячок Роборовского вместе с названными видами образуют компактную группу, кариологически обособленную от других палеарктических родов.

#### Р о д *Cricetus* Leske

Монотипический род. Диплоидное число хромосом *C. cricetus* L. невысокое (22), одна пара хромосом акроцентрическая, остальные двуплечие. По особенностям дифференциальной окраски хромосом может быть отнесен к группе родов, включающих также р.р. *Cricetulus* и *Allocricetulus*, однако полной гомологии между их кариотипами не существует.

#### Р о д *Cricetulus* Milne-Edw.

Кариологически не изучены два тибетских вида. На основании изучения кариотипов в этом роде описаны два новых вида: *C. pseudogriseus* Orl. et Iskh., *C. obscurus* Milne-Edw. В наборе 20–24 хромосом, число плеч аутосом 34–36, акроцентрических хромосом — от одной до пяти пар. Межвидовые различия хорошо выражены. По особенностям дифференциальной окраски хромосом этот род вместе с *Cricetus*, *Tscherskia* и, по-видимому, *Allocricetulus* образуют одну кариологическую группу, обособленную от *Calomyscus*, *Phodopus* и *Mesocricetus*.

#### Р о д *Allocricetulus* Argyr.

Сравнительно-кариологический анализ свидетельствует о несомненной видовой самостоятельности монгольского хомячка *A. curtatus* G. All. и хомячка Эверсмманна *A. evermanni* Brandt. У первого вида в кариотипе 20 хромосом, в том числе одна пара акроцентриков. У второго вида диплоидное число 26, шесть пар аутосом акроцентрические. X-хромосома в обоих случаях субметацентрическая, Y — субметацентрик почти такой же величины, как и X. По особенностям дифференциальной окраски род не очень четко обособлен от вышеназванной группы родов.

#### Р о д *Tscherskia* Ogn.

Монотипический род. В кариотипе крысовидного хомячка *T. triton* de Wint. 28 хромосом. Все аутосомы акроцентрические, X-хромосома — крупный субтелоцентрик, Y-хромосома — маленький метацентрик. Вариации диплоидного числа, описанные в литературе, связаны с появлением у некоторых животных одной или двух добавочных хромосом [Картавцева и др., 1980]. Изучены различные варианты дифференциальной окраски хромосом этого вида. По особенностям дифференциальной окраски обнаруживает близкое родство с *Cricetus* и *Cricetulus*.

#### Р о д *Mesocricetus* Nehr.

Все виды средних хомяков кариологически изучены. Диплоидные числа наибольшие среди хомяков: 38–44. Хромосомы преимущественно двуплечие, мета- и субметацентрические. Морфология двуплечих хромосом и число акроцентриков варьируют у разных видов. Видоспецифичность ка-

риотипов показана для *M. auratus* Waterh., *M. raddei* Nehr., *M. brandti* Nehr. и *M. newtoni* Nehr. Сравнение дифференциальной окраски хромосом свидетельствует в пользу разделения обыкновенных и средних хомяков.

### Р о д *Myospalax* Laxm.

Кариологически не изучены виды подрода *Eospalax*.

В подроде *Myospalax* диплоидные числа — 44, 62–64. Видовые различия кариотипов обнаружены у *M. myospalax* Laxm., *M. aspalax* Pall., *M. psilurus* Milne-Edw. Кариологические различия вызваны многочисленными перестройками, включающими, по-видимому, различного типа слияния хромосом, перичентрические инверсии и вариации гетерохроматина. У *M. myospalax* и *M. aspalax* описаны сложные случаи внутрипопуляционного и межпопуляционного хромосомного полиморфизма по нескольким парам аутосом и обоим половым хромосомам. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Prometheomys* Sat.

Монотипический род. В кариотипе *P. schaposchnikovi* Sat. 56 хромосом, из них восемь пар двуплечих аутосом и 19 пар акроцентриков. X-хромосома — крупный субметацентрик, Y — самый мелкий акроцентрик. У этого вида обнаружены сходные по рисунку G-окраски хромосомы (базисные хромосомы — см. главу VI) с полевками других триб, что указывает на их монофилетическое происхождение. В то же время определенные отличия в морфологии хромосом свидетельствуют об относительной филогенетической независимости *Prometheomyini*.

### Р о д *Ondatra* Link

Монотипический род из другой трибы — *Ondatrini*. Хромосомный набор *O. zibethica* L. представлен 54 хромосомами, почти все акроцентрические, лишь одна пара мелких хромосом метацентрики. По особенностям дифференциальной окраски хромосом сходны с *Clethrionomys* и *Lemmus*.

### Р о д *Dinaromys* Kretz,

Диплоидное число *D. bogdanovi* Martino 56 по старым данным, 54 — по более уточненным. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Alticola* Blanf.

Хромосомно мономорфный род. Диплоидное число хромосом 56. Одна пара мелких хромосом метацентрическая, остальные акроцентрические. Кариотипы *A. argentatus* Sev., *A. strelzovi* Kast., *A. stolizkanus* barakshin Vann. сходны по характеру G-окраски друг с другом, лишь у последнего вида во 2-й паре хромосом присутствует "добавочное" короткое гетерохроматическое плечо. По кариотипу сходны с родом *Clethrionomys*. Дифференциальная окраска 1-й пары аутосом (базисной), как у *C. glareolus* и *C. rutilus*.

### Р о д *Clethrionomys* Tiles.

Все палеарктические виды кариологически изучены. Диплоидное число постоянно 56, в наборе одна пара мелких метацентрических аутосом, все остальные акроцентрики. Есть межвидовые и внутривидовые различия по форме Y-хромосомы, связанные с вариациями гетерохроматина. *C. rufocanus* Sund. и *C. sikotanensis* Tok. сохраняют исходный для полевок рисунок полос G-окраски 1-й пары аутосом; у других исследованных видов эта пара аутосом перестроена.

### Р о д *Eothenomys* Mill.

Большинство видов рода кариологически не изучены. У двух исследованных видов диплоидное число 56, большинство хромосом акроцентрические. Кариологически сходны с *Clethrionomys*. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Lagurus* Glog.

В кариотипе степной пеструшки 54 хромосомы. Две пары мелких хромосом метацентрические, остальные акроцентрики. Наиболее крупная пара хромосом представлена субтелоцентриками у номинального подвида и у *L.l. agressus* и является акроцентрической у *L.l. abacanicus*. Различия в морфологии этой хромосомы связаны с изменением положения центромеры при неизменном рисунке G-полос.

### Р о д *Eolagurus* Eversm.

В кариотипе желтой пеструшки 56 хромосом, все акроцентрические. X-хромосома — субметацентрик, сходный по рисунку дифференциальной окраски с предыдущим видом; Y-хромосома — мелкий акроцентрик. От кариотипа степной пеструшки отличается присутствием иной базисной аутосомы (4-я вместо 3-й), имеющей другой рисунок G-полос. Кариологические различия *Lagurus* и *Eolagurus* позволяют предполагать их длительное независимое развитие, хотя и в рамках единой трибы (общий тип строения X-хромосомы). По особенностям дифференциальной окраски хромосом *Lagurini* сохраняют сходство с представителями других триб (*Ondatrini*, *Clethrionomyini*, *Lemmini*).

### Р о д *Dicrostonyx* Glog.

Хромосомно сильно дифференцированный род. В Палеарктике по крайней мере три вида с диплоидными числами 28 (о-в Врангеля), 45–54 (Поллярный Урал и Западная Сибирь) и 57–86 (Северо-Восток Азии). У американских представителей рода диплоидные числа 30–44, у *D. hudsonicus* Pall. предположительно реликтового происхождения 48 хромосом. В кариотипе с диплоидным числом 28 все хромосомы крупные, мета- и субметацентрические, в кариотипах с большим числом хромосом — преимущественно акроцентрические, много очень мелких хромосом. По меньшей мере часть из них окрашивается на C-гетерохроматин. У материковых копытных леммингов как Евразии, так и Америки очень сильные межпо-

пуляционные вариации диплоидного числа за счет наиболее мелких элементов. Внутрипопуляционная изменчивость числа хромосом значительно меньше. Лемминги с диплоидным числом 47–54 имеют половые хромосомы XX–XO у самок, XO – у самцов. Сравнительный анализ дифференциально окрашенных хромосом не оставляет сомнения в том, что в рамках подсемейства *Prometheomyini*, *Lemmini* и *Dicrostonyxini* филогенетически наиболее близки.

#### Р о д *Lemmus* Link

Виды этого рода кариологически изучены. Хромосомно мономорфный род. Диплоидное число 50. У двух видов (*L. lemmus* L., *L. amurensis* Vinogr.) все хромосомы набора акроцентрические, у *L. sibiricus* Kerr., *L. trimucronatus* Rich. и *L. nigripes* True одна пара двуплечих аутосом. Дифференциальная окраска хромосом трех исследованных видов одинакова. На основании кариологических данных можно предположить большую близость родов *Lemmus* и *Synaptomys* и некоторую отдаленность от них *Myopus*.

#### Р о д *Myopus* Link

Монотипический род. В кариотипе скандинавских популяций 32 хромосомы, восточносибирских – 34 хромосомы. Все аутосомы двуплечие, изменчива морфология половых хромосом. В скандинавских популяциях почти половина самок имеет необычную конституцию половых хромосом – XX\* или X\*Y. Два типа X-хромосом отличаются структурной перестройкой. Y-хромосома в наборах самок такая же, как у самцов. Цитогенетические различия обеспечивают уникальный механизм дифференциального воспроизведения полов, характерного для лесных леммингов.

#### Р о д *Arvicola* Lacèp.

Кариологически дифференцированы *A. terrestris* L. и *A. sapidus* Mill. В хромосомном наборе первого вида 36 хромосом, второго – 40. У *A. terrestris* описаны межпопуляционные хромосомные различия по числу плеч хромосом, связанные с появлением добавочного гетерохроматинного плеча на исходно акроцентрических четырех парах. Формы с большим NF распространены в общем севернее, чем формы с акроцентриками, хотя те и другие встречаются, например, в Закавказье и на Балканах. В Азербайджане разные кариотипические формы экологически изолированы. По некоторым особенностям дифференциальной окраски хромосом род сходен с *Lasiopodomys* и частью видов *Microtus*.

#### Р о д *Microtus* Schrank

Кариологически сильно дифференцированный род. Диплоидные числа варьируют от 47 до 62. Практически каждый вид и подвид имеют диагностические хромосомные различия. По особенностям дифференциальной окраски хромосом в роде можно выделить две эволюционные линии, разошедшиеся на стадии *Allophajomys*. К одной эволюционной линии относится подвид *Blanfordimys* и часть подрода *Microtus* (*M. oeconomus* и виды

Дальнего Востока), к другой линии — все остальные виды. Значительны хромосомные различия подродов. Для подрода *Neodon* характерны перестройки 3-й пары крупных аутосом, для подрода *Sumeriomys* — разделение двух пар крупных аутосом на несколько мелких, для *Stenocranius* — соединения акроцентрических хромосом. Подрод *Pitymys* кариологически очень близок к обыкновенным полевым из подрода *Microtus*. Выделяемый в настоящее время подрод *Microtus* является искусственным объединением видов, относящихся к разным филетическим линиям (см. главу VI).

#### Р о д *Lasiopodomys* Lat.

Хромосомно дифференцированная группа. Диплоидные числа 34 у полевки Брандта и 47—49 у китайской полевки, в последнем случае известен внутри- и межпопуляционный хромосомный полиморфизм по аутосомам и половым хромосомам.

#### Р о д *Chionomys* Mill.

Хромосомно весьма однородная группа. По современным данным, диплоидное число всех исследованных систематических форм равно 54. Межвидовые различия *Ch. nivalis* Mart. и *Ch. gud* Sat. вызваны перичентрической инверсией в самой мелкой паре аутосом и неодинаковым характером распределения гетерохроматина в аутосомной крупной паре и X-хромосоме. У обоих видов сообщались случаи изменчивости морфологии Y-хромосомы. По особенностям дифференциальной окраски хромосом род можно выделить в самостоятельную эволюционную линию в рамках трибы *Microtini*.

#### Р о д *Ellobius* Fisch.

Хромосомно сильно дифференцированный род. Диплоидные числа от 17 до 54. Стабильные хромосомные наборы у *E. lutescens* Thos. ( $2n=17$ ), *E. fuscicapillus* Blyth ( $2n=36$ ) и у двух форм *E. talpinus* Pall. на значительных по протяженности отрезках ареала этого вида ( $2n=54$ ,  $NF=54$  и  $56$  у западных и восточных форм соответственно). Описана как самостоятельный вид 52-хромосомная алайская форма, отличающаяся от 54-хромосомных слепушонок одной робертсоновской перестройкой (*E. alaicus* Voron. et Lyar.). В популяциях долин Сурхоба и Вахша в Таджикистане диплоидное число варьирует от 31 до 54 со всеми промежуточными значениями, однако численно преобладают животные с крайними значениями  $2n$  (52—54 и 32—34), что указывает на гибридогенное происхождение этих различий. Сравнение дифференциальной окраски обнаруживает значительную гомологию хромосом слепушонок и полевок. Этот факт, а также обнаружение сходного рисунка G-полос у лесных полевок с некоторыми американскими хомяками позволяет предполагать, что исходный для всех полевок кариотип могли иметь *Ischimomys* или какие-то пояевкозубые хомяки миоцена—раннего плиоцена.



### Р о д *Gerbillus* Desm.

Все виды подрода *Gerbillus* кариологически исследованы.

Хромосомно сильно дифференцированный род. Диплоидные числа варьируют от 38 до 74 в подрode *Gerbillus*, в другом подрode (*Hendecarleura*) диплоидные числа более однородны: 52–60. Дифференциальная окраска некоторых видов описана.

### Р о д *Tatera* Lat.

Диплоидные числа в роде 36–72. У палеарктического вида *T. indica* Hard. описаны два подвида, различающиеся по числу хромосом: 72 и 68. Большинство хромосом акроцентрические. У 68-хромосомной формы восемь двуплечих пар. X-хромосома – крупный метацентрик, Y – маленький акроцентрик. В лабораторной колонии животных, отловленных на юге Индии (Мисор), отмечена изменчивость морфологии наименьшей двуплечей аутосомной пары. С помощью G- и C-окраски идентифицированы три типа перестроек, ответственные за эти изменения – тандемные дубликации, инверсия и делеции. Отмечена также вариабельность C-окраски X-хромосомы.

### Р о д *Pachyuromys* Lat.

Монотипический род. В кариотипе жирнохвостой песчанки *P. duprasi* Lat. 54 хромосомы, преимущественно акроцентрические. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Meriones* Ill.

Кариологически не изучены *M. rex* Yerb. et Thos., *M. caudatus* Thos., *M. zarudnyi* Neptn.

Хромосомно сильно дифференцированный род. Диплоидные числа 40–72, у многих видов 44 хромосомы. Число плеч варьирует от 70 до 86. Кариологическая дифференциация внутри рода зачастую не совпадает с принятой подродовой классификацией. В разных эволюционных линиях рода процессы уменьшения числа хромосом протекали независимо. У *M. unguiculatus* Milne-Edw. (диплоидное число 44) обнаружены различия в форме Y-хромосомы в популяциях Тувы и северо-восточного Китая. Межпопуляционные различия морфологии Y-хромосомы описаны у *M. meridianus* Pall. (диплоидное число 50). У малоазиатской песчанки *M. tristrami* Thos., имеющей наибольшее диплоидное число 72, вариации числа плеч хромосом отличаются крайними для рода значениями. Внутри- и межпопуляционный хромосомный полиморфизм у этого вида объясняется изменениями количества гетерохроматина.

### Р о д *Psammomys* Cretz.

Монотипический род. В кариотипе *P. obesus* Cretz. 48 хромосом, большинство двуплечие. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Rhombomys* Wagn.

Монотипический род. В кариотипе большой песчанки *R. opimus* Licht. 40 хромосом. Все элементы набора, исключая одну пару мелких акроцентриков, двуплечие. X-хромосома — крупный метацентрик, сходный с 1-й парой аутосом. Y-хромосома — один из мелких метацентриков. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Spalax* Güld.

Кариологически подроды слепышей дифференцированы. У всех представителей подрода *Spalax* диплоидное число 62, кроме *S. micropthalmus* Güld., имеющего 60 хромосом. Для кариотипов характерно отсутствие акроцентриков, что отличает эту группу от подрода *Mesospalax* (диплоидные числа 50–60). Среди 62-хромосомных форм (*S. graecus* Nehr., *S. podolicus* Erxl., *S. arenarius* Resh., *S. giganteus* Nehr.) кариотип *S. giganteus* отличается морфологией X-хромосомы. Кариологически представители подрода *Mesospalax* четко дифференцированы. Кариотип *S. (M.) nehringi* Sat. стабилен, диплоидное число 50. У *S. (M.) lecodon* Nord. описано чрезвычайно большое разнообразие кариотипических форм. Особенно большим числом кариоморф отличаются балканские популяции. Здесь описано 28 различающихся кариотипических вариантов с диплоидными числами 46–58 и значительными морфологическими различиями хромосом даже у форм с одинаковым числом хромосом (NF=74–98). Сильные межпопуляционные различия хромосом описаны и в подроде *Microspalax*. Сложные и многочисленные кариотипические перестройки в популяциях видов слепышей не идентифицированы, поскольку дифференциальная окраска хромосом до сих пор не изучена.

### Р о д *Micromys* Dehne

Монотипический род. В хромосомном наборе мыши-малютки одно из наибольших в семействе мышиных число хромосом — 68. В наборе одна пара крупных субметацентрических хромосом и три пары мелких метацентрических, остальные субтело- или акроцентрические. Половые хромосомы идентифицированы с помощью дифференциальной окраски хромосом. X — акроцентрическая, Y — небольшая двуплечая хромосома.

### Р о д *Apodemus* Kaup

Кариологически не изучены три азиатских вида (*A. draco* Barr.-Ham., *A. latronum* Thos., *A. gorkha* Thos.) и югославский *A. krkensis* Miric. Диплоидное число у большинства видов 48, у *A. argenteus* Temm. и *A. navigator* Thos. 46. Аутосомные наборы восточноазиатских лесных мышей подрода *Alsomys* представлены в основном акроцентрическими хромосомами. У *A. speciosus* Temm. и *A. navigator* четыре пары мелких метацентриков, у *A. argenteus* — две пары. Обе половые хромосомы акроцентрические, у *A. argenteus* X-хромосома субтело- или субметацентрическая. В хромосомном наборе *A. peninsulae* Thos. постоянно присутствуют 46 акроцентрических аутосом. В разных популяциях Западной Сибири и Дальнего Востока встречаются от одной до 24 добавочных двупле-

чих или точечных хромосом. Морфологически и по особенностям дифференциальной окраски наборы добавочных хромосом могут отличаться у разных животных одной популяции или в разных популяциях. В то же время цитогенетическая дифференциация между континентальными и островными формами, по-видимому, отсутствует.

#### Р о д *Rattus* Fisch.

Хромосомно сильно дифференцированный род с диплоидными числами 32–52, однако у палеарктических и всех азиатских крыс подрода *Rattus* диплоидные числа имеют значения, близкие к 42. Уменьшение диплоидного числа до 40 и 38 наблюдается в популяциях черной крысы за счет центрических соединений акроцентрических хромосом. 42-хромосомные крысы распространены на большей части Азии. Почти во всех изученных южноазиатских популяциях описан хромосомный полиморфизм по перичентрической инверсии в одной—трех субтелоцентрических парах. 40-хромосомные крысы встречаются на Цейлоне, тогда как 38-хромосомные имеют широкое распространение по всему миру. У всех трех хромосомных форм может встречаться варьирующее число добавочных хромосом. Скрещивание 42- и 38-хромосомных форм в лабораторных условиях сопровождается пониженной плодовитостью гибридов. В природе эти формы совместно не встречаются. По особенностям дифференциальной окраски хромосом кариотип серой крысы совпадает с одним из полиморфных вариантов кариотипа 42-хромосомных черных крыс. В кариотипах *Rattus* и *Mus* установлена определенная степень гомологии хромосом по рисунку G-полос.

#### Р о д *Pracomys* Thos.

Хромосомно дифференцированный род. Диплоидные числа 32–48. У палеарктического вида *P. erythroleucus* Temm. в наборе 38 хромосом. Гомология с кариотипами *Rattus* не уточнена.

#### Р о д *Mus* L.

Хромосомно сильно дифференцированный род. Диплоидные числа (не считая *Leggada*) варьируют от 22 до 49. У многих исследованных видов подрода *Mus* диплоидное число 40, как и у домашней мыши. У африканского подрода *Leggada* числа хромосом варьируют от 16 до 36. В хромосомном наборе дикой домашней мыши и большинства лабораторных линий мышей 40 хромосом, все акроцентрические. В Южной Европе и о-вах Северной Европы обнаружены популяции с различным числом хромосом, значения которого образуют "робертсоновский веер". По данным дифференциальной окраски хромосом различные варианты диплоидного числа образуются за счет неодинаковых в разных популяциях комбинаций исходных акроцентрических хромосом в метацентрические. Кариотипы азиатских представителей различаются главным образом размерами и распределением гетерохроматиновых блоков в акроцентрических хромосомах. Различаются также число и характер локализации ядрышковых организаторов. Виды подродов *Coelomys* и *Rugomys* обнаруживают совершенно иной характер G-окраски.

### Р о д *Acomys* I. Geoff.

Хромосомные наборы иглистых мышей резко дифференцированы. Диплоидное число в роде варьирует от 36 до 66. В перестройках участвовали, очевидно, центрические или другие типы слияний хромосом. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Nesokia* Gray

Монотипический род. В кариотипе *N. indica* Gray et Hardw. 42 хромосомы. По ряду особенностей хромосомного набора этот вид явно близок к 42-хромосомным крысам рода *Rattus*. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Glis* Briss.

Монотипический палеарктический род. В кариотипе *G. glis* L. наибольшее в семействе *Gliridae* диплоидное число — 62. Большинство хромосом двуплечие. X-хромосома — субметацентрик, Y — самый мелкий элемент набора. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Muscardinus* Kaup

Монотипический род. В кариотипе орешниковой сони 48 хромосом. Преобладают двуплечие хромосомы. Половые хромосомы не идентифицированы. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Eliomys* Wagn.

Монотипический род. У садовой сони обнаружена хромосомная дифференциация ряда форм. Диплоидные числа хромосом варьируют от 46 до 54. Преобладают двуплечие хромосомы. Систематический статус обнаруженных кариологических форм не выяснен.

### Р о д *Dryomys* Thos.

Монотипический род. В хромосомном наборе лесной сони 48 хромосом, в основном двуплечие. X- и Y-хромосомы субметацентрические. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Glirulus* Thos.

Монотипический род. В кариотипе японской сони 46 хромосом. Половые хромосомы как у *Dryomys*. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Sicista* Gray

Хромосомно сильно дифференцированный род. Диплоидные числа мышовок варьируют от 24 до 50. Под видовым названием "concolor", очевидно, следует понимать группу видов. Хромосомные наборы входящих в нее форм отличаются как по числу, так и по морфологии хромосом. У *S. tianschanica* Salen. и *S. caucasica* Vinogr. диплоидное число 32, мор-

фология хромосом неодинакова; у *S. caudata* Thos. — 50; описан новый вид *S. kluchorica* sp.n. — двойник *S. caucasica*, имеющий 24 хромосомы [Соколов и др., 1981]. У остальных четырех видов диплоидное число 32 (*S. subtilis* Pall., *S. betulina* Pall.), 42 (*S. paraea* Holl.) и 44 (*S. pseudoparaea* Straut.). Перестройки хромосом не идентифицированы, дифференциальная окраска не изучена.

#### Р о д *Dipus* Zimm.

Монотипический род. В хромосомном наборе *D. sagitta* Pall. 48 хромосом. Все хромосомы мета- или субметацентрические, первая пара выделяется по величине среди остальных хромосом. У всех до сих пор исследованных мохноногих тушканчиков Каракумов, Кызылкумов и Муюнкумов кариотипы мономорфны. Полиморфизм по трем парам крупных аутосом обнаружен в выборке особей из популяции южного Прибалхашья. Зайсанские и тувинские *D. sagitta* отличаются от других популяций присутствием мелкой акроцентрической пары и пары спутничных хромосом. Таковы же особенности хромосомного набора в трех монгольских популяциях вида. X-хромосома во всех случаях — средний субметацентрик, Y — очень мелкая двуплечая хромосома. Кариотип типичен для большинства родов *Dipodinae*. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Paradipus* Vinogr.

Монотипический род. В хромосомном наборе *P. stenodactylus* Vinogr. 48 хромосом. Самая мелкая пара хромосом акроцентрическая, остальные мета- или субметацентрические. Кариотип сходен с наборами большинства родов подсемейства. Половые хромосомы не идентифицированы. Дифференциальная окраска не изучена.

#### Р о д *Jaculus* Erxl.

В кариотипах египетского и туркменского тушканчиков 48 хромосом. У последнего в наборе две пары мелких аутосом акроцентрические, остальные мета- и субметацентрические. Особенности хромосомного набора и половые хромосомы такие же, как у других родов. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Scirtopoda* Brandt

Диплоидное число *S. telum* Licht. 58. Среди аутосом 11 пар акроцентрических, остальные мета- и субметацентрические. По кариотипу этот род резко отличается от родов подсемейств *Dipodinae* и *Allactaginae*. Одинаковое число плеч хромосом с 48-хромосомными тушканчиками позволяет предполагать участие робертсоновских перестроек в кариологической дифференциации родов, однако направление этих перестроек (слияния или разделения) остается невыясненным. X-хромосома метацентрическая, Y — очень мелкий субметацентрик. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Allactaga* F. Cuv.

Кариологически не изучены *A. sibirica* Fors., *A. hotsoni* Thos., *A. major* Kerr, *A. tetradactyla* Licht.

Кариотипы всех исследованных видов рода, за исключением тушканчика Бобринского, очень сходны. Диплоидное число 48. Все хромосомы мета- и субметацентрические. Самая мелкая пара двуплечих хромосом — спутничные. X-хромосома — метацентрик, Y — очень мелкий субметацентрик. У *A. elater* Licht. несколько изменена морфология 2-й пары аутосом. Тушканчик Бобринского отличается наличием двух пар довольно крупных акроцентрических хромосом. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Allactagulus* Nehr.

Монотипический род. В хромосомном наборе *A. rugmaeus* Pall. 48 хромосом. От других тушканчиков отличается наличием пяти пар субтелоцентрических хромосом. В кариотипе одна пара мелких спутничных хромосом. X-хромосома — средний субметацентрик, Y — мелкий акроцентрик. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Pygerethmus* Glog.

Все три вида кариологически изучены. Диплоидное число 48, кариотип такой же, как в роде *Allactagulus*. В хромосомном наборе *P. zhitkovi* Kuzn. идентифицируются две пары мелких спутничных хромосом. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Cardiocranius* Sat.

Четкий монотипический род. В кариотипе *C. paradoxus* Sat. 48 хромосом. Все аутосомы мета- или субметацентрические, многие пары не идентифицируются достоверно. X-хромосома — средний метацентрик, Y — самый мелкий субметацентрик. По кариотипу вид практически не отличается от других 48-хромосомных тушканчиков и обнаруживает существенные отличия от *Salpingotus*. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Salpingotus* Vinogr.

Диплоидные числа *S. crassicauda* Vinogr. и *S. heptneri* Voron. et Smirn. 46. Две пары средних аутосом субтелоцентрические, две мелкие пары акроцентрические, остальные хромосомы мета- и субметацентрические. X-хромосома метацентрическая, Y — точечный элемент. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

Кариотип *S. kozlovi* Vinogr. резко уклоняется от описанного выше и сходен с тушканчиками р. Scirtopoda. Диплоидное число 58, первая пара хромосом акроцентрическая, кроме того, в кариотипе имеется 11 пар акроцентрических аутосом, остальные мета- и субметацентрические.

## Р о д *Euchoreutes* Sclat.

Монотипический род. Диплоидное число *E. naso* Sclat. 48, хромосомы в основном мета- и субметацентрические и три пары субтелоцентриков разной величины. Половые хромосомы не идентифицированы. По особенностям хромосомного набора длинноухие тушканчики близки к настоящим тушканчикам (*Cardiocraniinae*, *Dipodinae*, *Allactaginae*) и резко отличаются от мышовок и прыгунчиков. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

## Р о д *Hystrix* L.

Оба палеарктических вида дикобразов изучены кариологически. Диплоидное число *H. indica* Kerr. 66, среди аутосом 19 пар метацентрических и 13 акроцентрических. X-хромосома метацентрическая. У *H. cristata* L. описаны кариотипы с различиями в диплоидном числе (60, 66). Дифференциальная окраска не изучена.

## О Т Р Я Д CARNIVORA

### Р о д *Canis* L.

Кариологически не изучены эфиопский и полосатый шакалы.

Хромосомно мономорфный род. Диплоидное число исследованных видов 78, все аутосомы акроцентрические. X-хромосома у части видов метацентрическая, у других субметацентрическая, "стандартного" типа. Межвидовые кариотипические различия связаны с изменением морфологии Y-хромосомы. Кариотипы волка, шакала и домашних собак полностью идентичны. Кариологические данные, так же как и гибридационные, не позволяют сделать каких-либо выводов о происхождении домашней собаки. Дифференциальная окраска хромосом диких видов не изучена. По особенностям дифференциальной окраски кариотип собаки близок к предковому кариотипу *Canidae*.

### Р о д *Alopex* Kaup

Монотипический род. В хромосомном наборе песца *A. lagopus* L. большинство хромосом мета- и субметацентрические. Диплоидное число обнаруживает вариации от 48 до 50. Встречаются особи с промежуточным  $2n=49$ . Полиморфизм вызван перестройкой тандемного типа. В 49-хромосомном кариотипе присутствуют три непарные хромосомы: 23-я, 13-я и T(23, 13). Каждая из этих хромосом является отчетливо двуплечей и вступает в перестройку теломерного типа [Графодатский, Раджабли, 1981a]. В десяти парах двуплечих хромосом идентифицированы добавочные гетерохроматиновые плечи. Эухроматиновые части этих хромосом гомологичны по рисунку G-окраски соответствующим акроцентрикам лисицы. Вообще же между кариотипами песца и лисицы крайне мало полностью гомеологичных хромосом, только в двух парах этих видов не обнаружено перестроек. Увеличение гетерохроматинового материала "добавочных" плеч у песца по сравнению с лисицей и собакой связано с соответствующим увеличением количества ДНК.

### Р о д *Vulpes* Oken.

Из палеарктических видов не изучены *V. cana* Blanf. и *V. ferrilata* Nord.

Хромосомно дифференцированный род. У лисицы *V. vulpes* L. в наборе постоянно 17 пар мета- и субметацентрических хромосом и варьирующее число мелких добавочных хромосом (от одной до восьми). Число точечных хромосом отличается не только у разных особей, но может варьировать и в разных тканях одного и того же животного. У корсака диплоидное число стабильно 36. У бенгальской и американских лисиц большие диплоидные числа: 60 и 50. По особенностям дифференциальной окраски кариотипы лисицы и песца представляют две различные линии в эволюции кариотипа *Canidae*. Двуплечие хромосомы обоих видов образованы различным сочетанием одних и тех же акроцентрических хромосом, присутствующих в кариотипе собаки. У лисицы эволюция кариотипа сопровождалась почти полной утратой гетерохроматина. Добавочные хромосомы лисицы не окрашиваются на С-гетерохроматин.

### Р о д *Nyctereutes* Temm.

Монотипический род. В хромосомном наборе *N. procyonoides* Gray 56 хромосом. Семь пар хромосом акроцентрические, остальные мета- и субметацентрические. X-хромосома субметацентрическая. Y-хромосома — маленький акроцентрик. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Ursus* L.

Все четыре вида медведей кариологически изучены. Хромосомные наборы весьма слабо дифференцированы, как и в целом по семейству *Ursidae*. Диплоидное число 74. X-хромосома и четыре — шесть пар аутосом метацентрические и субметацентрические, остальные аутосомы и Y-хромосома акроцентрические. Иное диплоидное число в семействе описано только у очкового медведя (род *Tremarctos*).

### Р о д *Mustela* L.

Палеарктические виды полностью кариологически изучены.

Кариологически дифференцированный род, диплоидные числа 30 у американской норки *M. vison* Schreb., 38—44 — у остальных видов. Виды различаются также по соотношению двуплечих и акроцентрических элементов в кариотипах, что приводит и к значительным различиям в значениях NF. Сравнение дифференциально окрашенных хромосом показало, что архаичный для рода кариотип имеет горностаи. Для него характерно максимальное значение диплоидного числа (44) и наибольшее число акроцентриков в кариотипе — 13 пар.

Для этого рода характерно сохранение рисунка G-полос исходных хромосом в ходе кариотипической дифференциации видов. По особенностям дифференциальной окраски выделяются три четко обособленные группы. К первой группе относятся ласка, солонгой и горностаи, ко второй — хорьки, европейская норка, колонок, итатси, к третьей — американская норка. Исследованные виды характеризуются значительным разнообразием по количеству и распределению структурного гетерохроматина и соответствующими изменениями в размерах генома (см. главу I).



### Р о д *Vormela* Blas.

Монотипический род. В кариотипе перевязки *V. peregusna* Güld. 38 хромосом. Одна пара аутосом акроцентрическая, остальные аутосомы и X-хромосома двуплечие. Y — точечный элемент. По особенностям дифференциальной окраски род ближе к *Martes*, чем к *Mustela*, но в то же время значительно обособлен от обеих групп. У перевязки описан уникальный для млекопитающих тип локализации ядрышкового организатора в целиком гетерохроматиновом плече крупных двуплечих хромосом.

### Р о д *Martes* Pinel.

Все палеарктические виды кариологически изучены.

Кариологически четко обособленный, хотя и слабо дифференцированный род. Диплоидное число у четырех видов 38, у харзы *M. flavigula* Bodd. 40 хромосом. По рисунку G-окраски хромосомы соболя обнаруживают значительную гомеологию с кариотипами *Mustela*; в линии, ведущей к этому виду от общего предкового кариотипа, большую роль играли перичентрические инверсии, нарушающие характер расположения G-полос. Количество гетерохроматина относительно небольшое, в основном это блоки прицентромерного гетерохроматина. Филогенетически к кариотипу соболя ближайшим оказывается кариотип американской норки. У лесной куницы описана перестройка, связанная с изменением участка, несущего ядрышковый организатор.

### Р о д *Gulo* Storr

Монотипический род. В кариотипе росوماхи *G. gulo* L. 42 хромосомы, в том числе семь пар акроцентрических, остальные субметацентрические. X-хромосома — метацентрическая, Y — маленький акроцентрик. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Meles* Briss.

Монотипический род. В кариотипе барсука *M. meles* L. 44 хромосомы, в том числе восемь пар акроцентрических, остальные мета- и субметацентрические. X-хромосома — метацентрическая, Y — небольшой субтелоцентрик. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Lutra* Briss.

Большинство видов рода, в том числе выдра *L. lutra* L., кариологически не изучены.

У палеарктического вида *L. perspicillata* Geoff. и у *L. canadensis* Schreb. диплоидное число — 38 и небольшие различия в числе хромосомных плеч. Несомненно сходство хромосомных наборов выдр и каланов. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Enhydra* Flem.

Монотипический род. В кариотипе калана *E. lutris* L. 38 хромосом, среди них четыре пары акроцентрических. X-хромосома субметацентрическая, Y — акроцентрик. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Genetta* Oken

В кариотипе палеарктического вида *G. genetta* L. 54 хромосомы, у других исследованных видов диплоидное число 50–54. По особенностям дифференциальной окраски хромосом семейства *Viverridae*, *Procyonidae* и *Felidae* обнаруживают большое сходство.

### Р о д *Paguma* Gray

Монотипический род. В кариотипе *P. larvata* Ham.-Smith. 44 хромосомы, в основном двуплечие. Дифференциальная окраска описана.

### Р о д *Herpestes* Ill.

Все палеарктические виды мангуст кариологически изучены. Каждый из видов имеет по два варианта значений диплоидного числа вследствие особенностей системы половых хромосом: у *H. ichneumon* L. и *H. edwardsi* Geoff. 35–36 хромосом, у *H. auropunctatus* Hodg. 43–44 хромосомы в диплоидном наборе. Вариации диплоидного числа в целом по роду примерно такие же. У *H. edwardsi* описаны гетерохроматиновые сегменты в двух парах аутосом, не окрашиваемые по С-методу.

### Р о д *Hyaena* Briss.

В кариотипе полосатой гиены 40 хромосом, в том числе четыре пары акроцентрических, остальные мета- и субметацентрические. X-хромосома метацентрическая, Y — небольшая двуплечая хромосома. У *H. brunnea* Thunb. сходный хромосомный набор. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Felis* L.

В хромосомном наборе всех палеарктических видов устойчиво 38 хромосом. Небольшие различия кариотипов вызваны различным числом акроцентриков (два или четыре). Кариологически большие и мелкие кошки очень близки. Выше упоминалось о кариологической гомеологии трех семейств по характеру G-окраски хромосом.

### Р о д *Panthera* Oken.

Все палеарктические виды кариологически изучены.

Диплоидное число, как и у кошек, 38. В кариотипе две–четыре хромосомы акроцентрические, остальные мета- и субметацентрические. С-окраска описана у одного вида.

### Р о д *Acinonyx* Brook.

Единственный палеарктический вид *A. jubatus* Schreb. кариологически сходен с другими кошачьими. Диплоидное число 38. С-окраска изучена.

## О Т Р Я Д PERISSODACTYLA

### Р о д Equus L.

Кариологически сильно дифференцированный род. Диплоидные числа палеарктических видов высокие (56, 62, 64, 66). В кариотипах от девяти до 20 пар акроцентрических хромосом. У лошади Пржевальского в кариотипе 66 хромосом, у всех исследованных пород домашних лошадей — 64, различия объясняются соединением двух пар акроцентрических хромосом. Судя по этим данным, дикие азиатские лошади не участвовали в процессе доместикикации лошадей. У домашних ослов близкое диплоидное число — 62, однако хромосомные наборы осла и лошади обнаруживают очень мало полностью гомеологичных элементов. Лишь четыре пары аутосом сходны по рисунку G-полос у этих видов. Понятно поэтому, что все попытки преодолеть стерильность межвидовых гибридов в данном случае обречены на неудачу.

У кулана обнаружен хромосомный полиморфизм (диплоидные числа 54—56). В кариотипе кулана мало хромосом полностью гомеологичных хромосомам лошади и осла. Для рода в целом характерны большие межвидовые различия рисунка G-полос на хромосомах, что связывают с множественными перичентрическими и парацентрическими инверсиями. В то же время в отдельных подродовых группах гомеология хромосом легко устанавливается.

## О Т Р Я Д ARTIODACTYLA

### Р о д Sus L.

Кариотип палеарктического вида *S. scrofa* L. хорошо изучен. Кариологически исследованы различные подвиды и популяции кабана, а также разные породы домашней свиньи, ведущей от него происхождение.

Известны межпопуляционные различия и полиморфизм кариотипов диких кабанов, вызванные одним центрическим соединением. Диплоидные числа 36, 37, 38, число плеч аутосом постоянно равно 60. В кариотипе 36-хромосомной формы четыре пары акроцентрических хромосом, у 38-хромосомного кабана таких хромосом шесть пар.

В европейских и азиатских популяциях полиморфизм вызван неодинаковыми перестройками хромосом. У 36- и 37-хромосомных европейских кабанов плечи крупного, характерного для этих кариотипов субметацентрика  $M_4$  образованы двумя акроцентриками 38-хромосомного набора. Это 17-я и 15-я хромосомы по Международной номенклатуре кариотипа *Sus scrofa* L. У закавказских и азиатских кабанов с теми же числовыми вариациями короткое плечо субметацентрика, так же как в предыдущем случае, соответствует акроцентрику 17, тогда как длинное плечо — другому акроцентрику, 16. Все 38-хромосомные кариотипы диких европейских и азиатских кабанов идентичны по характеру дифференциальной окраски и, в свою очередь, полностью совпадают с кариотипом домашней свиньи. Выяснение различной природы перестроек, участвующих в образовании полиморфизма у кабанов, с достоверностью указывают на то, что наблюдаемые числовые вариации не могут быть связаны с гибридизацией диких и домашних свиней, а составляют одну из важных особенностей генетической систе-

мы вида *S. scrofa*. Экспериментально показано, что два типа транслокаций не сказываются на плодовитости гибридов от скрещивания домашних свиней с дикими кабанями. Получены и размножаются животные с обеими транслокациями в кариотипе, не известные в природе (ИЦИГ СО АН СССР).

У всех до сих пор исследованных пород домашних свиней кариотипы одинаковы. Диплоидное число 38.

### Р о д *Camelus* L.

Оба палеарктических вида кариологически изучены. Диплоидное число у бактриана и дромадера одинаково, 74, большинство хромосом акроцентрические, 14 пар метацентриков. Кариотипы мозолоногих Старого и Нового Света идентичны. Хромосомы *C. bactrianus* L. обнаруживают большое сходство по рисунку G-полос с хромосомами жвачных. Изучение дифференциальной окраски разных групп парнокопытных не оставляет сомнения в том, что верблюды эволюционировали от общей для всего отряда предковой формы, кариологическое сходство с которой они, вероятно, сохранили.

### Р о д *Moschus* L.

Монотипический род. В кариотипе кабарги 58 хромосом, все аутосомы акроцентрические. X-хромосома — субтелоцентрическая, Y — маленький акроцентрик. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Cervus* L.

Не изучен кариологически ряд азиатских видов. Для палеарктических видов, как и для большинства оленей, характерны высокие диплоидные числа: 64—68, с преобладанием акроцентрических хромосом. Число плеч аутосом постоянно равно 68. У пятнистого оленя *C. piprip* Temm. обнаружен хромосомный полиморфизм, вызванный перестройками типа центрального соединения. Диплоидные числа 64—68. X-хромосома у всех видов акроцентрическая, Y — варьирующей морфологии. Наименьшее диплоидное число хромосом в роде у барасинги *C. duvauceli* Cuv. (56). Европейский и американский подвиды благородного оленя кариотипически сходны, отмечены лишь различия в морфологии Y-хромосомы, что подтверждается данными дифференциальной окраски хромосом. У других видов дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Elaphurus* Milne-Edw.

Очень четкий монотипический род. Единственный вид *E. davidianus* Milne-Edw. сохранился только в неволе. В кариотипе 68 хромосом, почти все аутосомы и X-хромосома акроцентрические, Y — небольшая двуплечая хромосома. По кариотипу сходен с предыдущим родом. G- и C-окраска хромосом описана.

### Р о д *Alces* Gray

Монотипический род. У скандинавских лосей *A. alces* L. в кариотипе 68 хромосом. Одна аутосома двуплечая, остальные акроцентрические.

X-хромосома — субметацентрическая, Y — акроцентрическая. У американского подвида *A. a. americanus* на одну пару акроцентрических хромосом больше, диплоидное число 70. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Rangifer* H. Smith

Монотипический род. В кариотипе *R. tarandus* L. 70 хромосом, в основном акроцентрические. X-хромосома — метацентрическая, Y — маленький акроцентрик. По кариотипу не отличаются от американских оленей (*Odocoileus*, *Pudu*). Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

#### Р о д *Hydropotes* Swinh.

Монотипический род. В кариотипе водяного оленя *H. inermis* Swinh. 70 хромосом, все акроцентрические. Изучена G-окраска.

#### Р о д *Capreolus* Gray

Монотипический род. В кариотипе европейской косули *C. c. capreolus* L. 70 хромосом. Все аутосомы акроцентрические. X-хромосома субметацентрическая, Y — мелкий двуплечий элемент. В кариотипе сибирской косули *C. c. pygargus* Pall. диплоидное число больше за счет появления четырех микрохромосом. Дифференциальная окраска не изучена.

#### Р о д *Bos* L.

Кариологически не изучен купрей — *B. sauveli* Urb.

Хромосомно достаточно мономорфный род, кариологически сходный с родом *Bison*. Диплоидное число 58 у гаура, 60 у остальных видов и домашних форм. Число плеч аутосом постоянно 58. Аутосомы акроцентрические, X-хромосома крупная субметацентрическая, Y — самый мелкий двуплечий или акроцентрический элемент набора. Аутосомные наборы крупного рогатого скота и козы (другое подсемейство этого же семейства) отличаются лишь величиной центромерных гетерохроматиновых блоков и рисунком G-полос двух хромосом. По особенностям дифференциальной окраски хромосом 60-хромосомные кариотипы *Bos* сохраняют сходство с предковым кариотипом, общим для всего семейства Bovidae, а возможно, и для подотряда жвачных в целом. В кариотипах некоторых пород крупного рогатого скота отмечены робертсоновские перестройки, снижающие диплоидное число до 58. Наиболее обычна транслокация между 1-й и 29-й аутосомами. Гетерозиготные самцы отличаются пониженной фертильностью.

#### Р о д *Bison* H. Smith

Кариотипы зубра и бизона сходны по числу и морфологии хромосом между собой, а также с 60-хромосомными кариотипами *Bos*. Дифференциальная окраска хромосом одинакова.

### Р о д *Gazella De Blainv.*

Хромосомно сильно дифференцированный род. У палеарктических видов система определения пола  $XY_1Y_2$ , в связи с чем диплоидные числа имеют по два значения: 30–31 (*G. subgutturosa* Güld., *G. dorcas* L.), 32–33 (*G. leptoceros* F. Cuv.), 38–41 (*G. dama* Pall.). Число плеч аутосом постоянно 56. По-видимому, в эволюции рода ведущее значение имели центрические соединения.

### Р о д *Procapra Hodg.*

Кариотип монгольского дзерена *P. gutturosa* Pall., как и газели Томсона, сохраняет, по-видимому, архаичные для подсемейства Antilopinae особенности, так как представлен преимущественно акроцентриками. Диплоидное число 60, число плеч аутосом 58. Дифференциальная окраска хромосом изучена.

### Р о д *Saiga Gray*

Монотипический род. В кариотипе *S. tatarica* L. 60 хромосом, число плеч аутосом 58. Все аутосомы и X-хромосома акроцентрические, Y — маленький метацентрик. Кариологически может быть близким к предковой форме Caprinae. Дифференциальная окраска хромосом не изучена.

### Р о д *Nemorhaedus H. Smith*

Монотипический род. В кариотипе горала 56 хромосом, число плеч аутосом 54, все хромосомы акроцентрические. Дифференциальная окраска хромосом описана.

### Р о д *Capricornis Ogil.*

Монотипический род. Сероу, возможно, кариотипически полиморфный вид. Морфология хромосом описана у японского подвида *C. s. crispus*. Диплоидное число 50, число плеч аутосом, как и у многих Caprinae, 58. Большинство хромосом акроцентрические, в том числе обе половые хромосомы. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Rupicapra De Blainv.*

Монотипический род. В кариотипе серны 58 хромосом, число плеч аутосом 58. Одна пара метацентрических хромосом, остальные акроцентрические. X-хромосома акроцентрическая, Y — точечная двуплечая хромосома. Дифференциальная окраска не изучена.

### Р о д *Hemitragus Hodg.*

Монотипический род. У гималайского тара наиболее специализированный и уклоняющийся кариотип в трибе Caprini, с наименьшим диплоидным числом 48 и наибольшим числом двуплечих хромосом — шесть пар. Число плеч аутосом 60. На основании изучения дифференциальной окраски обсуждается происхождение *Hemitragus*, *Ammotragus* и *Ovis* от общей предковой формы с 58-хромосомным кариотипом. Не исключена также возможность того, что *Hemitragus* являются представителем другой трибы — Rupicaprini.

### Р о д *Capra* L.

Кариологически не изучены *C. pygmaea* Schinz, *C. nubiana* F. Cuv., *C. cylindricornis* Blyth.

Хромосомно мономорфный род. Диплоидное число исследованных видов 60, число плеч аутосом 58. Аутосомы акроцентрические, X-хромосома — акроцентрик, Y — варьирующей морфологии. По особенностям дифференциальной окраски кариотип *Capra* близок к предковой форме, от которой кариологически эволюционировали все *Caprinae*.

### Р о д *Ovis* L.

Хромосомно дифференцированный род. Диплоидные числа разных видов и форм варьируют от 58 до 52, число плеч аутосом постоянно равно 58. В кариотипах от одной до трех пар метацентрических хромосом, остальные акроцентрические. В большом политипическом виде *O. ammon* L. описаны три хромосомно отличающиеся формы, которым разные авторы придают ранг самостоятельных видов или "полувидов": европейские и азиатские муфлоны ( $2n = 54$ ), архары и аргали ( $2n = 56$ ), уриалы ( $2n = 58$ ). На стыке ареалов азиатских муфлонов и уриалов образуется гибридная зона. Все полученные в неволе гибридные разнохромосомных форм баранов плодовиты. Диплоидные числа снежных баранов 52 (Азия) и 54 (Северная Америка). По кариологическим особенностям вероятны родственные связи снежных баранов и муфлонов.

В кариотипе домашних овец различных пород 54 хромосомы. Кариологически близки муфлонам и несомненно, что были одомашнены азиатские муфлоны Передней Азии. У некоторых пород овец известны транслокации, уменьшающие диплоидное число до 52.

## ЛИТЕРАТУРА

- Анискин В.М., Волобуев В.Т.* Хромосомный полиморфизм в сибирских популяциях бурозубок *araneus - arcticus*-комплекса (Insectivora, Soricidae). Сообщ. I. Халдеевская и беркульская популяции обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (1758). — Генетика, 1980, т. 16, с. 1044–1051.
- Анискин В.М., Волобуев В.Т.* Хромосомный полиморфизм в сибирских популяциях бурозубок *araneus-arcticus*-комплекса (Insectivora, Soricidae). Сообщ. II. Саянская популяция арктической бурозубки *Sorex arcticus* Kerg. — Генетика, 1980а, т. 16, с. 2171–2175.
- Баранов В.С., Дыбан А.П.* Новая маркерная робертсоновская транслокация (центрическое слияние аутосом) у лабораторных мышей. — Цитология, 1971, т. 13, с. 820–829.
- Баранов В.С., Грегорова С., Форейт Ю.* Плодовитость и цитогенетический анализ ранних стадий эмбриогенеза у мышей с хромосомной транслокацией T(16, 17)43H. — Генетика, 1981, т. 17, с. 1454–1459.
- Бекасова Т.С., Воронцов Н.Н.* Популяционный хромосомный полиморфизм у азиатских лесных мышей *Apodemus peninsulae*. — Генетика, 1975, т. 11, с. 89–94.
- Беляев Д.К., Волобуев В.Т., Раджабли С.И., Трут Л.Н.* Полиморфизм и мозаицизм по добавочным хромосомам у серебристо-черных лисиц. — Генетика, 1974, т. 10, с. 58–67.
- Беляев Д.К., Волобуев В.Т., Раджабли С.И., Трут Л.Н.* Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. II. Добавочные хромосомы при селекции животных по поведению. — Генетика, 1974а, т. 10, с. 83–91.
- Босток К., Самнер Э.* Хромосома эукариотической клетки. М.: Мир, 1981. 598 с.
- Бочков Н.П., Стонова Н.С.* Хромосомные и геномные мутации как летальные факторы у человека. — В кн.: Основы цитогенетики человека. М.: Медицина, 1969, с. 411–445.
- Бутарин Н.С.* Опыт гибридизации дикого барана архара с мериносами новокавказского типа. — Тр. Ин-та генетики АН СССР, 1939, т. 13.
- Бутарин Н.С.* Новая порода овец архаро-меринос. — Сов. зоотехния, 1950, т. 1.
- Волобуев В.Т.* В-хромосомы млекопитающих. — Успехи соврем. биологии, 1978, т. 86, с. 387–398.
- Волобуев В.Т., Раджабли С.И.* Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. I. Сравнительный анализ распределения чисел добавочных хромосом в различных тканях, в разные сезоны года и в различных типах препаратов. — Генетика, 1974, т. 10, с. 77–82.
- Волобуев В.Т., Раджабли С.И., Беляева Е.С.* Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. III. Характер репликации добавочных хромосом. — Генетика, 1976, т. 12, с. 30–34.
- Воронцов Н.Н.* Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1958, т. 63, с. 5–36.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А.* Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, *Marmotinae*, *Sciuridae*, *Rodentia*). — В кн.: Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Новосибирск, 1969, с. 41–47.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А.* Хромосомные числа и видообразование у наземных беличьих (*Sciuridae*: *Xerinae* et *Marmotinae*) Голарктики. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1970, т. 75, с. 112–126.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А.* Цитогенетические доказательства существо-



- вания закавказско-сонорских дизъюнкций ареалов некоторых млекопитающих. — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 12, с. 1697–1704.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А.* Генетика и проблемы трансберингийских связей голарктических млекопитающих. — В кн.: Берингия в кайнозой. Владивосток, 1976, с. 337–353.
- Воронцов Н.Н., Мартынова Л.Я.* Популяционная цитогенетика алтайского цокора *Myospalax myospalax* Laxm. (Rodentia, Myospalacinae). — Докл. АН СССР, 1976, т. 230, с. 447–449.
- Воронцов Н.Н., Раджабли С.И.* Хромосомные наборы и цитогенетическая дифференциация двух форм слепушонок надвида *Ellobius talpinus* L. — Цитология, 1967, т. 9, с. 846–852.
- Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Крал Б.* и др. О видовой принадлежности азиатских лесных мышей рода *Ardeomys* Сибири и Дальнего Востока. — Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 3, с. 437–449.
- Воронцов Н.Н., Картавец И.В., Потапова Е.Г.* Систематика мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Cricetidae). I. Кариологическая дифференциация видов-двойников из Закавказья и Туркмении и обзор видов рода *Calomyscus*. — Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 8, с. 1213–1224.
- Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., Надлер Ч.Ф.* и др. Цитогенетическая дифференциация и границы видов у настоящих баранов (*Ovis s.str.*) Палеарктики. — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 7, с. 1109–1121.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Закарян Г.Г.* и др. Кариология и систематика рода *Ellobius* (Microtinae, Rodentia). — В кн.: Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Новосибирск, 1969, с. 127–129.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Иванецкая Е.Ю.* и др. Изменчивость половых хромосом млекопитающих. Сообщ. I. Географическая изменчивость строения Y-хромосомы у полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Microtinae). — Генетика, 1978, т. 14, с. 1432–1446.
- Воронцов Н.Н., Раджабли С.И., Ляпунова К.Л.* Кариологическая дифференциация аллопатрических форм хомячков надвида *Phodopus sungorus* и гетероморфизм половых хромосом у самок. — Докл. АН СССР, 1967, т. 172, с. 703–705.
- Гилева Э.А.* Хромосомный полиморфизм у двух близких форм субарктических полевок (северосибирской полевки и полевки Миддендорфа). — Докл. АН СССР, 1972, т. 203, с. 689–692.
- Гилева Э.А.* В-хромосомы, необычное наследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus torquatus* Pall, 1779. — Докл. АН СССР, 1973, т. 213, с. 952–955.
- Гилева Э.А.* Кариотип *Dicrostonyx torquatus chionoraes* Allen и необычный хромосомный механизм определения пола у палеарктических леммингов. — Докл. АН СССР, 1975, т. 224, с. 697–700.
- Гинатулин А.А., Гинатулина Л.К., Борисов Ю.М.* и др. Исследование кинетики реассоциации ДНК разнохромосомных форм слепушонок *Ellobius* в связи с вопросом о путях перестройки хромосом в эволюции. — Молекуляр. биология, 1977, т. 11, с. 883–890.
- Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И.* Новый вид серой полевки с берегов озера Эворон. — Докл. АН СССР, 1981, т. 257, с. 248–250.
- Графодатский А.С.* Ядрышкообразующие районы хромосом домашней свиньи. — Цитология и генетика, 1981, т. 15, № 5, с. 29–31.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И.* Связь между числом хромосом и палеонтологическим возрастом отряда в классе млекопитающих. — В кн.: Вопросы теоретической и прикладной генетики. Новосибирск, 1976, с. 102–105.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И.* Ядрышкообразующие районы хромосом девяти видов куницеобразных (Carnivora, Mustelidae). — Докл. АН СССР, 1980, т. 255, с. 1487–1489.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И.* Особенности эволюции хромосомных наборов ряда видов сельскохозяйственных млекопитающих. — С.-х. биология, 1981, т. 16, с. 435–445.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И.* Сравнительная цитогенетика трех видов собачьих (Carnivora, Canidae). Сообщ. I. Структурные перестройки хромосом в эволюции кариотипа. — Генетика, 1981а, т. 17, с. 1500–1503.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И.* Сравнительная цитогенетика трех видов собачьих (Carnivora, Canidae). Сообщ. II. Распределение в кариотипе

- С-гетерохроматина. — Генетика, 1981б, т. 17, с. 1504–1507.
- Графодатский А.С., Волобуев В.Т., Терновский Д.М., Раджабли С.И. G-окраска хромосом семи видов куньих (Mustelidae, Carnivora). — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 1, с. 1704–1710.
- Графодатский А.С., Лушникова Т.П., Ромашенко А.Г., Раджабли С.И. и др. Цитологическая локализация повторяющихся последовательностей ДНК у трех видов млекопитающих. — Генетика, 1981, т. 17, с. 1983–1987.
- Графодатский А.С., Терновская Ю.Г., Терновский Д.В. и др. G- и C-окраска хромосом итатси, или японского колонка *Mustela itatsi* (Carnivora, Mustelidae). — Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 10, с. 1607–1608.
- Графодатский А.С., Терновский Д.В., Исаенко А.А., Раджабли С.И. Структурный гетерохроматин и количество ДНК в группе видов куницеобразных (Mustelidae, Carnivora). — Генетика, 1977, т. 13, с. 2123–2128.
- Громов И.М., Бибииков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. Наземные белычьи (Marmotinae). М.; Л.: Наука, 1965. 467 с. (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. III. Вып. 2).
- Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. III. Вып. 8).
- Дарвин Ч. Сочинения. М.; Л., 1939. Т. 3. 272 с.
- Дыбан А.П. Метод приготовления препаратов мейотических и митотических хромосом из семенников млекопитающих. — Цитология, 1970, т. 12, с. 687–690.
- Дыбан А.П., Баранов В.С. Цитогенетика развития млекопитающих. М.: Наука, 1978. 216 с.
- Дыбан А.П., Удалова Л.Д. О полиморфизме С-гетерохроматиновых районов в хромосомах мышей разных линий. — Бюл. эксперим. биологии и медицины, 1974, т. 8, с. 106–108.
- Захаров А.Ф. Хромосомы человека. М.: Медицина, 1977. 192 с.
- Иваницкая Е.Ю., Козловский А.И. Кариологические доказательства отсутствия в Палеарктике арктической бурозубки *Sorex arcticus* Kerr, 1792 (Soricidae, Insectivora). — Зоол. журн., 1983, т. 60, вып. 3.
- Картавецва И.В., Борисов Ю.М., Ляпунова Е.А. и др. Добавочные хромосомы у крысвидного хомячка (*Tscherskia triton*) и его систематическое положение. — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 6, с. 889–904.
- Каталог млекопитающих СССР/Под ред. И.М. Громова, Г.И. Барановой. Л.: Наука, 1981. 455 с.
- Ковальская Ю.М. Хромосомный полиморфизм полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* Schrenk, 1858 (Rodentia, Cricetidae). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1977, т. 82, с. 38–48.
- Ковальская Ю.М., Орлов В.Н. Необычные половые хромосомы и внутрипопуляционный полиморфизм китайской полевки. — Цитология, 1974, т. 16, с. 497–503.
- Ковальская Ю.М., Соколов В.Е. Новый вид полевок (Rodentia, Cricetidae, Microtinae) из нижнего Приамурья. — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 9, с. 1409–1416.
- Ковальская Ю.М., Хотолху Н., Орлов В.Н. Географическое распространение хромосомных мутаций и структура вида *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae). — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 12, с. 1862–1867.
- Козловский А.И. Хромосомный полиморфизм в восточносибирских популяциях обыкновенной бурозубки. — Цитология, 1970, т. 12, с. 1459–1464.
- Козловский А.И. Кариотипы и систематика некоторых популяций землероек, обычно относимых к арктической бурозубке *Sorex arcticus* (Insectivora, Soricidae). — Зоол. журн., 1971, т. 50, с. 756–762.
- Козловский А.И. Хромосомный анализ полиморфной популяции обыкновенной бурозубки. — Цитология, 1972, т. 14, с. 761–768.
- Козловский А.И. Результаты кариологического обследования аллопатрических форм малой бурозубки (*Sorex minutus*). — Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 3, с. 390–398.
- Козловский А.И. Соматические хромосомы двух видов землероек-бурозубок Кавказа. — Зоол. журн., 1973а, т. 52, вып. 5, с. 571–576.
- Козловский А.И. Возможность посмертного определения кариотипа у мелких млекопитающих. — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 12, с. 1871–1872.
- Козловский А.И. Кариологическая дифференциация северо-восточных подвидов копытных леммингов. — Докл. АН СССР, 1974а, т. 219, с. 981–984.
- Козловский А.И., Орлов В.Н. Кариологическое подтверждение видовой са-

- мостоятельности *Sorex isodon* Turon (Soricidae, Insectivora). — Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 7, с. 1056–1062.
- Козловский А.И., Орлов В.Н., Папко Н.С.* Систематическое положение кавказского (*Talpa caucasica* Satun.) и обыкновенного (*Talpa europaea* L.) крота по кариологическим данным. — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 2, с. 312–316.
- Козловский А.И., Хворостянская Л.П.* Стабильность хромосомных наборов некоторых видов грызунов Северо-Востока Сибири. — В кн.: Фауна и зоогеография млекопитающих Северо-Востока Сибири. Владивосток, 1978, с. 106–119.
- Кулиев Г.Н., Волобуев В.Т.* Хромосомные наборы трех видов полевок рода *Clethrionomys*. — Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 7, с. 1122.
- Кулиев Г.Н., Кулиев Г.К., Раджабли С.И.* Кариотипические различия между разными популяциями водяной полевки *Arvicola terrestris* L. — Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 9, с. 1409.
- Лавров Л.С., Орлов В.Н.* Кариотипы и таксономия современных бобров (*Castor*, *Castoridae*). — Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 4, с. 734–742.
- Ляпунова Е.А.* Описание хромосомного набора и подтверждение видовой самостоятельности *Citellus parryi* (Marmotinae, Sciuridae, Rodentia). — В кн.: Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Новосибирск, 1969, с. 53–54.
- Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н.* Генетика слепушонок (*Ellobius*, Rodentia). Сообщ. I. Кариологическая характеристика 4 видов рода *Ellobius*. — Генетика, 1978, т. 14, с. 2012–2024.
- Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., Надлер Ч.Ф.* и др. Изменчивость половых хромосом млекопитающих. Сообщ. II. Внутри- и межпопуляционная изменчивость строения У-хромосомы у арктического суслика *Citellus parryi* Richardson. — Генетика, 1978, т. 14, с. 1447–1452.
- Ляпунова Е.А., Мироханов Ю.М.* Описание хромосомных наборов некоторых видов полевок (*Stenocranius*, *Lasiopodomys*, *Blanfordimys*, *Microtus s. str.*). — В кн.: Млекопитающие. Новосибирск, 1969, с. 134–138.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Малыгин В.М.* Кариотип *Microtus transcasicus* и роль кариологического метода в оценке видовой самостоятельности у полевок из группы *M. arvalis* (Rodentia). — Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 3, с. 791–794.
- Малыгин В.М., Орлов В.Н.* Ареалы четырех видов обыкновенных полевок (надвид *Microtus arvalis*) по кариологическим данным. — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 3, с. 617–622.
- Мейер М.Н.* Комплексный таксономический анализ вида на примере некоторых форм серых полевок (род *Microtus*). — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 4, с. 850–859.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н.* Хромосомный набор и систематическое положение закаспийской полевки *Microtus transcasicus* Satun. — В кн.: Млекопитающие. Новосибирск, 1969, с. 144–145.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д.* Использование данных кариологического, физиологического и цитофизиологического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia). — Докл. АН СССР, 1969, т. 188, с. 1411–1414.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д.* Виды-двойники в группе *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae). — Зоол. журн., 1972, т. 51, с. 724–738.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д.* О номенклатуре 46- и 54-хромосомных полевок типа *Microtus arvalis* Pall. (Rodentia, Cricetidae). — Зоол. журн., 1972а, т. 51, вып. 1, с. 157–161.
- Мейер М.Н., Яценко В.Н.* Таксономическое положение и распространение обыкновенной (*Microtus arvalis* Pallas, 1778) и киргизской (*Microtus kirgisorum* Ognev, 1950) полевок в юго-восточном Казахстане. — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 2, с. 283–288.
- Навашин М.С.* Хромосомы и видообразование. — Ботан. журн., 1957, т. 42, с. 1615–1634.
- Оно С.* Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 228 с.
- Орлов В.Н.* Становление изолирующих механизмов у полевок рода *Clethrionomys*. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968, т. I, с. 184–194.
- Орлов В.Н.* Хромосомные наборы ежей Восточной Европы. — В кн.: Млекопитающие. Новосибирск, 1969, с. 6–7.
- Орлов В.Н.* Хромосомные наборы песчанок Армении. — В кн.: Млекопитающие. Новосибирск, 1969а, с. 121.

- Орлов В.Н.* Эволюционные аспекты хромосомной дифференциации млекопитающих. — Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 3, с. 813–830.
- Орлов В.Н.* Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1974. 207 с.
- Орлов В.Н.* Систематика горных баранов и происхождение домашних овец по кариологическим данным. — В кн.: Эколого-морфологические особенности диких родичей домашних овец. М.: Наука, 1978, с. 5–16.
- Орлов В.Н., Аленин В.П.* Кариотипы некоторых видов землероек рода *Sorex* (Insectivora, Soricidae). — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 5, с. 1071–1074.
- Орлов В.Н., Исхакова Э.Н.* Таксономия надвида *Cricetulus barabensis* и описание нового вида хомячков. — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 4, с. 597–604.
- Орлов В.Н., Ковальская Ю.М.* *Microtus mujanensis* sp.n. (Rodentia, Cricetidae) из бассейна р. Витим. — Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 8, с. 1224–1232.
- Орлов В.Н., Козловский А.И.* Хромосомные наборы двух географически удаленных популяций и их место в общей системе хромосомного полиморфизма обыкновенной бурозубки. — Цитология, 1969, т. 11, с. 1129–1136.
- Орлов В.Н., Козловский А.И.* Обзор хромосомных наборов землероек рода *Sorex*. — Вестн. МГУ. Биология, почвоведение, 1971, т. 2, с. 12–16.
- Орлов В.Н., Малыгин В.М.* Две формы 46-хромосомной обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pall. — В кн.: Млекопитающие. Новосибирск, 1969, с. 139–140.
- Орлов В.Н., Малыгин В.М.* Размещение видов-двойников обыкновенной полевки в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ. — Вестн. МГУ. Биология, почвоведение, 1971, т. 5, с. 102–104.
- Орлов В.Н., Малыгин В.М.* Родственные связи видов из надвида *M. arvalis* по кариологическим данным. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974, т. 79, с. 23–28.
- Орлов В.Н., Тумуржав М., Малыгин В.М.* Кариотипы горных баранов (*O. a. przewalskii*) и домашних овец Центральной Азии в связи с происхождением последних. — В кн.: Материалы симпоз. "Систематика и цитогенетика млекопитающих". М.: Наука, 1975, с. 47.
- Орлов В.Н., Чудиновская Г.А., Горелов Ю.К.* Кариотипы гибридов уриала с каракульской овцой. — В кн.: Вопросы, гибридизации копытных. М.: Наука, 1980, с. 89–90.
- Орлов В.Н., Раджабли С.И., Малыгин В.М.* и др. Кариотипы млекопитающих Монголии. — В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978, с. 149.
- Орлов В.Н., Швецов Ю.Г., Ковальская Ю.М.* и др. Диагноз и распространение в Забайкалье полевок Максимовича *Microtus maximowiczii* и восточной *Microtus fortis* (Rodentia). — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 9, с. 1391–1396.
- Орлов В.Н., Яценко В.Н., Агаджанян А.К.* Мутации и возможности их использования в реконструкциях филогенеза млекопитающих. — В кн.: Млекопитающие СССР: Тез. докл. III съезда ВТО. М., 1982, т. 1, с. 61–62.
- Орлов В.Н., Яценко В.Н., Рожанская Н.И.* Сравнительная кариология и филогения полевок. — В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980а, с. 31–33.
- Павулсоне С.А., Иорданский А.Б.* Новый способ повышения разрешающей способности кариограммного анализа. — Генетика, 1971, т. 7, с. 149–153.
- Пантелеев П.А., Малыгина Н.А.* Хромосомы *Arvicola terrestris* L. (Microtinae, Cricetidae) на восточной оконечности ареала вида. — В кн.: Симпозиум териологический: Тез. докл. Брно, 1971, с. 355–357.
- Плохинский Н.А.* Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 247 с.
- Прокофьева-Бельговская А.А.* Природа ассоциаций акроцентрических хромосом человека. — Цитология, 1966, т. 8, с. 169–173.
- Прокофьева-Бельговская А.А.* Гетерохроматические районы хромосом: Строение и функция. — Журн. общ. биологии, 1977, т. 38, с. 735–757.
- Раджабли С.И.* Кариотипическая дифференциация хомячков Палеарктики (Rodentia, Cricetidae). — Докл. АН СССР, 1975, т. 225, с. 697–700.
- Раджабли С.И.* С-гетерохроматин в эволюции кариотипа млекопитающих. — Докл. АН СССР, 1977, т. 234, с. 935–936.
- Раджабли С.И., Борисов Ю.М.* Варианты системы добавочных хромосом у континентальных форм *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae). — Докл. АН СССР, 1979, т. 248, с. 979–981.

- Раджабли С.И., Графодатский А.С.* Эволюция кариотипа млекопитающих: (Структурные перестройки хромосом и гетерохроматин). — В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск: Наука, 1977, с. 231–249.
- Раджабли С.И., Графодатский А.С., Зайцев М.В.* Сравнительная цитогенетика пяти видов ежей фауны СССР. — В кн.: Млекопитающие СССР: Тез. докл. III съезда ВТО. М., 1982, т. 2, с. 71.
- Раджабли С.И., Исаенко А.А., Волобуев В.Т.* Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. IV. Поведение добавочных хромосом в мейозе. — Генетика, 1978, т. 14, с. 438–443.
- Раджабли С.И., Крюкова Е.П.* Полиморфизм по X-хромосомам у джунгарского хомячка. — Цитология, 1971, т. 13, с. 790–797.
- Раджабли С.И., Крюкова Е.П.* Сравнительный анализ дифференциальной окраски хромосом двух видов хомячков, даурского и китайского. — Цитология, 1973, т. 15, с. 1527–1531.
- Рауш Р.А.* О зоогеографии некоторых берингийских млекопитающих. — В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 162–175.
- Резник Л.Г., Решетникова Г.Ф., Раджабли С.И.* Получение и хромосомный анализ новой клеточной культуры американской норки. — Генетика, 1980, т. 16, с. 1020–1025.
- Саркисов А.А.* О помесях полорогих. — Природа, 1953, т. 42, с. 2–12.
- Сафронова Л.Д., Демин Ю.С.* Цитогенетические аспекты эволюции кариотипа. — Успехи соврем. биологии, 1978, т. 86, с. 206–215.
- Симпсон Д.Г.* Темпы и формы эволюции. М.: Гос. изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Соколов В.Е.* Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1973, т. I: 432 с.
- Соколов В.Е.* Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1977, т. II: 494 с.
- Соколов В.Е.* Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1979. Т. III: 528 с.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М.* Ревизия одноцветных мышовок Кавказа: виды-двойники *Sicista caucasica* Vinogradov, 1925 и *S. kluchorica* sp.n. (Rodentia, Dipodidae). — Зоол. журн., 1981, т. 60, вып. 9, с. 1386–1393.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И.* Систематика и сравнительная цитогенетика некоторых видов мышовок рода *Sicista* фауны СССР (Rodentia, Dipodidae). — Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. 1, с. 102–108.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н.* и др. Хромосомные различия двух подвидов козули — *Capreolus capreolus capreolus* L. и *S.c. pygargus* Pall. — Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 7, с. 1109–1112.
- Стобецкий В.И.* Теломерное слияние хромосом в клетках, обработанных колцемидом и 5-бромдезоксисуридином. — Бюл. эксперим. биологии и медицины, 1976, т. 82, с. 1142–1144.
- Стрелков П.П., Волобуев В.Т.* Идентичность кариотипов в роде *Myotis*. — В кн.: Млекопитающие. Новосибирск, 1969, с. 14–15.
- Тихонов В.Н., Трошина А.И.* Идентификация хромосом и их перестроек в кариотипах подвидов дикого кабана *Sus scrofa* L. методом дифференциальной окраски. — Докл. АН СССР, 1974, т. 214, с. 932–935.
- Удалова Л.Д.* К вопросу о полиморфизме хромосом у крыс (*Rattus norvegicus* Berk.). — Цитология, 1968, т. 10, с. 733–742.
- Цалкин В.И.* Происхождение домашних животных в свете данных современной археологии. — В кн.: Проблемы домостикации животных и растений. М.: Наука, 1972, с. 45–54.
- Чернявский Ф.Б.* Систематические взаимоотношения некоторых наземных млекопитающих Старого и Нового Света в связи с проблемой Берингии. — В кн.: Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое. Хабаровск, 1973, с. 147–150.
- Чернявский Ф.Б., Козловский А.И.* Видовой статус и история копытных леммингов (*Dicrostonyx*, Rodentia) острова Врангеля. — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 2, с. 266–273.
- Швецов Ю.Г., Яценко В.Н., Малыгин В.М.* О распространении обыкновенной и монгольской полевки в МНР. — Зоол. журн., 1981, т. 60, вып. 2, с. 319–321.
- Яценко В.Н.* Гетерохроматин и хромосомный полиморфизм гоби-алтайской полевки (*Alticola stolizkanus* barakschin Bannicov, 1948, Rodentia, Cri-

- cetidae). — Докл. АН СССР, 1980, т. 254, с. 1009–1010.
- Яценко В.Н., Мальгин В.М. и др. Хромосомный полиморфизм монгольской полевки. — Цитология, 1980, т. 22, с. 471–474.
- Arakaki D.T., Sparkes R.S. The chromosomes of *Peromyscus maniculatus hollisteri* (deer mouse). — *Cytologia*, 1967, vol. 32, p. 180–183.
- Arnason U. Comparative chromosome studies in Cetacea. — *Hereditas*, 1974, vol. 77, p. 1–36.
- Arnason U. Comparative chromosome studies in Pinnipedia. — *Hereditas*, 1974a, vol. 76, p. 179–226.
- Arnason U. Phylogeny and speciation in Pinnipedia and Cetacea—a cytogenetic study: Thesis. Lund: Carl Bloms Boktryckeri A.-B., 1974b. 8 p.
- Arrighi F.E., Hsu T.C. Localisation of heterochromatin in human chromosomes. — *Cytogenetics*, 1971, vol. 10, p. 81–86.
- Arrighi F.E., Hsu T.C., Pathak S., Sawada H. The sex chromosomes of Chinese hamster: constitutive heterochromatin deficient in repetitive DNA sequences. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1974, vol. 13, p. 268–274.
- Arrighi F.E., Hsu T.C., Saunders P., Saunders G.F. Localisation of repetitive DNA in the chromosomes of *Microtus agrestis* by means in situ hybridisation. — *Chromosoma*, 1970, vol. 32, p. 224–236.
- Arrighi F.E., Stock A.D., Pathak S. Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). V. Evidence of pericentric inversion. — *Chromosomes Today*, 1976, vol. 5, p. 323–329.
- Atkin N.B., Gail M., Beçak W., Ohno S. The comparative DNA content of 19 species of placental mammals, reptiles and birds. — *Chromosoma*, 1965, vol. 17, p. 1–10.
- Austin C.R. Anomalies of fertilization leading to triploidy. — *J. Cell and Comp. Physiol.*, 1960, suppl. 1, vol. 56, p. 1–15.
- Bachmann K. Genome size in mammals. — *Chromosoma*, 1972, vol. 37, p. 85–94.
- Baker R.J. Karyotypes of bats of the family Phyllostomatidae and their taxonomic implications. — *Southwest. Natur.*, 1967, vol. 12, p. 407–428.
- Baker R.J., Bleier W.J. Karyotypes of bats of the subfamily Carollinae (Mammalia, Phyllostomatidae) and their evolutionary implications. — *Experientia*, 1971, vol. 27, p. 220–222.
- Baker R.J., Hsu T.C. Further studies of the sex chromosome systems of the American leaf-nosed bats (Chiroptera, Phyllostomatidae). — *Cytogenetics*, 1970, vol. 9, p. 131–138.
- Baker R.J., Lopez G. Chromosomal variation in bats on the genus *Uroderma* (Phyllostomatidae). — *J. Mammal.*, 1970, vol. 51, p. 786–789.
- Baker R.J., Patton J.L. Karyotypes and karyotypic variation of North American vespertilionid bats. — *J. Mammal.*, 1967, vol. 48, p. 270–286.
- Baverstock P.R., Watts C.H.S., Hogarth J.T. Heterochromatin variation in the Australian rodent *Uromys caudimaculatus*. — *Chromosoma*, 1976, vol. 57, p. 397–403.
- Baverstock P.R., Watts C.H.S., Hogarth J.T. Chromosome evolution in Australian rodents. I. The Pseudomyinae, the Hydromyinae and *Uromys/Melomys* group. — *Chromosoma*, 1977, vol. 61, p. 95–125.
- Beatty R.A. Partenogenesis and polyploidy in mammalian development. Cambridge: Univ. press, 1957.
- Beçak M.L., Batistic R.F., Vizotto L.D., Beçak W. Sex determining mechanism  $XY_1Y_2$  in *Artibeus lituratus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomatidae). — *Experientia*, 1969, vol. 25, p. 81–83.
- Benirschke K., Bogart M.N., Mc Clure H.M., Nelson-Rees W.A. Fluorescence of the trisomic chimpanzee chromosomes. — *J. Med. Primatol.*, 1974, vol. 3, p. 311–314.
- Benirschke K., Malouf N., Low R.J., Heck H. Chromosome complement: differences between *Equus prjewalskii* and *E. caballus*. — *Science*, 1965, vol. 148, p. 382–383.
- Benirschke K., Soma H., Ito T. The chromosomes of the Japanese serow *Capriornis crispus* (Temminck). — *Proc. Jap. Acad.*, 1972, vol. 48, p. 608–612.
- Bennet D. The karyotype of the mouse, with identification of a translocation. — *Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1965, vol. 53, p. 730–737.
- Bianchi N.O., Contreras J.R. The chromosomes of the field mouse *Acodon azarae* (Cricetidae, Rodentia) with special reference to sex chromosome anomalies. — *Cytogenetics*, 1967, vol. 6, p. 306–313.
- Bianchi N.O., Dulout F.N., Contreras J. Sex chromosome replication and sex chromatin in *Acodon azarae* (Rodentia, Cricetidae). — *Theor. and Appl. Genet.*, 1968, vol. 38, p. 343–347.
- Bianchi N.O., Molina O. Autosomal poly-

- morphism in a laboratory strain of rat. — *J. Hered.*, 1966, vol. 57, p. 231–232.
- Bick J.A., Jackson W.D.* Karyotype of the monotremes *Ornithorhynchus anatinus* (Platipus) and *Tachyglossus aculeatus* (Echidna). — *Nature*, 1967, vol. 214, p. 600–601.
- Bick J.A., Jackson W.D.* A mammalian X–O sex-chromosome system in the monotreme *Tachyglossus aculeatus* determined from leucocyte cultures and testicular preparations. — *Amer. Natur.*, 1967a, vol. 101, p. 79–86.
- Bloom S.E., Goodpasture C.* An improved technique for selective silver staining of nucleolar organizer regions in human chromosomes. — *Humangenetik*, 1976, vol. 34, p. 199–206.
- Bobrow M., Madan-K.* The effects of various banding procedures on human chromosomes, studied with acridine orange. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1973, vol. 12, p. 145–156.
- Böök J.A., Santesson B.* Malformation syndrome in man associated with triploidy. — *Lancet*, 1960, vol. 1, p. 828–850.
- Borgaonkar D.S.* Insectivora cytogenetics. — In: *Comparative mammalian cytogenetics*/Ed. K. Benirschke. N.Y., 1969, p. 218–246.
- Borgaonkar D.S., Gould E.* Homozygous reciprocal translocation as a mode of speciation in *Microgale Thomas*, 1883 (Tenrecidae–Insectivora). — *Experientia*, 1968, vol. 24, p. 506–509.
- Bovey R.* Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores. — *Rev. suisse zool.*, 1949, vol. 56, p. 371–468.
- Bradshaw W.N., Hsu T.C.* Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). III. Polymorphism in *Peromyscus maniculatus*. — *Cytogenetics*, 1972, vol. 11, p. 436–451.
- Brink J.M.* L'expression morphologique de la digamétie chez les Sauropsides et les Monotrèmes. — *Chromosoma*, 1959, vol. 10, p. 1–72.
- Bruere A.N.* Further evidence of normal fertility and the formation of balanced gametes in sheep with one or more different Robertsonian translocations. — *J. Reprod. and Fert.*, 1975, vol. 45, p. 323–331.
- Bruere A.N., Ellis P.M.* Cytogenetics and reproduction of sheep with multiple centric fusions (Robertsonian translocations). — *J. Reprod. and Fert.*, 1979, vol. 57, p. 363–376.
- Bruere A.N., Evans T.J., Burtenshaw M.O., Brown B.B.* Centric fusion polymorphism in Romney Marsh sheep of England. — *J. Hered.*, 1978, vol. 69, p. 8–10.
- Bruere A.N., Mills R.A.* Observations on the incidence of Robertsonian translocation and associated testicular changes in a flock of New Zealand Romney sheep. — *Cytogenetics*, 1971, vol. 10, p. 260–272.
- Bruere A.N., Zartman D.L., Chapman H.M.* The significance of G-bands and C-bands of three different Robertsonian translocations of domestic sheep (*Ovis aries*). — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1974, vol. 13, p. 479–488.
- Buckland R.A., Evans H.J.* Cytogenetic aspects of phylogeny in the Bovidae. I. G-banding. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1978, vol. 21, p. 42–63.
- Buckland R.A., Evans H.J.* Cytogenetic aspects of phylogeny in the Bovidae. II. C-banding. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1978a, vol. 21, p. 64–71.
- Bunch T.D., Foote W.C., Spillet J.J.* Translocation of acrocentric chromosomes and their implication in the evolution of sheep (*Ovis*). — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1976, vol. 17, p. 122–136.
- Bunch T.D., Nadler C.F.* Giemsa-band patterns of the tahr and chromosomal evolution of the tribe Caprini. — *J. Hered.*, 1980, vol. 71, p. 110–116.
- Burkholder G.D.* The ultrastructure of G- and C-banded chromosomes. — *Exp. Cell Res.*, 1975, vol. 90, p. 269–278.
- Cacheiro N.L.A., Russel L.B.* Cytological studies of X-autosome translocation in the mouse. I. Mitotic chromosomes. — *Genetica*, 1969, vol. 61, p. 8.
- Capanna E., Civitelli M.V., Cristaldi M.* Chromosomal polymorphism in an alpine population of *Mus musculus* L. — *Boll. zool.*, 1973, vol. 40, p. 379–383.
- Capanna E., Civitelli M.V., Cristaldi M.* Una popolazione appenninica di *Mus musculus* L. caratterizzata da un cariotipo a 22 cromosomi. — *Rec. Accad. naz. Lincei*, 1973a, ser. 8, vol. 54, p. 981–984.
- Capanna E., Cristaldi M.V., Perticone P., Rizzoni M.* Identification of chromosomes involved in the 9 Robertsonian fusions of the Apennine mouse with a 22-chromosome karyotype. — *Experientia*, 1975, vol. 31, p. 294–296.
- Capanna E., Gropp A., Winking H. et al.* Robertsonian metacentrics in the mou-

- se. — *Chromosoma*, 1976, vol. 58, p. 341–353.
- Carr D.H.* Letal chromosome errors. — In: Comparative mammalian cytogenetics/K. Benirschke ed. B.: Springer-Verl., 1969, p. 68–90.
- Caspersson T., Farber S., Foley E.* et al. Chemical differentiation along metaphase chromosomes. — *Exp. Cell Res.*, 1968, vol. 49, p. 219–227.
- Castro-Sierra E., Wolf U.* Replication patterns of the unpaired chromosome N 9 of the rodent *Ellobius lutescens* Th. — *Cytogenetics*, 1967, vol. 6, p. 268–275.
- Cattanach B.M.* A chemically induced variegated-type position effect in the mouse. — *Ztschr. Vererbbl.*, 1961, vol. 92, p. 165–182.
- Cattanach B.M.* XO-mice. — *Genet. Res.*, 1962, vol. 3, p. 467–470.
- Cattanach B.M.* Autosomal trisomy in the mouse. — *Cytogenetics*, 1964, vol. 3, p. 159–166.
- Cattanach B.M., Pollard C.E.* An XYY sex-chromosome constitution in the mouse. — *Cytogenetics*, 1969, vol. 8, p. 80–86.
- Cavalier-Smith T.* Palindromic base sequences and replication of eukaryote chromosome ends. — *Nature*, 1974, vol. 250, p. 467–470.
- Centerwall W.R., Benirschke K.* Male tortoise-shell and calico (T-C) cats. Animal models of sex-chromosome mosaics, aneuploids and chimerics. — *J. Hered.*, 1973, vol. 64, p. 272–278.
- Centerwall W.R., Benirschke K.* An animal model for the XXY Klinefelter syndrome in man: tortoise-shell and calico male cats. — *Amer. J. Vet. Res.*, 1975, vol. 36, p. 1275–1280.
- Chapelle de la A., Stenstrand K.* Dicentric human chromosomes. — *Hereditas*, 1974, vol. 76, p. 259–268.
- Chiarelli B., Chiarelli M.S., Shater D.A.* Chromosome banding with trypsin. — *Genetica*, 1972, vol. 43, p. 190–194.
- Chu E.H.Y., Thuline H.C., Norby D.E.* Triploid-diploid chimerism in a male tortoiseshell cat. — *Cytogenetics*, 1964, vol. 3, p. 1.
- Clough E., Ryle W.C.D., Hare D.T.* et al. An XXY sex chromosome constitution in a dog with testicular trypanoplasia and congenital heart disease. — *Cytogenetics*, 1970, vol. 9, p. 71–77.
- Cooper J.E.K., Hsu T.C.* The C-band and G-band patterns of *Microtus agrestis* chromosomes. — *Cytogenetics*, 1972, vol. 11, p. 295–304.
- Corbet G.B.* The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. London; Ithaca: Cornell Univ. press, Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1978. 314 p.
- Corin-Frederic J.* Les formules gonosomiques dites aberrantes chez les Mammifères Eutheriens. Exemple particulier du paresseux *Choloepus hoffmani* Peters (Edente, Xenarthre, famille des Bradypodidae). — *Chromosoma*, 1969, vol. 27, p. 268–287.
- Craig-Holmes A.P., Shaw M.W.* Polymorphism of human constitutive heterochromatin. — *Science*, 1971, vol. 174, p. 702–704.
- Curcuro-Giordano F.M., Weed R.G., Genkins E.C.* Banding analysis of the chromosomes of *Marmosa mitis* (Murina opossum). — *Canad. J. Genet. and Cytol.*, 1974, vol. 16, p. 31–38.
- Davisson M.T., Roderick T.H.* Chromosomal banding patterns of paracentric inversions in mice. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1973, vol. 12, p. 398–403.
- Deaven L.L., Vidal-Rioja L., Jett J.H., Hsu T.C.* Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). VI. The genomic size. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1977, vol. 19, p. 241–249.
- Dev V.G., Miller D.A., Tantravahi R.* et al. Chromosome markers in *Mus musculus*: differences in C-banding between the subspecies *M.m. musculus* and *M.m. molossinus*. — *Chromosoma*, 1975, vol. 53, p. 335–344.
- Duffey P.A.* Chromosome variation in *Peromyscus*: a new mechanism. — *Science*, 1972, vol. 176, p. 1333–1334.
- Dutrillaux B.* Nouveau système de marquage chromosomique: les bandes T. — *Chromosoma*, 1973, vol. 41, p. 395.
- Dutrillaux B.* Modèle théorique de l'induction des rearmement structuraux des chromosomes. — *Ann. Genet.*, 1977, vol. 20, N 4, p. 221–226.
- Dutrillaux B.* Chromosomal evolution in Primates: tentative phylogeny from *Microcebus murinus* (Prosimian) to man. — *Humangenetik*, 1979, vol. 48, p. 251–314.
- Dutrillaux B., Lejeune J.* Sur une nouvelle technique d'analyse du karyotype humain. — *C.r. Acad. sci. D*, 1971, vol. 2072, p. 2638–2640.
- Dutrillaux B., Rethore M.O., Aurias A., Goustard M.* Analyse du karyotype de deux espèces de Gibbons (*Hylobates lar* et *H. concolor*) par différentes techniques de marquage. — *Cyto-*



- genet. and Cell Genet., 1975, vol. 15, p. 81–91.
- Dutrillaux B., Rethore M.O., Plieure M., Lejeune J.* Analyse de la structure fine des chromosomes du Gorilla: comparaison avec Homo sapiens et Pan troglodites. – Humangenetik, 1973, vol. 20, p. 343–354.
- Dutrillaux B., Viegas-Péquignot E., Dubos C., Mass R.* Complete or almost complete analogy of chromosome banding between the baboon (Papio papio) and man. – Humangenetik, 1978, vol. 43, p. 37–46.
- Egozcue J.A.* A possible case of centric fission in Primates. – Experientia, 1971, vol. 27, p. 969–970.
- Elder F.F.B., Pathak S.* Light microscopic observations on the behavior of silver-stained trivalents in pachytene cells of Sigmodon fulviventer (Rodentia, Muridae) heterozygous for centric fusion. – Cytogenet. and Cell Genet., 1980, vol. 27, p. 31–38.
- Ellis J.R., Marshall R., Normand L.C.S., Penrose L.S.* A girl with triploid cells. – Nature, 1963, vol. 198, p. 411.
- Engel W., Vogel W.* et al. Cytogenetics and biochemical differences between Apodemus sylvaticus and Apodemus flavicollis, possibly responsible for the failure to interbreed. – Comp. Biochem. and Physiol., 1973, vol. B44, p. 1165–1173.
- Evans E.P., Breckon G., Ford C.E.* Air-dried method for meiotic preparations from mammalian testis. – Cytogenetics, 1964, vol. 3, p. 289–294.
- Evans H.J., Buckland R.A., Pardue M.L.* Location of the genes coding for 18 S and 28 S ribosomal RNA in the human genome. – Chromosoma, 1974, vol. 48, p. 405–426.
- Evans H.J., Buckland R.A., Sumner A.T.* Chromosome homology and heterochromatin in goat, sheep, ox studied by banding techniques. – Chromosoma, 1973, vol. 42, p. 383–402.
- Evans H.J., Buckton K.J., Sumner A.T.* Cytological mapping of human chromosomes: results obtained with quinacrine fluorescence and the acetic-saline-Giemsa techniques. – Chromosoma, 1971, vol. 35, p. 310–325.
- Evans E.P., Ford C.E., Searle A.G.* A 39X/41 XXY mosaic mouse. – Cytogenetics, 1969, vol. 8, p. 87–96.
- Farris J.S.* Estimating phylogenetic trees from distance matrices. – Amer. Natur., 1972, vol. 106, p. 645–668.
- Fedyk S.* Chromosomes of Microtus (Stenocranius) gregalis major (Ognev, 1923) and phylogenetic connections between subarctic representatives of the genus Microtus Schreber, 1798. – Acta theriol., 1970, vol. 15, p. 143–152.
- Fedyk S., Ivanitskaya E.* Chromosomes of Siberian shrews. – Acta theriol., 1972, vol. 17, p. 475–491.
- Ferrier P., Ferrier S., Stolle G.* et al. Congenital assymetry associated with diploid-triploid mosaicism and large satellites. – Lancet, 1964, vol. 1, p. 80.
- Fischberg M., Beatty R.A.* Spontaneous heteroploidy in mouse embryos up to midterm. – J. Exp. Zool., 1951, vol. 118, p. 321–326.
- Fischer H., Ulbrich F.* Chromosomes of the Murrah buffalo and its crossbreds with the asiatic swamp buffalo (Bubalus bubalis). – Ztschr. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1968, Bd. 84, S. 110–114.
- Fitch W.M., Margoliash E.* Construction of phylogenetic trees. – Science, 1967, vol. 155, p. 279–284.
- Ford C.E.* The population cytogenetics of other mammalian species. Edinburgh: Pfizer Medical Monographs, 1970. Vol. 5.
- Ford C.E., Hamerton J.L.* A colchicine hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes. – Stain Technol., 1956, vol. 31, p. 247–251.
- Ford C.E., Pollock D.L., Gustavsson J.* Proceedings of the first international conference for the standartisation of banded karyotypes of domestic animals. – Hereditas, 1980, vol. 92, p. 145–162.
- Ford J.H.* Chromosomal anomalies and variants: significance in human male infertility. – Infertility, 1978, vol. 1, p. 167–184.
- Forejt J.* Centromeric heterochromatin polymorphism in the house mouse. – Chromosoma, 1973, vol. 43, p. 187.
- Francke U., Nesbitt M.* Cattanach's translocation: cytological characterization by quinacrine mustard staining. – Proc. Nat. Acad. Sci. US, 1971, vol. 68, p. 2918–2920.
- Fredga K.* A new sex determinity mechanism in a mammal. Chromosome of Indian mongoose (Herpestes auropunctatus). – Hereditas, 1965, vol. 52, p. 411–420.
- Fredga K.* Chromosome studies in six different tissues of a male small Indian mongoose (Herpestes auropunctatus). – Hereditas, 1967, vol. 57, p. 421–431.

- Fredga K.* Idiogram and trisomy of the water vole (*Arvicola terrestris* L.), a favourable animal for cytogenetic research. — *Chromosoma*, 1968, vol. 25, p. 75–89.
- Fredga K.* Unusual sex chromosome inheritance in mammals. — *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 1970, vol. 259, p. 15–36.
- Fredga K.* Idiogram and fluorescence pattern of the chromosomes of the Indian muntjac. — *Hereditas*, 1971, vol. 68, p. 332–337.
- Fredga K.* Comparative chromosome studies in mongooses (Carnivora, Viverridae). I. Idiograms of 12 species and karyotype evolution in Herpestinae. — *Hereditas*, 1972, vol. 71, p. 1–74.
- Fredga K.* Chromosomal changes in vertebrate evolution. — *Proc. Roy. Soc. London B*, 1977, vol. 199, p. 377–397.
- Fredga K., Bergström U.* Chromosome polymorphism in the root vole (*Microtus oeconomus*). — *Hereditas*, 1970, vol. 66, p. 145–152.
- Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F.* Fertile XX- and XY-type females in the wood lemming *Myopus schisticolor*. — *Nature*, 1976, vol. 261, p. 225–227.
- Fredga K., Mandahl N.* Autosomal heterochromatin in some carnivores. — In: Nobel Symp. Stockholm etc., 1973, vol. 23, p. 104–117.
- Fredga K., Nawrin J.* Karyotype variability in *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammalia). — *Chromosomes today*, 1977, vol. 6, p. 153–161.
- Fredga K., Persson A., Stenseth N.C.* Centric fission in *Microtus oeconomus*. A chromosome study of isolated populations in Fennoscandia. — *Hereditas*, 1980, vol. 92, p. 209–216.
- Gardner A.L.* Karyotypes of two rodents from Peru, with a description of the highest diploid number recorded for a mammal. — *Experientia*, 1971, vol. 27, p. 1088–1089.
- Geisler M., Gropp A.* Chromosome polymorphism in the European hedgehog, *Erinaceus europeus* (order Insectivora). — *Nature*, 1967, vol. 214, p. 396–397.
- Goodpasture C., Bloom S.E.* Visualization of nucleolar organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining. — *Chromosoma*, 1975, vol. 53, p. 37–50.
- Gray A.P.* Mammalian hybrids. — *Commonv. agr. bur.*, 1954, N 10, p. 144.
- Greenbaum I.F., Baker R.J., Bovers J.H.* Chromosomal homology and divergence between sibling species of deer mice: *Peromyscus maniculatus* and *P. melanotis* (Rodentia: Cricetidae). — *Evolution*, 1978, vol. 32, p. 334–341.
- Griffen A.B.* A case of tertiary trisomy in the mouse and its implications for the cytological classification of trisomies in other mammals. — *Canad. J. Genet. and Cytol.*, 1967, vol. 9, p. 503–510.
- Griffen A.B., Bunker M.C.* Three cases of trisomy in the mouse. — *Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1964, vol. 52, p. 1194–1196.
- Gropp A., Giers D., Tettenborn U.* Das Chromosomenkomplement des Wildschweins (*Sus scrofa*). — *Experientia*, 1969, vol. 25, p. 778.
- Gropp A., Hilwig I., Seth P.K.* Fluorescence chromosome banding patterns produced by a benzimidazole derivative. — In: Nobel Symp. Stockholm etc., 1973, vol. 23, p. 300–306.
- Gropp A., Winking H.* Robertsonian translocations: cytology, meiosis, segregation patterns and consequences of heterozygosity. — *Symp. Zool. Soc. London*, 1981, N 47, p. 141–181.
- Gropp A., Winking H., Zech L., Miller H.* Robertsonian chromosomal variation and identification of metacentric chromosomes in feral mice. — *Chromosoma*, 1972, vol. 39, p. 265–288.
- Gropp A., Zech L.* Identification of metacentric marker chromosomes in the mouse by use of banding techniques. — In: Nobel Symp. Stockholm etc., 1973, vol. 23, p. 118–123.
- Grouchy de J., Turleau C., Roubin M., Chavin Colin F.* Chromosomal evolution of man and the primates (*Pan troglodites*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*). — In: Nobel Symp. Stockholm etc., 1973, vol. 23, p. 124–131.
- Grouchy de J., Turleau C., Finaz C., Roubin M.* Chromosome and gene evolution of man and the primates, with a detour through the Felidae. — In: *Chromosome Var. Human Evol. L.*, 1975, p. 17–38.
- Gustavsson I.* Chromosome aberrations and their influence on the reproductive performance of domestic animals — a review. — *Ztschr. Tierzüchtg. und Züchtungsbiol.*, 1980, Bd. 97, p. 176–195.
- Gustavsson I., Hageltorn M., Zech L., Reiland S.* Identification of the chromosomes in centric fusion/fission polymorphic system of pig (*Sus scrofa* L.). — *Hereditas*, 1973, vol. 75, p. 153–155.

- Gustavsson J., Sundt C.O.* Chromosome complex of the family Canidae. — *Hereditas*, 1965, vol. 54, p. 249–254.
- Gustavsson J., Sundt C.O.* Chromosome elimination in the evolution of the silver fox. — *J. Hered.*, 1967, vol. 58, p. 75–78.
- Halkka L., Halkka O., Skaren U., Söderland V.* Chromosome banding in a polymorphic population of *Sorex araneus* from north-eastern Finland. — *Hereditas*, 1974, vol. 76, p. 305–314.
- Hamerton J.L.* Human cytogenetics. N.Y.; L.: Acad. press, 1971. Vol. 1.
- Hansen S.* A case of centric fission in man. — *Humangenetik*, 1975, vol. 26, p. 257–259.
- Hausser J., Graf J.-D., Meylan A.* Données nouvelles sur les *Sorex* d'Espagne et des Pyrénées (Mammalia, Insectivora). — *Bull. Soc. Vaud. sci. natur*, 1975, vol. 72, p. 241–252.
- Hayata J.* Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in the field mouse, *Apodemus giliacus*. — *Chromosoma*, 1973, vol. 42, p. 403–414.
- Hayata J., Shimba H., Kobayashi T., Maki-no S.* Preliminary accounts on the chromosomal polymorphism in the field mouse, *Apodemus giliacus*, a new form from Hokkaido. — *Proc. Jap. Acad.*, 1970, vol. 46, p. 567–571.
- Hayman D.L., Martin P.G.* An autoradiographic study of DNA synthesis in the sex chromosomes of two marsupials with an XX/XY<sub>1</sub>Y<sub>2</sub> sex chromosome mechanism. — *Cytogenetics*, 1965, vol. 4, p. 209–218.
- Hayman D.L., Martin P.G.* Sex chromosome mosaicism in the marsupial genera *Isoodon* and *Perameles*. — *Genetics*, 1965a, vol. 5, p. 1201–1206.
- Hayman D.L., Martin P.G.* Mammalia I: Monotremata and Marsupialia. — In: *Animal cytogenetics*/Ed. B. John. B., 1974. Vol. 1.
- Hayman D.L., Martin P.G., Waller P.F.* Parallel mosaicism of supernumerary chromosomes and sex chromosomes in *Echymipera kalabu* (Marsupialia). — *Chromosoma*, 1969, vol. 27, p. 371–380.
- Herbst E.W., Fredga K., Frank F.* Cytological identification of two X-chromosome types in the wood lemming (*Myopus schisticolor*). — *Chromosoma*, 1978, vol. 69, p. 185–191.
- Hoffmann R.S.* Relationships of certain Holarctic shrews, genus *Sorex*. — *Ztschr. Säugetierk.*, 1971, Bd. 36, S. 193–200.
- Hoffmann R.S., Petterson R.S.* Systematics and Zoogeography of *Sorex* in the Bering Strait area. — *Syst. Zool.*, 1967, vol. 16, p. 127–136.
- Horner B.E., Taylor J.M.* Systematic relationships among *Rattus* in Southern Australia: evidence from cross-breeding experiments. — *CSIRO Wildlife Res.*, 1965, vol. 10, p. 101–109.
- Holmquist G., Dancis B.M.* A general model of karyotype evolution. — *Genetica*, 1980, vol. 52/53, p. 151–163.
- Hook E.B.* Behavioural implications of the human XYY genotype. — *Science*, 1973, vol. 179, p. 150.
- Hsu L.Y.F., Hirschhorn K.* Numerical and structural chromosome abnormalities. — In: *Handbook of Teratology. 2. Mechanisms and Pathogenesis*/Ed. J. Wilson, F.C. Franser. N.Y.; L.: Plenum press, 1977, p. 41–79.
- Hsu T.C.* Mammalian chromosomes in vitro. I. The karyotype of man. — *J. Hered.*, 1952, vol. 43, p. 167–172.
- Hsu T.C., Arrighi F.E.* Distribution of constitutive heterochromatin in mammalian chromosomes. — *Chromosoma*, 1971, vol. 34, p. 243–253.
- Hsu T.C., Hampton S.H.* Chromosomes of Callithricidae with special reference to an XX/XO sex chromosome system in Goeldi's marmoset (*Callimico goeldii* Thomas, 1904). — *Folia primatol.*, 1970, vol. 13, p. 183–195.
- Hsu T.C., Mead R.A.* Mechanisms of chromosomal changes in mammalian cytogenetics. — In: *Comparative mammalian cytogenetics*/Ed. K. Benirschke. N.Y., 1969, p. 8–17.
- Hsu T.C., Baker R.J., Utakoji T.* The multiple sex chromosome system of American leaf-nosed bats (Chiroptera, Phyllostomatidae). — *Cytogenetics*, 1968, vol. 7, p. 27–38.
- Hsu T.C., Pathak S., Chen T.R.* The possibility of latent centromeres and proposed nomenclature system for total chromosomes and whole arm translocations. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1975, vol. 15, p. 41–49.
- Hsu T.C., Pathak S., Basen B.M., Stark D.J.* Induced Robertsonian fusions and tandem translocations in mammalian cell cultures. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1978, vol. 21, p. 86–98.
- Hsu T.C., Rearden H.H., Luquette C.F.* Karyological studies on nine species of Felidae. — *Amer. Natur.*, 1963, vol. 97, p. 225–234.
- Hungerford D.A., Nowell T.C.* Sex chro-

- mosome polymorphism and normal karyotype in three strains of the laboratory rat. — *J. Morphol.*, 1963, vol. 113, p. 275–286.
- Imai H.T.* Evidence for non-random localization of the centromere on mammalian chromosomes. — *J. Theor. Biol.*, 1975, vol. 49, p. 111–123.
- Jackson L.G., Ellem K.A.O.* The karyotype of the Australian longnosed bandicoot (*Perameles nasuta*). — *Cytogenetics*, 1968, vol. 7, p. 183–188.
- Jalal S.M., Clark R.W., Hs : T.C., Pathak S.* Cytological differentiation of constitutive heterochromatin. — *Chromosoma*, 1974, vol. 48, p. 391–403.
- John T.A., Lewis K.R.* The chromosome complement. — In: *Protoplasmatologia: Handbuch der Protoplasmaforschung*. Wien; New York, 1968. Bd. 6.
- Jorge W., Butler S., Benirschke K.* Studies on a male eland × kudu hybrid. — *J. Reprod. Fert.*, 1975, vol. 46, p. 13–14.
- Jotterand M.* Le polymorphisme chromosomique des *Mus* (*Leggades*) africains. *Cytogenetique, zoogeographie, evolution*. — *Rev. suisse zool.*, 1972, vol. 79, p. 287–359.
- Kanda N., Yosida T.H.* Identification of the facultative heterochromatic X-chromosome in females of 25 rodent species. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1979, vol. 23, p. 12–22.
- Kalela O., Oksala T.* Sex ratio in the wood lemming, *Myopus schisticolor* (Lilljeb.) in nature and captivity. — *Ann. U. v. Turkuensis. Ser. A*, 1966, vol. 2, p. 1–24.
- Kato H., Sagai T., Yosida T.H.* Stable telocentric chromosomes produced by centric fission in chinese hamster cells in vitro. — *Chromosoma*, 1973, vol. 40, p. 183–192.
- Kiblsky P.* Chromosome patterns of 7 species of leaf-nosed bats of Venezuela (*Chiroptera, Phyllostomatidae*). — *Experientia*, 1969, vol. 25, p. 1203–1204.
- Kim H.J., Hsu L.Y.F., Pacius S. et al.* Cytogenetics of fetal wastage. — *New England J. Med.*, 1975, vol. 293, p. 844.
- Kindred B.M.* Abnormal inheritance of the sex-linked Tabby gene. — *Austral. J. Biol. Sci.*, 1961, vol. 14, p. 415–418.
- Kobayashi T., Hayata J.* Revision of the genus *Apodemus* in Hokkaido. — *Annot. zool. jap.*, 1971, vol. 44, p. 236–240.
- Korobitsyna K.V., Nadler C.F., Vorontsov N.N., Hoffman R.S.* Chromosomes of the Siberian snow sheep, *Ovis nivicola* and implication concerning the origin amphiberian wild sheep (subgenus *Pachyceros*). — *Quatern. Res.*, 1974, vol. 4, p. 235–245.
- Koulischer L.* Clonal cellular evolution and speciation in mammals. *Cytogenetics analogies*. — *Boll. zool.*, 1971, vol. 38, p. 811–816.
- Král B.* Karyological analysis of two European species of the genus *Erinaceus*. — *Zool. listy*, 1967, vol. 16, p. 239–252.
- Král B., Belanin A.N., Zima J. et al.* Distribution of *Microtus arvalis* and *M. epiroticus*. — *Acta Sci. Nat. Brno*, 1980, vol. 14, N 9, p. 1–31.
- Král B., L'apunova E.A.* Karyotypes of 46-chromosome *Microtus arvalis* (*Microtus, Rodentia*). — *Zool. listy*, 1975, vol. 24, p. 1–11.
- Král B., Radjabli S.I.* Banding patterns and Robertsonian fusion in the Western Siberian population of *Sorex araneus* (*Insectivora, Soricidae*). — *Zool. listy*, 1974, vol. 23, p. 217–227.
- Král B., Radjabli S.I.* Karyotypes and G-banding of Western Siberian shrews *Sorex arcticus* and *S. araneus* (*Soricidae, Insectivora*). — *Zool. listy*, 1976, vol. 25, p. 289–302.
- Kurnit D.M.* Satellite DNA and heterochromatine variance in the case for unique mitotic crossing over. — *Humangenetic*, 1979, vol. 47, p. 169–186.
- Lau Y.-F., Hsu T.C.* Variable modes of Robertsonian fusions. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1977, vol. 19, p. 231–235.
- Lau Y.-F., Pfeiffer R.A., Arrighi F.E., Hsu T.S.* Combination of silver and fluorescent staining for metaphase chromosomes. — *Amer. J. Hum. Genet.*, 1978, vol. 30, p. 76–79.
- Lay D.M., Nadler C.F.* Hybridization in the rodent genus *Meriones*. 1. Breeding and cytological analyses of *Meriones shawi* (♀) × *Meriones libycus* (♂) hybrids. — *Cytogenetics*, 1969, vol. 8, p. 35–50.
- Lee M.R., Elder F.F.B.* Yeast stimulation of bone marrow mitosis for cytogenetic investigations. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1980, vol. 26, p. 36–40.
- Lejeune J., Dutrillaux B., Rethore M.O., Priour M.* Comparison de la structure fine chromatides d'*Homo sapiens* et d'*Pan troglodites*. — *Chromosoma*, 1973, vol. 43, p. 423–444.
- Leonard A., Deknudt C.* Etude cytologique

- d'une translocation chromosome Y-autosome chez la souris. — *Experientia*, 1969, vol. 25, p. 876–877.
- Levan A., Fredga K., Sanderson A.A.* Nomenclature for centromeric position on chromosomes. — *Hereditas*, 1964, vol. 60, p. 269–271.
- Lin C.C., Johnston D.H., Ramsden R.O.* Polymorphism and quinacrine fluorescence karyotypes of red foxes (*Vulpes vulpes*). — *Canad. J. Genet. Cytol.*, 1972, vol. 14, p. 573–580.
- Löber G., Kleinwächter V., Koudelka J.* Staining of chromosomes with basic dyes. — *Stud. biophys.*, 1976, vol. 55, p. 49–56.
- Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., Korobitsyna K.V. et al.* A Robertsonian fan in *Ellobius talpinus*. — *Genetics*, 1980, vol. 52/53, p. 239–247.
- Lyon M.* Gene action in the X-chromosome of the mouse. — *Nature*, 1961, vol. 190, p. 372.
- Lyon M.* Sex chromatin and gene action in the X-chromosome of mammals. — In: *The sex chromatin*/Ed. Moore. Philadelphia; London, 1966.
- Lyon M.F.* A true hermaphrodite mouse presumes to be on XO/XY mosaic. — *Cytogenetics*, 1969, vol. 8, p. 326–331.
- Lyon M.F., Meredith R.* Autosomal translocation causing male sterility and viable aneuploidy in the mouse. — *Cytogenetics*, 1966, vol. 5, p. 335–354.
- Mandahl N.* Localization of nucleolar organizing regions in European hedgehogs (Insectivora, Mammalia). — *Hereditas*, 1979, vol. 91, p. 149–161.
- Mandahl N.* Variation in C-stained chromosome regions in European hedgehogs (Insectivora, Mammalia). — *Hereditas*, 1978, vol. 89, p. 107–128.
- Mandahl N., Fredga K.* Q-, G- and C-band patterns of the mink chromosomes. — *Hereditas*, 1975, vol. 81, p. 211–220.
- Markvong A., Marshall J.T., Pathak S., Hsu T.C.* Chromosomes and DNA of *Mus*: the karyotype of *M. fulvidentris* and *M. dunni*. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1975, vol. 14, p. 116–126.
- Martin P.G., Hayman D.L.* A complex sex chromosome system in the hirewolloby *Lagorchestes conspicillatus* Gold. — *Chromosoma*, 1966, vol. 19, p. 159.
- Mascarello J.T., Stock A.D., Pathak S.* Conservatism in the arrangement of genetic material in rodents. — *J. Mammal.*, 1974, vol. 55, p. 695–704.
- Mascarello J.T., Warner J.W.* Chromosome variations in the plain woodrat: a pericentric inversion involving constitutive heterichromatin. — *Experientia*, 1974, vol. 30, p. 90–91.
- Matsui S., Sasaki M.* Differential staining of nucleolus organizers in mammalian chromosomes. — *Nature*, 1973, vol. 246, p. 148–150.
- Matthey R.* Les Chromosomes des Vertébrés. Lausanne, 1949.
- Matthey R.* Un nouveau type de chromosomes sexuels chez un mammifère. — *Ellobius lutescens* Thomas (Rodentia, Microtinae). — *Experientia*, 1954, vol. 10, p. 18.
- Matthey R.* Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dans le genre *Gerbillus* (Rodentia—Muridae—Gerbillinae). — *Experientia*, 1954a, vol. 10, p. 464–465.
- Matthey R.* Un nouveau type de détermination chromosomique du sex chez les mammifères *Ellobius lutescens* Th. et *Microtus (Chilotus) oregoni* Bachm. — *Experientia*, 1958, vol. 14, p. 240–241.
- Matthey R.* Etudes sur les chromosomes d'*Ellobius lutescens* Th. (Mammalia—Muridae—Microtinae). II. Informations complémentaires sur les divisions méiotiques. — *Rev. suisse zool.*, 1964, vol. 71, p. 401–410.
- Matthey R.* Un type nouveau de chromosomes sexuels multiples chez une souris africaine de groupe *Mus* (*Leggada*) *minutoides* (Mammalia—Rodentia). — *Chromosoma*, 1965, vol. 16, p. 351–364.
- Matthey R.* Le problème de la détermination du sex chez *Acomys selousi* de Winton — cytogenétique du genre *Acomys* (Rodentia, Muridae). — *Rev. suisse zool.*, 1965a, vol. 72, p. 119–144.
- Matthey R.* Le polymorphisme chromosomique de *Mus* africains du sous-genre *Leggada*. Revision générale portant sur l'analyse de 213 individus. — *Rev. suisse zool.*, 1966, vol. 73, p. 585–607.
- Matthey R.* Nouvelles contributions à la cytogénétique des *Mus* africains du sous-genre *Leggada*. — *Experientia*, 1966a, vol. 22, p. 400.
- Matthey R.* Cytogénétique des *Leggada*: (1) La formule chromosomique de *Mus* (*Leggada*) *bufo* Th., (2) Nouvelles données sur la délétion portant sur le bras court d'un X chez *Mus* (*Leggada*) *triton*

- Th. — *Experientia*, 1967, vol. 23, p. 133–134.
- Matthey R.* Cytogénétique et taxonomie du genre *Acomys*. *A. pericivali* Doll. et *A. wilsoni* Th., especes d'Abyssinie. — *Mammalia*, 1968, vol. 32, p. 621–627.
- Matthey R.* Chromosomes de Gerbillinae genres *Tatera* et *Taterillus*. — *Mammalia*, 1969, vol. 33, p. 522–528.
- Matthey R.* L' "Eventail robertsonien" chez les *Mus* (*Leggada*) africains du groupe minutoïdes — musculoïdes. — *Rev. suisse zool.*, 1970, vol. 77, p. 625–629.
- Matthey R.* *Leggadas* (*Mus* sp.) de Moundou (Tchad) observation d'un caryotype aberrant chez une femelle. — *Genetica*, 1973, vol. 44, p. 71–79.
- Matthey R.* The chromosome formulae of eutherian mammals. — In: *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*/Ed. A.B. Chiarelli, E. Capanna. L.; N.Y.: Acad. press, 1973a, p. 532–616.
- Matthey R., Meylan A.* Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (*Mammalia*, *Insectivora*). — *Rev. suisse zool.*, 1961, vol. 68, p. 223–227.
- Maza L.M., Sawyer J.R.* The G- and Q-banding pattern of *Ellobius lutescens*. A unique case of sex determination in mammals. — *Canad. J. Genet. Cytol.*, 1976, vol. 18, p. 497–523.
- McClure H.M., Belden K.H., Piper W.A., Jacobson C.B.* Autosomal trisomy in a chimpanzee: resemblance to Down's syndrome. — *Science*, 1969, vol. 165, p. 1010–1012.
- McFee A.F., Banner M.W., Rary J.M.* Variation in chromosome number among European wild pigs. — *Cytogenetics*, 1966, vol. 5, p. 75–81.
- McFeely R.A.* Aneuploidy, polyploidy and structural rearrangement of chromosomes in mammals other than man. — In: *Comparative mammalian cytogenetics*/Ed. K. Benirschke. N.Y., 1969, p. 334–444.
- McKenzie W.H., Lubs H.A.* Human Q- and C-chromosomal variations: distribution and incidence. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1975, vol. 14, p. 97.
- McLaren A.* New evidence of unbalanced sex-chromosome constitutions in the mouse. — *Genet. Res.*, 1960, vol. 1, p. 253–261.
- Mejer M.N., Moroz J.M., Orlov V.N., Scholl E.D.* Zwillingsarten des Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). — *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 1973, Bd. 49, S. 387–402.
- Melander Y.* The mitotic chromosomes of some cavicorn mammals (*Bos taurus* L., *Bison bonasus* L., *Ovis aries* L.). — *Hereditas*, 1959, vol. 45, p. 649–664.
- Mendes A.A., Harcourt A.R., Sellar M.J.* Trisomy of the T6 translocation chromosome in the mouse. — *Experientia*, 1971, vol. 27, p. 1493–1494.
- Meredith R.* A simple method for preparing meiotic chromosomes from mammalian testis. — *Chromosoma*, 1969, vol. 26, p. 254–258.
- Meylan A.* Formules chromosomiques de quelques petits mammifères nord-américains. — *Rev. suisse zool.*, 1968, vol. 75, p. 691–696.
- Meylan A.* Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (*Mammalia*, *Insectivora*). — *Rev. suisse zool.*, 1964, vol. 71, p. 903–983.
- Meylan A.* Répartition géographique des races chromosomiques de *Sorex araneus* L. en Europe (*Mammalia*, *Insectivora*). — *Rev. suisse zool.*, 1965, vol. 72, p. 636–646.
- Meylan A., Hausser J.* Les chromosomes des *Sorex* du groupe *araneus-arcticus*. — *Ztschr. Säugetierk.*, 1973, Bd. 38, S. 143–158.
- Miller D.A.* Evolution of primate chromosomes: Man's closest relative may be the Gorilla, not the Chimpanzee. — *Science*, 1977, vol. 198, p. 1116–1124.
- Miller D.A., Allderdice P.W., Miller O.J.* Quinacrine fluorescence patterns of human D group chromosomes. — *Nature*, 1971, vol. 232, p. 24–27.
- Mittal O.P., Kaul B.* Chromosome behaviour with special reference to sex mechanism in *Herpestes auropunctatus* (Hodgson). — *Cytologia*, 1975, vol. 40, p. 221–225.
- Moore W.* A biometric analysis of the chromosomes in the marsupialia — *Macropus major*, *M. rufus* and *Potorous tridactylus*. — *Cytogenetics*, 1965, vol. 5, p. 145–156.
- Moore W., Lambert P.D.* The chromosomes of the beagle dog. — *J. Hered.*, 1963, vol. 54, p. 273–276.
- Moorhead P., Nowell P., Mellman W. et al.* Chromosome preparations of leucocytes cultured from human peripheral blood. — *Exp. Cell Res.*, 1960, vol. 20, p. 613–616.
- Mori M., Sasaki M., Takagi N.* Chromosomal banding patterns in three species of rats. — *Japan. J. Genet.*, 1973, vol. 48, p. 381–383.
- Morris T.* The XO and OY chromosome

- constitutions in the mouse. — *Genet. Res.*, 1968, vol. 12, p. 125–137.
- Mukherjee A.B., Nitowsky H.M.* Fluorescence of constitutive heterochromatin of *Microtus agrestis*. — *Exp. Cell Res.*, 1972, vol. 73, p. 248–252.
- Muller H.J.* The remaking of chromosomes. — *Collect. Net.*, 1938, vol. 8, p. 182–195.
- Müller H., Klinger H.P., Glasser M.* Chromosome polymorphism in a human newborn population. II. Potentials of polymorphic chromosome variants for characterizing the idiogram of an individual. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1975, vol. 15, p. 239–255.
- Muramoto J.S., Mukino S., Tshirawa T., Kanagawa K.* On the chromosomes of the wild boar and the boar-pig hybrids. — *Proc. Japan. Acad. Sci.*, 1965, vol. 41, p. 236–239.
- Murray J.D., Kitchin R.M.* Chromosomal variation and heterochromatin polymorphism in *Peromyscus maniculatus*. — *Experientia*, 1976, vol. 32, p. 307–309.
- Murray J.D., McKay G.M.* Y-chromosome mosaicism in pouch young of the marsupial, greater glider (*Marsupialia*, *Petauridae*). — *Chromosoma*, 1979, vol. 72, p. 329–334.
- Nadler C.F.* Chromosomes of the Dall sheep, *Ovis dalli* (Nelson). — *J. Mammal.*, 1971, vol. 52, p. 461–462.
- Nadler C.F., Hoffman R.S., Pizzimenti J.J.* Chromosomes and serum proteins of prairie dogs and a model of *Cynomys* evolution. — *J. Mammal.*, 1971, vol. 52, p. 545–555.
- Nadler C.F., Hoffman R.S., Wolf A.* G-band patterns as a chromosomal markers and the interpretation of chromosome evolution in wild sheep (*Ovis*). — *Experientia*, 1973, vol. 29, p. 117–119.
- Nadler C.F., Lay D.M., Hassinger J.D.* Cytogenetic analyses of wild sheep populations in Northern Iran. — *Cytogenetics*, 1971, vol. 10, p. 137–152.
- Nadler C.F., Lyapounova E.A., Hoffmann R.S., Vorontsov N.N., Malygina N.A.* Chromosomal evolution in holarctic ground squirrels (*Spermophilus*). I. Giemsa-band homologies in *Spermophilus columbianus* and *S. undulatus*. — *Ztschr. Säugetierk.*, 1975, Bd. 40, S. 1–7.
- Nadler C.F., Sutton D.A.* Chromosomes of some squirrels (*Mammalia-Sciuridae*) from the genera *Sciurus* and *Glaucomys*. — *Experientia*, 1967, vol. 23, p. 249.
- Natarajan A.T., Klačsterská I.* Heterochromatin and sister chromatid exchanges in the chromosomes of *Microtus agrestis*. — *Hereditas*, 1975, vol. 79, p. 150–154.
- Nei M., Roychoudhury A.K.* Gene differences between Caucasian, Negro and Japanese populations. — *Science*, 1972, vol. 177, p. 434–436.
- Nes N.* Diploid-triploid chimerism in a true hermaphrodite mink (*Mustela vison*). — *Hereditas*, 1966, vol. 56, p. 159.
- Nesbitt M.N.* Evolutionary relationships between rat and mouse chromosomes. — *Chromosoma*, 1974, vol. 46, p. 217.
- Nielsen K., Macrus M., Gropp A.* Localization of NORs in chromosomes of mouse cell lines by a combined 33258-Hoechst and Ag-staining technique. — *Hereditas*, 1979, vol. 90, p. 31–37.
- Norby D.E., Hegreberg G.A., Thuline H.G., Tindley D.* An XO cat. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1974, vol. 13, p. 448–458.
- Ohno S.* A phylogenetic view of the X chromosome in man. — *Ann. genet.*, 1965, vol. 8, p. 3–8.
- Ohno S.* Sex chromosomes and sex linked genes. B. etc., 1967.
- Ohno S.* Evolution of sex chromosomes in mammals. — *Ann. Rev. Genet.*, 1969, vol. 3, p. 495–524.
- Ohno S., Beçak W., Beçak M.Z.* X-autosome ratio and the behavior pattern of individual X-chromosomes in placental mammals. — *Chromosoma*, 1964, vol. 15, p. 14.
- Ohno S., Cattanach B.M.* Cytological study of an X-autosome translocation in *Mus musculus*. — *Cytogenetics*, 1962, vol. 1, p. 129–140.
- Ohno S., Jainchill J., Stenius C.* The creeping vole (*Microtus oregoni*) as a gonosomic mosaic. I. The OY/XY constitution in the male. — *Cytogenetics*, 1963, vol. 2, p. 232.
- Ohno S., Lyon M.F.* Cytological study of Searles X-autosome translocation in *Mus musculus*. — *Chromosoma*, 1965, vol. 16, p. 90–100.
- Ohno S., Stenius C., Christian L.* The XO as the normal female of the creeping vole (*Microtus oregoni*). — *Chromosomes today*, 1964a, vol. 1, p. 182–187.
- Okada T.A., Comings D.E.* Mechanism of chromosome banding. III. Similarity between G-bands of mitotic chromosomes and chromomeres of meiotic chromosomes. — *Chromosoma*, 1974, vol. 48, p. 65–71.

- Olert J., Schmid M.* Comparative analysis of karyotypes in European shrew species. I. The sibling species *Sorex araneus* and *S. gemellus*: Q-bands, G-bands and position of NORs. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1978, vol. 20, p. 308–322.
- Orlov V.N., Yatsenko V.N.* Phylogenetic relationships in the subfamily Microtinae. — In: Third Intern. Theriol. Congr. Helsinki. Abstracts of papers. Helsinki, 1982, p. 180.
- Ott J.* Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen *Sorex gemellus* sp.n. und *S. araneus* Linnaeus 1758 in der Schweiz (Mammalia, Insectivora). — *Rev. suisse zool.*, 1968, vol. 75, p. 53–75.
- Painter T.S.* A comparative study of the chromosomes of mammals. — *Amer. Natur.*, 1925, vol. 59.
- Pardue M.L., Gall J.G.* Chromosomal localisation of mouse satellite DNA. — *Science*, 1970, vol. 170, p. 1356–1358.
- Paris Conference (1971): Standardization in human cytogenetics. — *Cytogenetics*, 1972, vol. 11, p. 317–326.
- Pathak S.* A new type of intraspecific chromosome polymorphism in *Rattus rattus bruceusculus* (Hodg.), collected from Nepal. — *Mammal. Crom. Newsl.*, 1971, vol. 12, p. 92–93.
- Pathak S., Hsu T.C.* Silver-stained structures in mammalian meiotic prophase. — *Chromosoma*, 1979, vol. 70, p. 195–203.
- Pathak S., Hsu T.C., Arrighi F.E.* Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). IV. The role of heterochromatin in karyotypic evolution. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1973, vol. 12, p. 315–326.
- Pathak S., Lau Y.-F., Drwinga H.L.* Observations on the synaptonemal complex in American hamster spermatocytes by light microscopy. — *Chromosoma*, 1979, vol. 73, p. 53–60.
- Pathak S., Kieffer N.M.* Sterility in hybrid cattle. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1979, vol. 24, p. 42–52.
- Pathak S., Stock A.D.* The X-chromosomes of mammals: karyological homology as revealed by banding techniques. — *Genetics*, 1974, vol. 78, p. 703–714.
- Patton J.L.* A complex system of chromosomal variation in the pocket mouse, *Perognathus baileyi* Merriam. — *Chromosoma*, 1972, vol. 36, p. 241–255.
- Patton J.L.* B-chromosome system in the pocket mouse, *Perognathus baileyi*: meiosis and C-band studies. — *Chromosoma*, 1977, vol. 60, p. 1–14.
- Patton J.L., Gardner A.L.* Parallel evolution of multiple sex-chromosome system in phyllostomatid bats, *Carollia* and *Choronyctus*. — *Experientia*, 1971, vol. 27, p. 105–106.
- Pearson P.* The uniqueness of the human karyotype. — In: Nobel Symp. Stockholm etc., 1973, vol. 23, p. 145–151.
- Pierre R.V., Hoagland H.C.* Age-associated aneuploidy: loss of Y chromosome from human bone marrow cells with ageing. — *Cancer*, 1972, vol. 30, p. 889–894.
- Piko L., Bomsel-Helmreich O.* Triploid rat embryos and other chromosomal deviants after colchicine treatment and polyspermy. — *Nature*, 1960, vol. 186, p. 737–739.
- Prakash K.L.S., Aswathanarayana N.V.* Chromosome complexity in the Indian long-tailed tree mouse. — *J. Hered.*, 1976, vol. 67, p. 249–250.
- Pretel M.A., Guardia G.R.D.* Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in *Rattus rattus* ssp. *frugivorus* (Rafinesque, 1814) (Rodentia, Muridae). — *Experientia*, 1978, vol. 34, p. 325–328.
- Pyle R.L., Patterson D.F., Hare W.C.D. et al.* XXY sex chromosome constitution in a Himalayan cat with tortoise-shell points. — *J. Hered.*, 1971, vol. 62, p. 220–222.
- Raman R., Sharma T.* Unique multiple sex chromosome of the tree mouse *Vandeleuria o. oleracea*: identification of  $X_1$  and  $X_2$ . — *Heredity*, 1976, vol. 37, p. 435–439.
- Rao S.R.V., Seshardi C., Shah V.C.* Studies on rodent chromosomes. Part IV. Chromosomes of *Meltdad*, *Millardia meltdada* (Gray) and an account of an aberrant karyotype in a male. — *Curr. sci. (India)*, 1968, vol. 37, p. 308–309.
- Rao S.R.V., Shan V.C., Seshardi C.* Studies on rodent chromosomes. II. Autoradiographic study of the sex chromosomes of the Indian gerbil, *Tatera indica cuverii* (Waterhouse) and its bearing on the Lyon hypothesis. — *Chromosoma*, 1968, vol. 23, p. 309–316.
- Rausch R.L.* The specific status of the harrow-skulled voles (subgenus *Stenocranius* Kastchenko) in North America. — *Ztschr. Säugetierk.*, 1964, Bd. 29, S. 345–358.
- Rausch R.L.* A review of the distribution of holarctic recent mammals. — In: *Pacific Basin Biogeography*/Ed. by I.L. Gressitt. Honolulu: Bishop Mus. Press, 1963, p. 29–43.



- Rausch R.L., Rausch V.R.* On the biology and systematic position of *Microtus abbreviatus* Miller, a vole endemic to the St. Matthew Island, Bering Sea. — *Ztschr. Säugetierk.*, 1968, Bd. 33, S. 65–99.
- Rausch R.L., Rausch V.R.* Observations on chromosomes of *Dicrostonyx torquatus stevensoni* Nelson and chromosomal diversity in varying lemmings. — *Ztschr. Säugetierk.*, 1972, Bd. 37, s. 372–384.
- Ray-Chaudhuri S.P., Ranjini P.V., Sharma T.* Karyological studies of 16 species of Indian mammals. — *Mammal. Chrom. Newslett.*, 1968, vol. 9, p. 82–84.
- Reig O., Kiblicky P.* Chromosome multiformity in the genus *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae) from Argentina. — *Experientia*, 1968, vol. 24, p. 274–275.
- Reig O.A., Kiblicky P., Löblich J.S.* Isomorphic sex chromosomes on two Venezuelan populations of the spiny rat, genus *Proechinus* (Rodentia, Caviomorpha). — *Experientia*, 1970, vol. 26, p. 201–207.
- Robertson W.R.B.* Chromosome studies. I. Taxonomic relationships shown in the chromosomes of Tettigidae and Acrididae. — *J. Morphol.*, 1916, vol. 27, p. 179–331.
- Robinson J.A., Buckton K.E.* Quinacrine fluorescence of variant and abnormal human Y-chromosomes. — *Chromosoma*, 1971, vol. 35, p. 342–352.
- Robinson J.W., Hoffman R.S.* Geographical and interspecific cranial variation in big-eared ground squirrels (Spermophilus): a multivariate study. — *Syst. Zool.*, 1975, vol. 24, p. 72–88.
- Robinson T.J.* Comparative chromosome studies in the family Leporidae. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1980, vol. 28, p. 64–70.
- Robinson T.J., Elder F.F.B., Lopez-Forment W.* Banding studies in the volcano rabbit, and Crawahay's hare. Evidence of the leporid ancestral karyotype. — *Canad. J. Genet. and Cytol.*, 1981, vol. 23, p. 469–474.
- Roderick T.H.* Producing and detecting paracentric chromosomal inversions in mice. — *Mutat. Res.*, 1971, vol. 11, p. 59–69.
- Roderick T.H., Hawes N.L.* Two radiation-induced chromosomal inversions in mice (*Mus musculus*). — *Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1970, vol. 67, p. 961–967.
- Ronne M., Boye H.A., Sandermann J.* A mounting medium for banded chromosomes. — *Hereditas*, 1977, vol. 86, p. 155–158.
- Rothfels K., Siminovitch L.* Air drying technique for flattening chromosomes in mammalian cells grown in vitro. — *Stain. Technol.*, 1958, vol. 33, p. 73.
- Russell L.B.* Chromosome aberrations in experimental mammals. — *Progr. in Medical Genetics*, 1962, vol. 2, p. 230–294.
- Russell L.B., Bangham J.W.* Variegated type position effects in the mouse. — *Genetics*, 1959, vol. 44, p. 532.
- Russell L.B., Chu E.Y.* An XXY male in the mouse. — *Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1961, vol. 47, p. 571.
- Russell L.B., Montgomery C.S.* Comparative studies on X-autosome translocations in the mouse. I. Origin, viability, fertility and weight of five T(X;1)S. — *Genetics*, 1969, vol. 63, p. 103–120.
- Russell L.B., Montgomery C.S.* Comparative studies on X-autosomal loci, segregation and mapping of autosomal breakpoints in five T(X;1)S. — *Genetics*, 1970, vol. 64, p. 281–312.
- Ryder O.A., Epel N.C., Benirschke K.* Chromosome banding studies of the Equidae. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1978, vol. 20, p. 323–350.
- Sachs L.* Simple methods for mammalian chromosomes. — *Stain Technol.*, 1953, vol. 28, p. 169.
- Sasaki M., Oshimura M., Takahashi E., Kondo N.* A comparative banding analysis of chromosomes in three species of lemurs (Primates, Lemuridae). — *Genetica*, 1975, vol. 45, p. 253–261.
- Sasaki M., Shimba H., Itoh M. et al.* A preliminary note on the chromosome polymorphism in the fox. — *Proc. Jap. Acad.*, 1968, vol. 44, p. 847–851.
- Satya P.K.L., Aswathanarayana N.V.* Endophenotype of Mysore (South India) population of the black rat (*Rattus rattus* L.). — *Experientia*, 1972, vol. 28, p. 1504–1505.
- Satya P.K.L., Aswathanarayana N.V.* Chromosome complexity in the Indian long-tailed tree mouse. — *J. Hered.*, 1976, vol. 67, p. 249–250.
- Saunders G.F., Hsu T.C., Getz M.J. et al.* Locations of a human satellite DNA in human chromosomes. — *Nature*, 1972, vol. 236, p. 244.
- Schmid W.* Heterochromatin in mammals. — *Arch. Julius Klaus-Stift*, 1967, vol. 42, p. 1–60.
- Schmid W.* The karyotype of *Microtus montanus*. — *Mammal. Chrom. Newslett.*, 1967a, vol. 8, p. 15.
- Schmid W., Smith D.W., Theiler K.* Chro-

- matin Muster in verschiedenen Zelltypen und Lokalisation von Heterochromatin auf Metaphasenchromosomen bei *Microtus agrestis*, *Mesocricetus auratus*, *Cavia cobaya* und beim Menschen. — Arch. Julius Klaus-Stift, 1965, vol. 40, p. 35–49.
- Schmitt J., Ulbrich B.* Die Chromosomen verschiedener Caprini. — Ztschr. Säugtierk., 1968, Bd. 33, S. 180–186.
- Schnedl W.* Giemsa banding, quinacrine fluorescence and DNA replication in chromosomes of cattle (*Bos taurus*). — Chromosoma, 1972, vol. 38, p. 319–328.
- Schnedl W.* Lokalisation von repetitiver DNA in Chromosomen. — Anat. Anz., 1973, N 134, Erg.-H., p. 473–475.
- Schnedl W., Czaker R.* Centrometric heterochromatin and comparison of G-banding in cattle, goat and sheep chromosomes (Bovidae). — Cytogenet. and Cell Genet., 1974, vol. 13, p. 246–255.
- Seabright M.* A rapid banding technique for human chromosomes. — Lancet, 1971, vol. 11, p. 971–972.
- Searle A.G.* Is sex-linked Tabby really recessive in the mouse? — J. Hered., 1962, vol. 17, p. 297.
- Seth P.K., Gropp A.* Study of constitutive heterochromatin with a new and simplified fluorescence staining technique. — Genetica, 1973, vol. 44, p. 485–495.
- Sharma T.* Germ-cell chromosomes and their behaviour during meiosis in a male Indian muntjac, *Muntiacus muntjak*. — Cytogenetics, 1972, vol. 11, p. 1–6.
- Sharma T., Garg G.S.* Constitutive heterochromatin and karyotype variation in Indian pygmy mouse, *Mus dunni*. — Genet. Res., 1975, vol. 25, p. 189–191.
- Sharma T., Raman R.* Odd diploid number in both sexes and a unique multiple sex-chromosome system of a rodent, *Vandeleuria o. oleracea* (Bennett). — Cytogenetics, 1972, vol. 11, p. 247–258.
- Scharman G.B.* Chromosomes of the common shrew. — Nature, 1956, vol. 177, p. 941–942.
- Sharma G.B., Baker H.N.* Multiple sex chromosomes in the marsupial Potorous. — Heredity, 1952, vol. 6, p. 345.
- Shaver E.L., Carr D.H.* Chromosome abnormalities in rabbit blastocysts following delayed fertilization. — J. Reprod. and Fert., 1967, vol. 14, p. 415.
- Shaw W., Krooth R.S.* The chromosomes of the Tasmanian rat-kangaroo (*Potorous tridactylis apicalis*). — Cytogenetics, 1964, vol. 3, N 1, p. 19–33.
- Shellhammer H.C.* Supernumerary chromosomes of the harvest mouse, *Reithrodontomys megalotis*. — Chromosoma, 1969, vol. 27, p. 102–108.
- Shi L., Ye Y., Xingsheng D.* Comparative cytogenetic studies of the red muntjac, chinese muntjac, and their  $F_1$  hybrids. — Cytogenet. and Cell Genet., 1980, vol. 26, p. 22–27.
- Shive R.J., Hare W.C.D., Patterson D.F.* Chromosome studies in dogs with congenital cardiac defects. — Cytogenetics, 1965, vol. 4, p. 340.
- Short R.V., Chandley A.C., Jones R.C., Allen W.R.* Meiosis in interspecific equine hybrids. II. The przewaleki horse/domestic horse hybrid (*Equus przewalskii* × *E. caballus*). — Cytogenet. and Cell Genet., 1974, vol. 13, p. 465–478.
- Sokal R.R., Mitchener C.D.* A statistical method for evaluating systematic relationships. — Univ. Kansas Sci. Bull., 1958, vol. 38, p. 1409–1438.
- Southern D.S.* Stable telocentric chromosomes produced following centric misdivision in *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.). — Chromosoma, 1969, vol. 26, p. 140–147.
- Sparkes R.S., Arakaki D.T.* Intarsubspecific and intersubspecific chromosomal polymorphism in *Peromyscus maniculatus* (deer mouse). — Cytogenetics, 1966, vol. 5, p. 227–282.
- Stock A.D.* Chromosome banding pattern homology and its phylogenetic implications in the genera *Carollia* and *Choeoniscus*. — Cytogenet. and Cell Genet., 1975, vol. 14, p. 34–41.
- Stock A.D.* Chromosomes banding pattern relationships of hares, rabbits and pikas (order Lagomorpha). A philetic interpretation. — Cytogenet. and Cell Genet., 1976, vol. 17, p. 78–88.
- Stock A.D., Burnham D.B., Hsu T.C.* Giemsa banding of meiotic chromosomes with description of a procedure for cytological preparations from solid tissue. — Cytogenetics, 1972, vol. 11, p. 534–539.
- Stock A.D., Hsu T.C.* Evolutionary conservatism an arrangement of genetic material. — Chromosoma, 1973, vol. 43, p. 211–224.
- Sumner A.T.* A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. — Exp. Cell. Res., 1972, vol. 75, p. 304–306.

- Tamboise E., Tamboise A.* Trisomie autosomiale chez le rat. — Bull. assoc. anat., 1966, vol. 133, p. 846–854.
- Tantravahi R., Miller D.A., Miller O.J.* Agstaining of nucleolus organizer regions of chromosomes after Q-, C-, G-, or R-banding procedures. — Cytogenet. and Cell Genet., 1977, vol. 18, p. 364–369.
- Taylor K.M., Hungerford D.A., Snyder R.L.* Artiodactyl mammals: their chromosome cytology in relation to patterns of evolution. — In: Comparative mammalian cytogenetics/Ed. K. Benirschke. N.Y., 1969, p. 346–356.
- Taylor K.M., Hungerford D.A., Snyder R.L., Ulmer F.A.* Uniformity of karyotypes in the Camelidae. — Cytogenetics, 1968, vol. 7, p. 8–15.
- Therman E., Sarto G.E., Patan K.* Apparently isodicentric but functionally monocentric X-chromosomes in man. — Amer. J. Hum. Genet., 1974, vol. 26, p. 83–92.
- Tikhonov V.N., Troshina A.I.* Chromosome translocation in the karyotypes of wild boars *Sus scrofa* L. of the European and the Asian areas of USSR. — Theor. and Appl. Genet., 1975, vol. 45, p. 304–308.
- Tjio J.H., Levan A.* Chromosome analysis of three hyperdiploid ascites tumours of the mouse. — Kgl. fysiogr. sällskap. handl., 1954, Bd 65, s. 1–38.
- Todd N.B.* Karyotypic fissioning and canid phylogeny. — J. Theor. Biol., 1970, vol. 26, p. 445–480.
- Todd N.B., Prossman S.R.* The karyotype of the lesser Indian mongoose (*Herpestes javanicus* Geoffr.), the mink (*Suricata suricatta* Desm.) and comments on the taxonomy and karyology of the Viverridae. — Mammal. Chrom. Newslett., 1966, vol. 21, p. 154–155.
- Toll G.L., Halnan C.R.E.* Giemsa banding pattern of the Australian swamp buffalo (*Bubalus bubalis*): chromosome homology with other Bovidae. — Canad. J. Genet. and Cytol., 1976, vol. 18, p. 303–310.
- Vorontsov N.N.* The evolution of the sex chromosomes. — In: Cytotaxonomy and Vertebrate evolution/Ed. A.B. Chiarelli, E. Capanna. L.; N.Y.: Acad. press, 1973, p. 619–657.
- Wahrman J., Gourevitz P.* Extreme chromosome variability in colonizing rodent. — Chromosomes today, 1973, vol. 4, p. 399–424.
- Wahrman J., Zahavi A.* Cytological contribution to the phylogeny and classification of the rodent genus *Gerbillus*. — Nature, 1955, vol. 175, p. 600–602.
- Wallace C., Fairall N.* Chromosome polymorphism in the Impala (*Aepyceros melampus melampus*). — South. Afr. J. Sci., 1967, vol. 63, p. 482–486.
- Wallace C., Fairall N.* Translocation between an autosome and the Y-chromosome in a large mammal. — Mammal. Chrom. Newslett., 1969, vol. 10, p. 11–12.
- Walton S.M.* Sex chromosome mosaicism in pouch young of marsupials *Perameles* and *Isodon*. — Cytogenetics, 1971, vol. 10, p. 115–120.
- Warburton D., Firschein I.L., Miller D.A., Warburton F.E.* Karyotype of the chimpanzee *Pan troglodites*, based on measurements and banding pattern comparison to the human karyotype. — Cytogenet. and Cell Genet., 1973, vol. 12, p. 453–461.
- Ward E.J., Lin C.C., Johnston D.H.* Meiotic study on supernumerary microchromosomes of red fox (*Vulpes vulpes*). — Canad. J. Genet. and Cytol., 1973, vol. 15, p. 825–830.
- Warner J.W.* Chromosomal variation in the plains woodrat: male meiosis and breeding studies. — J. Mammal., 1976, vol. 57, p. 10–18.
- Weiss G., Weick R., Knobil E. et al.* An XO anomaly and ovarian dysgenesis in a rhesus monkey. — Folia primatol., 1973, vol. 19, p. 24–27.
- White M.J.D.* Animal cytology and evolution. L., 1954. 454 p.
- White M.J.D.* Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals. — Surv. Biol. Progr., 1957, vol. 3, p. 109–147.
- White M.J.D.* An interpretation of the unique sex-chromosome mechanism of the rodent *Ellobius lutescens* Thom. — Proc. Zool. Soc. Calcutta, 1957a, Mookherjee Mem. Vol., p. 113–114.
- Williams D., Hagen A., Runyan J., Lafferty D.* A method for the differentiation of male meiotic chromosome stages. — J. Hered., 1971, vol. 62, p. 17–22.
- Wilson A., Bush G.L., Case S.M., King M.C.* Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. — Proc. Nat. Acad. Sci., US, 1975, vol. 72, p. 5061–5065.
- Wolf M., Schemp P.W., Vogel W.* *Ellobius lutescens* Th. (Rodentia, Microtinae): Q-R and replication banding patterns. — Cytogenet. and Cell Genet., 1979, vol. 23, p. 117–123.

- Wurster D.H. Sex-chromosome translocation and karyotypes in bovid tribes. — *Cytogenetics*, 1972, vol. 11, p. 197–207.
- Wurster D.H., Benirschke K. Chromosome studies in the superfamily Bovoidea. — *Chromosoma*, 1968, vol. 25, p. 152–171.
- Wurster D.H., Benirschke K. Indian muntjac, *Muntiacus muntjak*: a deer with a low diploid chromosome number. — *Science*, 1970, vol. 168, p. 1364–1366.
- Wurster-Hill D.H., Gray C.W. Giemsa banding patterns in the chromosomes of twelve species of cats (Felidae). — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1973, vol. 12, p. 377–397.
- Yerganian G., Papoyan S. Isomorphic sex chromosomes, autosomal heteromorphism and telomeric associations in the grey hamster of Armenia, *Cricetulus migratorius* Pall. — *Hereditas*, 1965, vol. 52, p. 307–319.
- Yonenaga Y. Chromosomal polymorphism in the rodent *Acodon arviculoides* ssp. ( $2n=14$ ) resulting from two pericentric inversions. — *Cytogenetics*, 1972, vol. 11, p. 488–499.
- Yonenaga-Yassuda Y. New karyotypes and somatic and germ-cell banding in *Acodon arviculoides* (Rodentia, Cricetidae). — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1979, vol. 23, p. 241–249.
- Yong H.S. Presumptive X monosomy in black rats from Malaya. — *Nature*, 1971, vol. 232, p. 484–485.
- Yong H.S., Dhaliwal S.S. Supernumerary (B-) chromosomes in the Malayan house rat, *Rattus rattus diardii* (Rodentia, Muridae). — *Chromosoma*, 1972, vol. 36, p. 256–262.
- Yosida T.H. Karyologic studies on hybrids between Asian, Ceylonese, and Oceanian type black rats, with a note on an XO female occurring in the  $F_2$  generation. — *Cytogenet. and Cell Genet.*, 1977, vol. 19, p. 262–272.
- Yosida T.H. New inversion of the pair N 3 chromosome in a black rat. — *Experientia*, 1977, vol. 33, p. 1022–1024.
- Yosida T.H., Kato H., Tsuchiya K., Moriwaki K. Karyotypes and serum transferrin patterns of hybrids between Asian and Oceanian black rats, *Rattus rattus*. — *Chromosoma*, 1971, vol. 34, p. 40–50.
- Yosida T.H., Moriwaki K., Sagai T. Black rat (*Rattus rattus*) with a single X-chromosome. — *Annu. Rep. Nat. Inst. Genet. Jap.*, 1973(1974), N 24, p. 23–24.
- Yosida T.H., Sagai T. Banding patterns analysis of polymorphic karyotypes in the black rat, a new differential staining technique. — *Chromosoma*, 1972, vol. 37, p. 387–394.
- Yosida T.H., Sagai T. Similarity of Giemsa banding patterns of chromosomes in several species of the genus *Rattus*. — *Chromosoma*, 1973, vol. 41, p. 93–101.
- Yosida T.H., Sagai T. Variation of C-bands in the chromosomes of several subspecies of *Rattus rattus*. — *Chromosoma*, 1975, vol. 50, p. 283–300.
- Yosida T.H., Taya C. Studies on interspecific hybridization in the rodents. — *Japan. J. Genet.*, 1977, vol. 52, p. 289–299.
- Yosida T.H., Tsuchiya K., Moriwaki K. Frequency of chromosome polymorphism in *Rattus rattus* collected in Japan. — *Chromosoma*, 1971a, vol. 33, p. 30–40.
- Yunis J.J., Roldan L., Yasmineh W.G., Lee J.C. Staining of satellite DNA in metaphase chromosomes. — *Nature*, 1971, vol. 231, p. 532–533.
- Zenzes M.T., Voiculescu L. Heterochromatin (C-bands) in somatic and male germ cells in three of Microtinae. — *Genetica*, 1975, vol. 45, p. 263–272.
- Zimmerman E.G., Gothran E.G. Hybridization in the Mexican and 13-lined ground squirrels, *Spermophilus mexicanus* and *S. tridecemlineatus*. — *Experientia*, 1976, vol. 16, p. 704–706.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

### ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И КРАТКИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КАРИОТИПОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Первая отечественная сводка по кариологии млекопитающих в объеме мировой фауны [Воронцов, 1958] включала 269 видов и содержала краткие морфологические характеристики кариотипов (число хромосом в диплоидном наборе и число плеч хромосом). Современные списки хромосомных чисел для кариологически изученных представителей подкласса Eutheria составлены Р. Маттеем [Matthey, 1973, 1976]. Эти списки содержат только число хромосом в диплоидном наборе ( $2n$ ). По такому же принципу составлен обзор кариотипов в книге В.Н. Орлова [1974], но включает уже все современные данные по хромосомным числам однопроходных, сумчатых и плацентарных.

Настоящий список представляет собой своеобразное дополнение к тексту книги. При составлении списка мы старались наиболее полно отразить степень кариологической изученности того или иного вида, а именно — наличие географической изменчивости кариотипа или внутривидового хромосомного полиморфизма. В тех случаях, когда изучена дифференциальная окраска хромосом, указан ее вид (G, C, Q или иная). При работе над списком в основном использовались первоисточники, однако в ряде случаев предпочтение отдавалось последующим методически более совершенным описаниям. Морфологические характеристики хромосомных наборов даны в соответствии с авторскими описаниями или по приведенным в соответствующих работах фотографиям хромосомных наборов.

Порядок расположения в списке отрядов, семейств и родов дан в основном в соответствии с системой, принятой В.Е. Соколовым [Соколов, 1973, 1977, 1979]. Всего к 1982 г. удалось собрать данные о кариотипах 2050 таксонов (видов и подвигов) млекопитающих. Из них 250 изучены методами дифференциальной окраски хромосом.

В тех случаях, когда авторы не приводят данных о числе плеч аутосом, мы производили подсчет этого числа по приведенным в работе кариотипам. Иногда такой подсчет осложнялся присутствием в кариотипе большого числа хромосом с нечеткой морфологией. Тогда в списке число аутосомных плеч дается в круглых скобках.

Условные обозначения:

$2n$  — число хромосом в диплоидном наборе;  $NFa$  — число плеч аутосом. (В том случае, когда неизвестна морфология половых хромосом,  $NF$  обозначает число плеч хромосом самки);  $M$  — метацентрик;  $Sm$  — субметацентрик;  $St$  — субтелоцентрик;  $A$  — акроцентрик;  $d$  — точечная Y-хромосома;  $v$  — варьирует величина половой хромосомы;  $A \rightarrow Sm$  — варьирует морфология половой хромосомы;  $B$  — сверхчисленные (добавочные) хромосомы; \* — мозаицизм.

Вид	2n	№Pa	X	Y	Тип дифференциальной окраски	Литература
1	2	3	4	5	6	7
<u>Monotremata</u>						
<u>Tachyglossidae</u>						
<i>Tachyglossus aculeatus</i>	63♂	(124)	Sm	?		Bick J.A., Jackson W.D., 1967. "Nature", 214: 600-601.
Shaw et Nodder	64♀					
	63♂	(118)	♀:X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>			Murtagh C.E., 1977. "Chromosoma", 65: 37-57.
	64♀		♂:X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y			
<u>Ornithorhynchidae</u>						
<i>Ornithorhynchus anatinus</i>	53♂	(104)	Sm	?		Bick J.A., Jackson W.D., 1967 (cit.).
Shaw et Nodder	54♀					
	52	100	♀:M	Sm		Bick J.A., Sharman G.B., 1975. "Cytobios", 14: 17-28.
			♂:M	St		
<u>Marsupialia</u>						
<u>Didelphidae</u>						
<i>Didelphis azarae</i> Temminck	22	20	A	A		Saez F.A., 1931. "Amer.Natur.", 65:287-288; Perondini A.L.P., Perondini D.R., 1965. "Revta.bras.Biol.", 25: 377-386.

<i>D.albiventris</i> Lund	22	20	A	d	Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 6: 251.
<i>D.marsupialis</i> L.	22	(20)	A(St)	d	Biggers J.D. et al., 1965. "Science", 148: 1602-1603.
<i>D.paraguayensis</i> Oken	22	20	A	A	Descaillaux J. et al., 1980. "Rev.cienc. Univ.nac.mayor San Marcos", 72: 66-70.
<i>D.virginiana</i> Kerr	22	(32)	Sm	A	Sreyer L.C., Paulete-Vanrell J., 1969. "Cytologia", 35: 434-443.
					Shaver E.L., 1962. "Can.J.Genet.Cytol.", 4: 62-68;
					Gardner A.L., 1973. "Spl.publ.Mus.Texas Tech.Univ.", 4: 81.
<i>Lutreolina crassicaudata</i> Desmarest	22	20	M	A	Sinha A.K., Kakati S., 1976. "Can.J.Genet. Cytol.", 18: 195-205.
					Saes F.A., 1938. "Revta.Soc.argent.Biol.", 14: 156-161;
<i>Philander opossum</i> L.	22	20	A	A(d)	Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mamm. Chrom.", 8: 351-352.
<i>Chironectes minimus</i> Zimmerman	22	20	A	A	Biggers J.D. et al., 1965. "Science", 148: 1602 -1603.
<i>Monodelphis dimidiata</i> Wagner	18	(20)	A	A	Yunis E., et al., 1972. "Austral.J.Zool.", 9:38-60.
<i>M.brevicauda</i> Brzleben	18	(30)	A	A	Reig O.A., Bianchi N.O., 1969. "Experientia", 25: 1210-1211.

TAM. жe

1	2	3	4	5	6	7
Marmosa robinsoni Bangs	14	20	M	A		Reig O.A., 1968. "Experientia", 24: 185-187.
M.mexicana Merriam	14	(24)	M	A		Reig O.A., Sonnenschein C., 1970. "Experientia", 26: 199-201.
M.murina L.	14	20	A	A(d)		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mamm. Chrom.", 5: 203.
M.cinerea Temminck	14	-	-	-		Reig O.A., Lobig I., 1970. "Acta cient. Venez.", 21, Suppl. 1, 35.
M.elegans Waterhouse	14	20	M	A		Reig O.A. et al., 1972. "Sonderdr.Z.Säugetier.", 37: 37-42.
M.fuscata Thomas	14	(24)	M	A		Reig O.A., Sonnenschein C., 1970 (cit.).
M.pusilla Desmarest	14	20	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mamm. Chrom.", 9: 407.
M.alstoni Allen	14	20	A	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mamm. Chrom.", 5: 202.
M.mitis Bangs	14	20	M	A	G, Q	Curcuru-Giordano F.M. et al., 1974. "Can. J. Genet. Cytol.", 16: 31-38.
Metachirus nudicaudatus Geoffroy	13	-	-	-		Reig O.A., Lobig I., 1970 (cit.).
Caluromys derbianus Waterhouse	14	(22)	A	d		Biggers J.D., et al., 1965. "Science", 148: 1602-1603.
C.lanatus Illiger	14	20	Sm	d		Yunis E. et al., 1972. "Austral.J.Zool.", 20: 265-269.
C.philander L.	14	-	-	-		Reig O.A., Lobig I., 1970 (cit.).



Dromiciops australis Phil- lipi	14	24	A	-	Spotorno O.A., Fernander D.K., 1971. "Mammal.Chrom.News.", 12: 40-41.
Caenolestidae					
Caenolestes fuliginosus To- mes	14	24	A	d	Hayman D.A. et al., 1971. "Nature", 231: 194-195.
C.obscurus Thomas	14	24	A	d	Tam же
Lestoros inca Thomas	14	24	A	d	" "
Dasyuridae					
Antechinomys spenceri Tho- mas	14	-	-	-	Hayman D.L., Martin P.G., 1969. In: Com- parative Mammalian Cytogenetics (K.Be- nirschke, ed.). New-York: Springer Verlag.
Antechinus stuartii Mac- leay ( ОПИСАН КАК A.flav- ipes Waterhouse)	14	(24)	A	d	Sharman G.B., 1961. "Austral.J.Zool.", 9: 38-60. Sharman G.B., 1973. In: Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution (A.B.Chiarelli, E.Capanna, ed.). London - New-York: Acad.Press.
Dasycerus cristicauda Kreff	14	-	-	-	Martin P.G., Hayman D.L., 1967. "Chromoso- ma"(Berl.), 20: 290-310.
Dasyuroides byrnei Spencer	14	-	-	-	Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).
Dasyurus geoffroyi Gould ( ОПИСАН КАК Dasyurus geoffroyi)	14	24	A	-	Martin P.G., Hayman D.L., 1967 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
<i>D. hallucatus</i> Gould	14	(24)	Sm	d		Sharman G.B., 1961. (cit.).
<i>D. maculatus</i> Kerr	14	(24)	Sm	M		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mamm. Chrom.", 6: 255.
<i>D. viverrinus</i> Shaw	14	(22)	A	d		Drummond F.H., 1938. "Cytologia", 8: 343-352. Martin P.G., Hayman D.L., 1967 (cit.).
<i>Sminthopsis crassicauda</i> Gould	14	24	A	d		TAM XE
<i>S. froggatti</i> Ramsay	14	-	-	-		Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).
<i>S. leucopus</i> Gray	14	-	-	-		Sharman G.B., 1973 (cit.).
<i>S. macroura</i> Gould	14	24	A	d		Sharman G.B., 1961 (cit.).
<i>Sarcophilus harrisi</i> Boitard	14	24	A	d		McIntosh A.J., Sharman G.B., 1953. "J. Morphol.", 93: 509-552; Martin P.G., Hayman D.L., 1967. (cit.).
<b>Myrmecobiidae</b>						
<i>Myrmecobius fasciatus</i> Waterhouse	14	(22)	A	d		Sharman G.B., 1961 (cit.).
<b>Notoryctidae</b>						
<i>Notoryctes typhlops</i> Stirling	20	36	Sm	A		Calaby J.H. et al., 1974. "Austral. J. Biol. Sci.", 27: 529-532.
<b>Peramelidae</b>						
<i>Echymipera kalabu</i> Fischer	14+1- -5B*	24+B	Sm	A		Hayman D.L. et al., 1969. "Chromosoma", 27: 371-380.
<i>E. rufescens</i> Peters et Doria	14+1- -3B*	24+B	Sm	-		Sharman G.B., 1973. "Austral. Mammal.", 2: 1-15.

<i>Isoodon macrourus</i> Gould	14	(24)	Sm	A	Hayman D.L., Martin P.G., 1965. "Genetics", 52: 1201-1206.
<i>I.obesulus</i> Shaw	14	(24)	Sm	A	Tam же
<i>Perameles gunnii</i> Gray	14	(24)	Sm	A	Sharman G.B., 1961 (cit.).
<i>P.bougainville</i> Quoy et Gaimard	14	(24)	Sm	A	Tam же
<i>P.nasuta</i> Geoffroy	14	(24)	M	A	Hayman G.B., Martin P.G., 1965 (cit.); Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 151.
<i>Peroryctes longicauda</i> Peters et Doria	14	-	-	-	Hayman D.B., Martin P.G., 1965 (cit.).
<i>Macrotis lagotis</i> Reid	18♀ 19♂	20	Sm	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Martin P.G., Hayman D.L., 1967. "Chromosoma" (Berl.), 20: 290; Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 353.
Phalangeridae					
<i>Phalanger orientalis</i> Pallas	14	20	A	-	Sharman G.B., 1973 (cit.).
<i>P.maculatus</i> Geoffroy	14	20	A	A(d)	Tam же ( Описан у Hayman D.L., Martin P.G., 1969. In: Comparative Mammalian Cytogenetics (K.Benirschke,ed.): 191-217, как Phalanger sp.)
<i>Trichosurus vulpecula</i> Kerr	20	(18)	A(St)	d	Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.); Takahashi E.-I., Kotake T., 1975. "C.I.S." 18: 17-19.

1	2	3	4	5	6	7
<i>T. caninus</i> Ogilby	20	18	-	-	-	Sherman G.B., 1961. "Aust.J.Zool.", 9:38-60.
<i>T. arnhemensis</i> Collett	20	-	-	-	-	Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).
<i>Petaurus breviceps</i> Waterhouse	22	(34)	-	-	-	Там же
<i>Pseudocheirus peregrinus</i>	20	(24)	A	-	-	Koller P.G., 1936. "J.Genet", 32: 451-472.
<i>P. p. oookii</i> (Тасмания)	20	(36)	St(A)	St(A)	C	Murray J.D. et al., 1980. "Cytogenet.Cell. Genet.", 27: 73-81.
<i>P. p. rubidus</i> (Ю.Квинсленд)	20	(36)	St	St	C	Там же
<i>P. p. pulcher</i> (Центр. побережье Новой Южной Долины, Австралия)	20	(36)	M	A(St)	C	" "
<i>P. p. ssp.</i> (О.Новая Гвинея)	20	(36)	A	A?	-	Hayman D.L., Martin P.G., 1974. In: Animal Cytogenetics, v.1, Chordata (B.John, ed.), Berlin - Stuttgart.
<i>P. canescens</i> Waterhouse	18	-	-	-	-	Там же
<i>P. corinnae</i> Thomas	16	-	-	-	-	" "
<i>P. cupreus</i> Thomas	10♀	-	-	-	-	" "
<i>P. dahl</i>	16	(28)	Sm	Sm	C	Murray J.D. et al., 1980 (cit.).
<i>P. archeri</i> Collett	16	-	-	-	-	Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).
<i>Schoinobates volans</i> Kerr	22*	(36)	Sm	A	-	Hayman D.L., Martin P.G., 1965. "Austral. J.Biol.Sci.", 18: 1081-1082.
(Вост. Австралия) I:	20	(36)	Sm	A	-	Murray J.D. et al., 1979. "Austral.J.

Biol.Sci.", 32: 375-386.

TAM xe

2: 20 (36) Sm Sm  
 3: 19 (36) Sm Y<sub>1</sub>-Sm  
     Y<sub>2</sub>-A  
 4: 20+3- (36) Sm Sm  
     -8B\*

" "

Hemibelideus lemuroides  
Collett

20 (24)

M

d

Hayman D.L., Martin P.G., 1965. "Austral.  
J.Biol.Sci.", 18: 1081-1082.

Phascolarctos cinereus  
Goldfuss

16 (26)

Sm

A

C

Martin P.G., Hayman D.L., 1967. "Chromosoma"  
(Berl.), 20: 290-310.  
Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.  
Chrom.", 10: 452.

Burramys parvus Broom

14 18

A

d

Gunson M.M. et al., 1968. "Austral.J.  
Sci.", 31: 40-41.

Acrobates pyraeaeus Shaw

14 20

A

d

Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).

Cercaertus nanus Desmarest

14 24

A

d

Martin P.G., Hayman D.L., 1967 (cit.).

C.concinnus Gould

14 24

A

d

TAM xe

Eudromicia lepida Thomas  
(ОПИСАН КАК Cercaertus  
lepida)

14 24

Sm

d

Sharman G.B., 1961. "Austral.J.Zool.",  
9: 38-60.

Tarsipes spenserae Gray

24 22

A

-

Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).

Phascologyidae

Vombatus ursinus Shaw

14 (24)

Sm

d

Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
					C	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 453.
<i>Lasiorchinus latifrons</i> Owen	14	(24)	A?	A		Martin P.G., Hayman D.L., 1967 (cit.).
<b>Macropodidae</b>						
<i>Lagostrophus fasciatus</i> Peron et Lesueur	24	24	Sm	d		Sharman G.B., 1961 (cit.).
<i>Lagorchesstes hirsutus</i> Gould	22	24	St	A(d)		Tam же
<i>L.conspicillatus</i> Gould	15♂ 16♀	13	X <sub>1</sub> -Sm X <sub>2</sub> -A	Sm		Martin P.G., Hayman D.L., 1966. "Chromosoma", 19: 159-175. Hayman D.L., Sharp P., 1981. "Chromosoma", 83: 268-274.
<i>Onychogalea unguifer</i> Gould	20	24	Sm	A		Sharman G.B., 1961 (cit.).
<i>Petrogale rothschildi</i> Thomas	22	26	A	A		Tam же
<i>P.pearsoni</i> Thomas ( ОПИСАН КАК <i>P.penicillata</i> pearsoni)	22	26	A	A		" "
<i>P.xanthopus</i> Gray	22	-	-	-		Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).
<i>P.hacketti</i> Thomas ( ОПИСАН КАК <i>P.penicillata</i> hacketti)	20	26	Sm	A(d)		Tam же
<i>P.brachyotis signata</i> Thomas ( ОПИСАН КАК <i>P.penicillata</i> <i>signata</i> )	18	-	-	-		" "

<i>P.inornata</i> Gould (ОПИСАН КАК <i>P.penicillata inornata</i> )	18	-	-	-	-	" "	
<i>Thylogale stigmatica</i> Gould	22	(28)	Sm	d		Sharman G.B., 1961 (cit.).	
<i>T.billardieri</i> Desmarest	22	(26)	Sm	d		McIntosh A.J., Sharman G.B., 1953. "J.Morphol.", 93: 509-532.	
<i>T.thetis</i> Lesson	22	(26)	Sm	d		Sharman G.B., 1961 (cit.).	
<i>Setonix brachyurus</i> Quoy et Gaimard	22	30-36	Sm	A			Там же
<i>Dorcopsis</i> sp.	22	-	-	-		Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).	
<i>Megaleia rufa</i> Desmarest	20	26	M	A		Martin P.G., Hayman D.L., 1965. "Evolution", 19: 157-151.	
<i>Macropus robustus</i> Gould	16	26	Sm	A		Sharman G.B., 1961 (cit.).	
<i>M.r.robustus</i> Gould	16	26	A	A		Sharman G.B., 1973 (cit.).	
<i>M.r.erubens</i>	16	26	Sm	A			Там же
<i>M.agilis</i> Gould (ОПИСАН КАК <i>Protemnodon agilis</i> )	16	26	Sm	A		Sharman G.B., 1961 (cit.).	
<i>M.dorsalis</i> Gray (ОПИСАН КАК <i>Protemnodon dorsalis</i> )	16	26	Sm	A			Там же
<i>M.eugenii</i> Desmarest	16	24	A	A		Martin P.G., Hayman D.L., 1965 (cit.).	
	16	26	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mamm. Chrom.", 3: 103.	
<i>M.irma</i> Jourdan (ОПИСАН КАК <i>Protemnodon irma</i> )	16	26	Sm	A		Sharman G.B., 1961 (cit.).	

1	2	3	4	5	6	7
<i>M. parma</i> Waterhouse	16	26	-	-		Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).
<i>M. parryi</i> Bennet	16	26	Sm	-		Sharman G.B., 1973 (cit.).
<i>M. rufogriseus</i> Desmarest	16	26	Sm	A		McIntosh A.J., Sharman G.B., 1953. "J. Morphol.", 93: 509-532. Sharman G.B., 1961 (cit.) (ОПИСАН КАК <i>Protamnodon rufogrisea</i> )
<i>M. fuliginosus</i> Desmarest (ОПИСАН КАК <i>M. major fuliginosus</i> )	16	26	Sm	A		Tam же
<i>M. giganteus</i> Shaw	16	(26)	Sm	-		Sharman G.B., 1973 (cit.).
<i>Wallabia bicolor</i> Desmarest (ОПИСАН КАК <i>Protamnodon bicolor</i> )	11♂ 10♀	16	Sm	Y <sub>1</sub> -M Y <sub>2</sub> -d		Sharman G.B., 1961 (cit.). Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mamm. Chrom.", 4: 152.
<i>Dendrolagus goodfellowi</i> Thomas	14	22	St	-		Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).
<i>D. lumholtzi</i> Collett	14	-	-	-		Tam же
<i>D. matschiei</i> Förster et Rothschild	14	-	-	-		" "
<i>D. ursinus</i> Schlegel et Muller	12	-	-	-		" "
<i>D. cf. inustus</i>	14	20	M	d		Takahashi E.-I., Kotake T, 1975 (cit.).
<i>Hypsiprimnodon moschatus</i> Ramsey	22	(24)	St	A(d)		Sharman G.B., 1961 (cit.).



Potorous tridactylus Kerr	13♂ 12♀	20	Sm	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Hayman D.L., Martin P.G., 1965. "Cytogenetics", 4: 209-218; Van Seenish H., 1969. "Genen en phaenen", 19: 5-7.
Aepyprymnus rufescens Gray	32	38	Sm	-	Hayman D.L., Martin P.G., 1969 (cit.).
Bettongia gaimardi Desmarest (ОПИСАН КАК B.cuniculus)	22	36	Sm	A	McIntosh A.J., Sharman P.G., 1953 (cit.).
B.lesueuri Quoy et Gaimard	22	36	Sm	-	Sharman G.B., 1961 (cit.); Hayman D.L., Martin P.G., 1974 (cit.).
	22	36	A	d	Sharman G.B. et al., 1980. "Austral.J. Zool.", 28: 59-63.
<u>Insectivora</u>					
Erinaceidae					
Erinaceus europaeus L.	48	88	Sm	Sm	Bovey R., 1949. "Rev.suisse zool.", 56: 371-460; Kral B., 1967. "Zool.listy", 16: 291-303.
				C	Mandahl N., 1976. "Hereditas", 84: 246-247.
				G,C	Mandahl N., 1978. "Hereditas", 89: 107-128.
				AgNOR	Mandahl N., 1979. "Hereditas", 91: 149-161.
E.roumanicus Barret-Hamilton	48	88	Sm	M(d)	Gropp A., Geisler M., 1966. "Mammal.Chrom. Newsl.", 4: 152.
				C	Mandahl N., 1976 (cit.).
				G,C	Mandahl N., 1978 (cit.).
				AgNOR	Mandahl N., 1979 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
<i>E. concolor</i> Martin (Греция)	48	88	М	М		Kral B., 1967. "Mammal.Chrom.Newsl.", 8: 201. Giagia E.B., Ondrias J.C., 1980. "Mammalia", 44: 59-71.
<i>E. dauricus</i> Sundeval	48	90	М	М(d)		Орлов В.Н. и др., 1978. В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука.
<i>E. amurensis</i> Schrenk (Корея)	44?	-	-	-		Kang Y.S., Kim J.Y., 1963. "Zoologica" (Seoul), 2: 1-2.
(СССР: Дальний Восток)	48	-	-	-	G,C	Раджабли С.И. и др., 1982. В кн.: Млекопитающие СССР, тез. докл. III Съезд ВТО. М.
<i>E. (Aethechinus) algerus</i> Duvernoy et Lereboullett	48	90	Sm	М(d)	G,C	Gropp A., Natarajan A.T., 1972. "Cytogenetics", 11: 259-269.
<i>Hemiechinus auritus</i> Gmelin	48	92	М	М		Gropp A. et al., 1969. "Хромосома", 27: 288-307.
<i>H. megalotis</i> Pallas	48	92	М	А		Там же
<i>H. (Paraechinus) hypomelas</i>	48	92	М	Sm(d)		Булатова Н.Ш., Воронцов Н.Н., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н. Воронцов, ред.). Новосибирск.
<i>H. (P.) micropus</i> Blyth	48	74	М	А(d)		Shah V.C., Aravinda B.K., 1977. "Mammal. Chrom.Newsl.", 18: 73-74.
<i>H. (P.) aethiopicus</i> Ehrenberg	48	92	М	St		Bhatnagar A.N., El-Azawi T.F., 1978. "Cytologia", 48: 53-59.

Talpidae

<i>Galemys pyrenaicus</i> Geoffroy	42	62-64	Sm	d	Reyre A., 1957. "Bul.Soc.zool.France", 82: 434-437.
St-Hilaire					
<i>Talpa caucasica</i> Satunin	38	62	Sm	Sm	Козловский А.И. и др., 1972. "Зоол.ж.", 51:312.
<i>T.caeca caeca</i> Savi	36	66	Sm	A	Meulan A., 1966. "Rev.suisse zool.", 73: 548-558.
<i>T.c.hercegovinensis</i>	36	64	M	A(d)	Todorović M. et al., 1972. "Archiv.Biol. Nauka", 24: 131-139.
<i>T.mizura</i>	36	64	M	A(d)	Todorović M., Soldatović B., 1969. "Archiv Biol.Nauka", 21: 5-6.
<i>T.europaea</i> L.	34	64	M	M(d)	Vovey R., 1949. "Rev.suisse zool.", 56: 371-460.
<i>T.minima</i> Deparma (syn. <i>T.levantis</i> )	34	62	M	M	Meulan A., 1966. "Rev.suisse zool.", 73: 548-558. Дзуев Р.И. и др., 1972. "Бюл. МОИП". Отдел биол., 77: 33-36.
<i>T.levantis</i> Thomas	34	62	M	d	Дзуев Р.И., Темботова Ф.А., 1982. В кн.: Млекопитающие СССР, тез.докл. III Съезд ВТО. М.
<i>T.romana romana</i> Thomas	34	64	M	d	Саранна Е., 1981. "Mammalia", 45: 71-81.
<i>T.r.stankovici</i>	34	62	M	d	Todorović M. et al., 1972 (cit.).
<i>T.altaisica</i> Nikolsky	34	64	M	-	Pedyk S., Ivanitskaya E.Yu., 1972. "Acta Theriol.", 17: 493-498.
<i>Mogera robusta</i> Nehring	36	56	Sm	A	Наши данные

1	2	3	4	5	6	7
<i>M. insularis</i> Swinhoe	32	-	-	-	-	Tateishi S., 1938. "Annot.Zool.Japan.", 17: 515-521.
<i>M. minor</i>	36	-	-	-	-	Tsuchiya K., 1979. "Proc.Jap.Acad.", B55: 191-195.
<i>M. coreana</i> Thomas	36	-	-	-	-	TAM xe
<i>Urotrichus talpoides</i> Temminck	34	64	M	M	G,C	Tsuchiya K., Yosida T.H., 1971. "Ann.Rep. Nat.Inst.Genet." (Japan), N 82: 54. Hamada T., Yosida T.H., 1980. "Kromosomo", 20: 585-590.
<i>U. (Dymecodon) pillirostris</i> True	34	64	M	-	-	Tsuchiya K., Yosida T.H., 1971 (cit.). Hamada T., Yosida T.H., 1980 (cit.).
<i>Neurotrichus gibbsii</i> Baird	38	72	Sm	-	-	Brown R.M., Waterbury A.M., 1971. "Mammal. Chrom.News1.", 12: 45.
<i>Parascalops breweri</i> Bachman	34	(56)	M	M(d)	-	Gropp A., 1969. In: Comparative Mammalian Cytogenetics (K.Benirschke, ed.). New-York.
<i>Scapanus latimanus</i> Bachman	34	60	Sm	A	-	Lynch J.F., 1971. "Mammal.Chrom.News1.", 12: 83-84.
<i>Scalopus aquaticus</i> L.	34	64	Sm	d	-	Yates T.L., Schmidly D.S., 1975. "J.Mammal.", 56: 902-905. Yates T.L. et al., 1976. "Experientia", 32: 1276-1277.
<i>Condilura cristata</i> L.	34	68	-	-	-	Meylan A., 1968. "Rev.suisse zool.", 75:691.
Tenrecidae						

<i>Centetes ecaudatus</i> Schreber	38	72	Sm	A(d)	Borgaonkar D.S., Gould E., 1965. "Experi- rientia", 21: 631.
<i>Hemicentetes semispinosus</i> Cuvier	38	(72)	M	M	Borgaonkar D.S., 1969 (cit.).
<i>H.nigrripes</i> Günther	38	(72)	Sm	-	Tam же
<i>Setifer setosus</i> Schreber	40	(74)	Sm	A	" "
<i>Echinops telfairi</i> Martin	40	(74)	Sm	A	Borgaonkar D.S., 1967. "J.Hered.", 58: 211-213.
	41	(74)	Sm	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	
<i>Microgale dobson</i> Thomas	30	52	Sm	A	Borgaonkar D.S., Gould E., 1968. "Experi- entia", 24: 506-509.
<i>M.talazaai</i> Major	30	52	M	Sm	Tam же
<i>M.cowani</i> Thomas	54	52	Sm	A(d)	Borgaonkar D.S., Gould E., 1969. "Mammal. Chron.News.", 10: 31.
<i>M.thomasi</i> Major	30	-	-	-	Borgaonkar D.S., 1966. "Mammal.Chrom. News.", 22: 182.
<i>Micropotamogale lamottel</i> Heim de Balsac	38	76	Sm	Sm	Vogel P. et al., 1977. "Mammalia", 41: 81-84.
Soledontidae					
<i>Solenodon paradoxus</i> Brandt	34	64	-	-	Borgaonkar D.S., 1969 (cit.).
Soricidae					
<i>Sorex cinereus</i> Kerr (Канада)	66	70	-	-	Meylan A., 1967. "Mammal.Chrom.News.", 8: 187-190.

1	2	3	4	5	6	7
						Наши данные
<i>S.c.portenkoi</i> (Чукотка)	60	(62)	Sm	M		
<i>S.beringianus</i> Yudin	66	(70)	Sm	M		" "
<i>S.fumeus</i> Miller	66	94	Sm	A		Meylan A., 1967 (cit.).
<i>S.ornatus</i> Merriam	54	(76)	Sm	M(d)		Brown R.J., Rudd R.L., 1980. "Wasmann J. Biol.", 39: 30-35.
<i>S.bendirii</i> Merriam	54	70	-	-		Brown R.J., 1974. "Wasmann J. Biol.", 32: 303-326.
<i>S.pacificus</i> Coues	54	58	Sm	A		Там же
<i>S.vagrans</i> Baird	54	62	Sm	St		" "
<i>S.v.yaguinae</i>	54	58-59	Sm	A		" "
<i>S.v.permilensis</i> Baird	54	58-59	Sm	A		" "
<i>S.v.bairdi</i> Baird	53	60	Sm	-		" "
<i>S.v.setosus</i> Baird	54	56	Sm	A		" "
<i>S.alpinus</i> Schinz	54	62-63	Sm	A		" "
<i>S.alpinus</i> Schinz	58	-	-	-		Meylan A., 1966. "Rev.suisse zool.", 73: 548-558.
<i>S.samniticus</i> Altobello	52	50	A	A		Graf J.-D. et al., 1979. "Bonn.Zool.Beitr.", 30: 14-21.
<i>S.shinto</i> Thomas	42	(70)	A	A		Takagi N., Fujimaki Y., 1966. "Mammal. Chrom.Newslet.", 20: 68.
<i>S.unguiculatus</i> Dobson	42	(70)	A	A		Там же

<i>S. isodon</i> Turov	42	(70)	A	A	Козловский А.И., Орлов В.Н., 1971. "Зоол.ж.", 50: 1056-1062.
<i>S. caecutiens</i> Laxmann	42	(70)	A	A	Skarren U., Halkka O., 1966. "Hereditas", 54: 376-378.
<i>S. vir</i> G. Allen	42	66	Sm	A	Орлов В.Н., Козловский А.И., 1971. "Вестн. ИГУ", № 2: 12-16.
<i>S. mirabilis</i> Ognev	42	64	St	St	Наши данные
<i>S. minutus</i> L.	38	60	A	A	" "
<i>S. volnuchini</i> Ognev	42	54	A	A	Meulan A., 1965. "Experientia", 21: 268.
<i>S. buchariensis</i> Ognev	40	56	M	A	Орлов В.Н., Аленин В.П., 1968. "Зоол.ж.", 47: 1071-1073.
<i>S. gracillimus</i> Thomas	40	56	Sm	A	Козловский А.И., 1973. "Зоол.ж.", 52: 390-398.
<i>S. raddei</i> Satunin	36	60	A	St	Иваницкая Е.Ю. и др., 1977. "Зоол.ж.", 56: 1896.
<i>S. minutissimus</i> Zimmermann	36	60	A	A	Тычуа К., 1979. "Прос. Жар. Акад.", В55: 191-195.
<i>S. granarius</i> Miller	38	68	A	A	Козловский А.И., 1973. "Зоол.ж.", 52: 571-576.
<i>S. trowbridgii</i> Baird	34	38	-	-	Halkka O. et al., 1970. "Ann. Acad. Sci. Fenn. A. IV. Biol.", 161-165.
	34	38	St	-	Hausser J. et al., 1975. "Rev. suisse zool.", 82: 688-689.
	34	38	St	-	Brown R.J., 1974 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
<i>S. arcticus arcticus</i> Kerr	29♂ 28♀	34	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		Meulan A., Hausser J., 1973. "Z.Säugetierk.", 38: 133-158.
<i>S. tundrensis</i> Merriam (Описан как <i>S. arcticus</i> ) (Окр. Иркутска ) (Кемеровская обл. )	36-37 (♂♂)	52	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		Козловский А.И., 1971. "Зоол.ж.", 50: 756-761.
	33-34 (♂♂)	52	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		Там же
(Окр. Новосибирска)	35♂ 34♀	52	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	G	Kral B., Radjably S.I., 1976. "Zool.lusty", 25: 323-334.
(Томская обл., Красноярский край)	33♂ 32♀	52	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		Fedyuk S., Ivanitskaya E.Yu., 1972. "Acta Theriol.", 17: 475-492.
(Зап. Саяны )	34-35 (♂♂)	52	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	G	Анискин В.Н., Волобуев В.Т., 1980. "Генетика", 12: 2171-2175.
(Магаданская обл.)	33-35 (♂♂)	52	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		Иваницкая Е.Ю., Козловский А.И., 1983. "Зоол.ж.", 62: 399-408.
(о. Монерон )	31♂ 30♀	52	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		Там же
(Восточно-Казахстанская обл. )	31♂ 30♀	52	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		" "
(Юг Приморского края )	39-40 (♂♂)	54	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		" "
<i>S. araneus</i> L. 1*) (Швейцария )	23♂	-	-	-		Bovey R., 1949. "Rev.suisse zool.", 56: 460.



(Финляндия)	23-26 (об)	36	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Meulan A., 1965. "Rev.suisse zool.", 72: 636-646.
(Норвегия)	21-28 (об)	36	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Там же
(Швеция)	21♂	"	"	"	"
(Франция)	25-26	"	"	"	"
(Московская обл.)	21♂ 20♀	"	"	"	Орлов В.Н., Козловский А.И., 1969. "Цитология", 11: 1129-1136.
(Тульская обл.)	21-22 (об)	"	"	"	Козловский А.И., 1972. "Цитология", 14: 761-768.
(Кемеровская обл.)	25♂	36	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Орлов В.Н., Козловский А.И., 1969 (цит.).
(Томская обл.)	21-22	"	"	"	Pedyk S., Ivanitskaya E.Yu., 1972 (cit.).
(Новосибирская обл.)	21-23 (об)	"	"	"	Там же
(Горно-Алтайская АО)	25♂	"	"	"	Kral B., Radjably S.I., 1974 (cit.).
(Окр. Иркутска)	25♂ 27♀	"	"	"	Pedyk S., Ivanitskaya E.Yu., 1972 (cit.). Козловский А.И., 1969. В кн.: Млекопитаю- щие (Н.Н.Воронцов, ред.), Новосибирск.
(Красноярский край, правый берег р. Чуна)	25♂	"	"	"	Pedyk S., Ivanitskaya E.Yu., 1972 (cit.).
(Красноярский край, Саяны)	"	"	"	"	Анискин В.М., Волобуев В.Т., 1980. "Генети- ка", 12:2171-2175.
(Беловезская Пуша)	23♂	"	"	"	Ford C.E., Hamerton J.L., 1970. "Sympos.

1	2	3	4	5	6	7
	22♀	"	"	"		Zool.Soc.London", 16: 223-236.
(Англия: Беркшир)	23♀	"	"	"		Там же
(Франция: Col de Voza)	32♂	"	"	"		" "
(Сев. Финляндия)	23♂	"	"	"	G, Q	Halkka L. et al., 1974. "Hereditas", 76: 305-314.
(Швеция)	20-26	"	"	"	G	Fredga K., Nawrin J., 1977. "Chromosomes Today", Vol.6. Proc.6th Int.Conf., Helsinki: 153-161.
	27♂	"	"	"	G, Q	Olert J., Schmid M., 1978. "Cytogenet.Cell. Genet.", 20: 308-322.
(Югославия)	36		M	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	G	Dillić B., 1978. "Säugetierk.Mitt.", 26: 184-190.
<i>S. coronatus</i> Miller	23♂	40	M	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		Meulan A., 1965. "Rev.suisse zool.", 72: 636-646.
(описан как форма A)	22♀					Meulan A., Hausser J., 1978. "Mammalia", 42: 115-122.
<i>S. araneus</i> )					G, Q	Olert J., Schmid M., 1978 (cit.).
(syn. <i>S. gemellus</i> )						

1\*) *S. araneus* - вид со сложным хромосомным полиморфизмом и географической изменчивостью числа хромосом, при постоянном числе плеч аутосом (робертсоновский тип полиморфизма). При этом в разных популяциях этого вида обнаружен различный порядок соединения акроцентриков в метацентрические хромосомы.

<i>S. darhasepodon</i> Thomas (Красноярский край)	27♂	42	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Pedyk S., Ivanitskaya E.Yu., 1972 (cit.).
(Магаданская обл.)	29♂	42	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Иваницкая Е.Ю., Козловский А.И., 1983 (цит.).
<i>S. caucasicus</i> Satunin	25♂	42	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Козловский А.И., 1973. "Зоол.ж.", 52:571-576.
<i>S. asper</i> Thomas	33♂ 32♀	52	М	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Иваницкая Е.Ю., Козловский А.И., 1983 (цит.).
<i>Microsorex hoyi</i> Baird	62	72	-	-	Meulan A., 1968. "Rev.suisse zool.", 75: 691-696.
<i>Neomys fodiens</i> Pennant (Югославия)	52	94	Sm	St	Fredga K., Levan A., 1969. "Hereditas", 62: 348-356.
<i>N. anomalus</i> Cabrera	52	94	-	-	Rimsa D. et al., 1978. "Biosistematika" (Beograd), 4: 209-215.
<i>Blarina brevicauda</i> Say	48-50	48	М	d	Meulan A., 1966. (cit.). Meulan A., 1967. "Mammal.Chrom.News1.", 8: 187-190.
	50	48	-	-	Lund D.E., 1975. "Mammal.Chrom.News1.", 16: 160-161.
	51	52	-	-	Genoways H.H. et al., 1977. "Experientia", 33: 1294-1295.
	49-50	48	М	A	Lund D.E., 1975 (cit.).
<i>B. carolinensis</i> Bachman	52	58,60	М	A	Genoways H.H. et al., 1977 (cit.).
	52	62	М	A	
<i>Cryptotis parva</i> Say	52	50	М	St	

Там же

1	2	3	4	5	6	7
<i>Notiosorex crawfordi</i> Coues (Arizona)	62	94	Sm	M		Baker R.J., Hsu T.C., 1970. "Southwest.Natur.", 14: 448-449.
(Texas)	68	102	Sm	A		Tam же
<i>Crocidura lamottei</i> Heim de Balsac	52	64	Sm	A		Meylan A., 1971. "Rev.suisse zool.", 71: 603-613.
<i>C.poensis</i> Franser	52	66	M	-		Tam же
<i>C.occidentalis</i> Pucheran	50	58	M	A		Meylan A., 1967. "Can.J.Zool.", 45: 1119-1126.
<i>C.olivieri</i> Lesson	50	56	Sm	A		Hondt de H.A., 1974. "Proc.Egypt.Acad.Sci.", 25: 171-174.
<i>C.theresae</i> Heim de Balsac	50	78	Sm	A		Meylan A., 1971 (cit.).
<i>C.jouvenetae</i> Heim de Balsac	44	62	M	St		Tam же
<i>C.bottegi</i> Thomas	40	56	St	St		" "
<i>C.russula</i> Hermann	42	(58)	Sm	A		Bovey R., 1949. "Rev.suisse zool.", 56: 371-460; Schmid W., 1968. "Mammal.Chrom.News1.", 9: 69.
<i>C.suaveolens</i> Pallas	40	48?	A?	A		Meylan A., 1966 (cit.).
	40+1- -2B	46+B	Sm	A		Meylan A., Hausser J., 1974. "Rev.suisse zool.", 81: 701-710.
<i>C.lasiura</i> Dobson	40	54	A	A		Наши данные

<i>C. dsinezumi</i> Temminck	40	50	St	St	Yosida T.H. et al., 1968. "Ann.Rep.Nat. Inst.Genet." (Japan), N 18: 24-25.
<i>C. güldenstädti</i> Pallas	40	46	M	M	Там же Yosida T.H. et al., 1968 (cit.).
<i>C. horsfieldi</i> Thomas ( Япония ) ( Индия )	26	48	M	Sm	Krishna R.S. et al., 1976. "Mammal.Chrom. Newsl.", 17: 8-11. Meylan A., 1966 (cit.).
<i>C. leucodon</i> Hermann ( Швейцария ) ( Югославия )	38	44	M	Sm	Rimsa D. et al., 1978 (cit.). Meylan A., 1968. "Bull.Soc.Vand.Sci.Nat.", 70: 85-90.
<i>Suncus etruscus</i> Sav1	28	52	Sm	A	Medina F.I.S., Leonard A., 1970. "Acta Zool.Pathol." (Antverpien), N 69: 188. Manna G.K., Talukdar M., 1967. "Mammalia", 31: 288-294.
<i>S. luzoniensis</i> Peters	40	50	Sm	Sm	Yong H.-S., 1972. "Experientia", 28: 585. Yong H.-S., 1974. "Caryologia", 27: 65-71. Sam C.-K. et al., 1979. "Caryologia", 32: 355-363.
<i>S. murinus</i> L. ( Зап. Малайзия ) ( П-ов Малакка ) ( Малайзия )	40	48	Sm	A	Obara Y., Miyai T., 1981. "Jap.J.Genet.", 56: 365-371. Yosida T.H., 1982. "Jap.J.Genet.", 57: 101-111.
( Япония )	40	52	M	M	
( Индия )	40	52	Sm <sup>v</sup>	M	
( Шри-Ланка )	40	50	Sm	M	
	40	50	Sm	Sm <sup>v</sup>	
	32	50	Sm	Sm	Там же

1	2	3	4	5	6	7
<i>Sylvisorex megalura</i> Jentink	48	96	-	-		neulan A., 1975. "Mammalia", 39: 319-320.
<i>Diplomesodon pulchellum</i> Lichtenstein	44	52	M	A		Иваницкая Е.Ю., 1975. "Зоол.ж.", 54: I58I-I583.
<b>Macroscelididae</b>						
<i>Elephantulus rupestris</i> Smith	30	-	-	-		Borgeonkar D.S., 1969. In: Comparative Mammalian Cytogenetics (K.Benirschke, ed.). New-York.
<i>E.rufescens</i> Peters	34	42	-	-		Matthey R., 1954. "Rev.suisse zool.", 61: 669.
<i>E.rozeti</i> Duvernoy	28	51	-	-		Там же
<i>E.brachyrhynchus</i> Smith	26	48	-	-		Stimson C., Goodman M., 1966. "Mammal. Chrom.NeWSl.", 22: 188.
<b><u>Dermoptera</u></b>						
<b>Cynocephalidae</b>						
<i>Cynocephalus volans</i> L.	56	68	M	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 303.

Chiroptera

Pteropidae

Cynopterus sphinx Vahl	34	58	Sm	A	Pathak S., 1965. "Mammal.Chrom.News1.", 17: 80.
C.brachyotis Müller	34	58	St	A	Yong H.-S. et al., 1973. "Malaysian J. Sci.", 2: 19-23.
C.horsfieldi Gray	34	58	St	A	Tam Ꞥe
Penthetor lucasi Dobson	48	-	-	-	Yong H.-S., Dhaliwal S.S., 1976. "Cytologia", 41: 85-89.
Balionycteris maculata Matschie	24	-	-	-	Tam Ꞥe
Rousettus leschenaulti Desmarest	36	68	Sm	A	Pathak S., 1966. "CIS", 7: 5.
R.aegyptiacus Geoffroy	36	66	Sm	d	Dulić B., Mutere F.A., 1973. "Caryologia", 26: 389-396.
Lissonycteris angolensis Bocage	36	68	Sm	A	Haiduk M.W. et al., 1980. "Ann.Carnegie Mus.", 49: 181-191.
Myonycteris torquata Dobson	36	66	Sm	A	Tam Ꞥe
Pteropus giganteus Brünnich	38	68	Sm	A	Pathak S., 1965. "Mammal.Chrom.News1.", 17: 81.
	38	72	Sm	A	Bhatnagar V.S., Srivastava M.D.L., 1974. "Cytologia", 39: 327-334.
	38	72	St	M(d)	Datta M., 1977. "Curr.Sci.", 46: 687-688.

1	2	3	4	5	6	7
<i>P. dasymallus</i> Temminck	38	72	A	d		Makino S., 1948. "Biol. Bull. Woods Hole", 94: 275-528.
<i>P. poliocephalus</i> Temminck	38	68	Sm	A	G	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal. Chrom.", 10: 455.
<i>P. pelepon</i>	38	74	-	-		Tsuchya K., 1979. "Proc. Jap. Acad.", B55: 191-195.
<i>P. hypomelanus</i> Temminck	38	-	-	-		Yong H.-S., Dhaliwal S.S., 1976 (cit.).
<i>Epomophorus wahlbergi</i> Sundevall	36	68	Sm	A		Dulić B., Mutere F.A., 1973 (cit.).
<i>E. anurus</i> Heuglin	36	72	-	-		Tam xe
<i>E. cripturus</i> Peters	35♂ 36♀	68	Sm	θ		Peterson R.L., Nagorsen D.W., 1975. "Life Sci. Occ. Pap. Roy. Ont. Mus.", N 27: 1-14.
<i>E. gambianus</i> Ogilby	35♂ 36♀	68	Sm	O		Tam xe
<i>Micropteropus pusillus</i> Peters	35♂	64	Sm	Y <sub>1</sub> -Sm Y <sub>2</sub> -St		Haiduk M.W. et al., 1980 (cit.).
<i>Epomops franqueti</i> Tomes	36	68	Sm	A		Peterson R.L., Nagorsen D.W., 1975 (cit.).
<i>Seotonycteris ophiodon</i> Pohle	34	62	St	A		Haiduk M.W. et al., 1980 (cit.).
<i>Hypsignathus monstrosus</i> H. Allen	35♂ 36♀	68	Sm	O		Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal. Chrom.", 10: 454.
<i>Eidolon helvum</i> Kerr	34	-	-	-		Matthey R., 1962. "Mammal. Chrom. Newsl.", 8: 82.



Eonycteris spelaea Dobson	36	66	M	M	Yong H.-S., Dhaliwal S.S., 1976 (cit.).
E.s.spelaea Dobson	36	68	Sm	A	Ando K. et al., 1980. "Caryologia", 33: 41-53.
Macroglossus lagochilus Matschie	34	64	M	A	Yong H.-S., Dhaliwal S.S., 1976 (cit.).
M.minimus Geoffroy	34	64	M	A	Tam xe
Megaglossus woermanni Pagenstecher	34	62	M	Sm	Haiduk M.W. et al., (cit.).
Rhinopomatidae					
Rhinopoma hardwicki Gray	36	-	-	-	Ray-Chaudhuri S.P., Pathak S., 1966. "Mammal.Chrom.News.", 22: 206.
Emballonuridae					
Rhynchonycteris naso Wied-Newied	22	36	A	A	Baker R.J., Jordan R.G., 1970. "Caryologia", 23: 595-604.
Saccopteryx bilineata Temminck	26	36	A	A	Tam xe
Balantiopteryx plicata Peters	32	-	-	-	Patton J.L., Baker R.J., 1966. "Mammal.Chrom.News.", 22: 206.
Cormura brevirostris Wagner	22	40	M	M	Baker R.J., Jordan R.G., 1970 (cit.).
Peronymus leucopterus Peters	48	(62)	Sm	Sm	Baker R.J. et al., 1981 "Ann.Carnegie Mus.", 50: 333-344.

1	2	3	4	5	6	7
Taphozous melanopogon	42	64	Sm	A		Ray-Chaudhuri S.P., Pathak S., 1966 (cit.).
Temminck						
T.longimanus Hardwicke	42	64	Sm	A		Baker R.J., Knox J.J., 1975. "Occ.Pap. Mus.Texas Tech.Univ.", 32: 1-13.
Cyttarops alecto Thomas	32	60	Sm	-		Baker R.J. et al., 1981 (cit.).
Peropteryx macrotis Wagner	26	48	St	St		Yonenaga Y. et al., 1969. "Caryologia", 22: 63.
Noctilionidae						
Noctillio leporinus L.	34	58	M	d		Baker R.J., Jordan R.G., 1970 (cit.).
N.labialis Kerr	34	58	M	A(d)		Patton J.C., Baker R.J., 1979. "Syst. Zool.", 27: 449-462.
N.albiventris	34	62	Sm	A	G	Bovey R., 1949. "Rev.suisse zool.", 56: 371.
Nycteridae						
Nycteris sp.	42	76	M	d		Peterson R.L., Nagorsen D.W., 1975 (cit.).
N.thebaica Geoffroy	42	78	M	A		Ray-Chaudhuri S.P., Pathak S., 1960 (cit.).
Megadermatidae						
Megaderma lyra Geoffroy	54	104	Sm	A		Yong H.-S., 1972. "Mammal.Chrom.Newslet.", 13: 150-151.
M.spasma L.	38	74	-	-		
Rhinolophidae						

<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	58	56	M	d	Bovey R., 1949 (cit.).
Schreber	58	60	Sm	d	Saranna E., Civittelli M.V., 1964. "Caryologia", 17: 361.
	58	60,62	St	A	Ando K., Uchida T.A., 1974. "Sci.Bull. Fac.Agr.Kyushu Univ.", 28: 119-129.
	58	60	Sm	A	Фаттаев М.Д., Кулиев Г.К., 1978. "Изв. АН АЗССР". Серия биол.наук, №2:66-71.
<i>R.euryale Blasius</i>	58	58	M	d	Bovey R., 1949 (cit.).
	58	60	Sm	d	Saranna E., Civittelli M.V., 1964 (cit.).
	58	60	Sm	d	Фаттаев М.Д., Кулиев Г.К., 1978 (цит.).
<i>R.hipposideros Bechstein</i>	54	58	A	d	Bovey R., 1949 (cit.).
	56	60	M	d	Saranna E. et al., 1967. "Rend.Acc. Lincei.", 43: 125.
	54,56	60	St	A	Ando K., Uchida T.A., 1974 (cit.).
	56	60	Sm	d	Фаттаев М.Д., Кулиев Г.К., 1978 (цит.).
<i>R.blasii Peters</i>	58	60	Sm	A	Saranna E., Civittelli M.V., 1966. "Caryologia", 19: 231.
<i>R.mehelyi Matschie</i>	58	64	Sm	A	Saranna E. et al., 1967 (cit.).
<i>R.cornutus Temminck</i>	61	60	St	M	Фаттаев М.Д., Кулиев Г.К., 1978 (цит.).
<i>R.hildebrandti Peters</i>	58	60	St	St	Sasaki M., Hattori K., 1970. "Mammal. Chron.News", 11: 22.
<i>R.darlingi Andersen</i>	58	60	St	St	Peterson R.L., Nagorsen D.W., 1979 (cit.)
<i>R.denti Thomas</i>	58	62	St	-	Там же
					" "

1	2	3	4	5	6	7
<i>R. olivovus</i> Cretzschmar	58	62	A	A		Dulić B., Mutere F.A., 1974. "Period. biologorum.", 76: 31-34.
Hipposideridae						
<i>Hipposideros fulvus</i> Gray	32	60	Sm	A		Ray-Chaudhuri S.P. et al., 1971. "Caryologia", 24: 239-245. TAM x8
<i>H. ater</i> Temminck	32	60	Sm	A		
<i>H. bicolor</i> Temminck	32	-	-	-		Ray-Chaudhuri S.P., Pathak S., 1966. "Mammal.Chrom.News.", 22: 206.
<i>H. caffer</i> Sundevall	32	60	Sm	A		Dulić B., Mutere F.A., 1974 (cit.).
<i>Asellia tridens</i> Geoffroy	50	62	Sm	A		Baker R.J. et al., 1974. "Mammalia", 38: 695-710.
<i>Trisaenops afer</i> Peters	36	60	-	-		Dulić B., Mutere F.A., 1977. "Säugetierk. Mitt.", 25: 231-233.
Phyllostomatidae						
<i>Pteronotus parnellii</i> Gray	38	60	Sm	A		Baker R.J., 1967. "Southwest.Natur.", 12: 407-428.
<i>P. personatus</i>	38	60	Sm	A	G	Patton J.C., Baker R.J., 1979 (cit.).
<i>P. macleayi</i>	38	60	Sm	A	G	Sites J.W. et al., 1981. "Can.J.Genet. Cytol.", 23: 459-467. TAM x8
<i>P. gymnotus</i>	38	60	Sm	A	G	" "

<i>P. fuliginosa</i> Gray	38	60	Sm	A	Baker R.J., Lopez G., 1970. "Caryologia", 23: 465-472.
<i>P. psilotus</i> Dobson	38	60	Sm	A	Baker R.J., 1967 (cit.).
<i>P. davyi</i> Gray	38	60	Sm	A	TAM XE Sites J.W. et al., 1981 (cit.).
<i>P. rubiginosa</i> J. Allen	38	-	-	-	Patton J.C., Baker R.J., 1966; (cit.).
<i>Mormoops megalophylla</i> Peters	38	-	-	-	Baker R.J., Hsu T.C., 1970. "Cytogenetics", 9: 131-138.
<i>M. blainvillii</i> Leach	38	60	Sm	A	C Sites J.W. et al., 1981 (cit.).
<i>Micronycteris megalotis</i> Gray	40	68	St	A	G Nagorsen D.W., Peterson R.L., 1975. "Life Sci. Occ. Pap. Roy. Ont. Mus.", 28: 1-8.
<i>M. nicefori</i> Sanborn	28	52	Sm	A	G Sites J.W. et al., 1981 (cit.).
<i>M. brachyotis</i> Gervais	32	60	Sm	-	G, C Baker R.J., 1967 (cit.).
<i>M. minuta</i> Gervais	28	50	M	-	G Patton J.C., Baker R.J., 1979 (cit.).
<i>M. daviesi</i> Hill	28	52	Sm	A	TAM XE " "
<i>M. hirsuta</i> Peters	28	32	A	d	Honeycutt R.L. et al., 1980. "Ann. Carnegie Mus.", 49: 237-250.
<i>M. sylvestris</i> Thomas	22	36	-	-	Baker R.J. et al., 1973. "Occ. Pap. Mus. Texas Tech. Univ.", N 17: 1-10. Honeycutt R.L. et al., 1980 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
Macrotus waterhousii Gray	46	60	Sm	A		Nelson-Rees W.A. et al., 1968. "J.Mammal.", 49: 706-712. Patton J.C., Baker R.J., 1979 (cit.).
M.californicus Baird	40	60	Sm	A	G	Nelson-Rees W.A. et al., 1968 (cit.); Davis B.L., Baker R.J., 1974. "Syst. Zool.", 23: 26-39.
M.mexicanus Saussure	46	-	-	-		Nelson-Rees W.A., Knaizeff A.J., 1968. "Mammal.Chrom.Newsl.", 9: 40.
Tonatia bidens Spix	16	20	M	A	G	Baker R.J., Hsu T.C., 1970 (cit.). Patton J.C., Baker R.J., 1979 (cit.).
T.minuta Goodwin	30	56	Sm	A	G,C	Baker R.J., Hsu T.C., 1970 (cit.). Patton J.C., Baker R.J., 1979 (cit.).
T.carrikeri J.Allen	26	46	-	-		Gardner A.L., 1977. "Syst.Zool.", 26: 300-318.
T.brasiliensis Peters	30	56	St	A		TAM x8 " "
T.sylvicola D'Orbigny	34	60	St	A		
T.schulzi Genoways et Williams	28	36	A	A		Genoways H.H., Williams S.L., 1980. "Ann.carnegie Mus.", 49: 203-211.
Mimon orenulatum Geoffroy- Hilaire	32	58-60	M	St		Baker R.J. et al., 1972. "Experientia", 28: 969-970.
M.koepeckea Gardner et Patton	32	60	-	-	G	Patton J.C., Baker R.J., 1970 (cit.). Gardner A.L., 1977. "Syst.Zool.", 26: 300-318.

<i>M. bennettii</i> Gray	30	56	Sm	A	G	Baker R.J. et al., 1981. "Ann. Carnegie Mus.", 50: 333-344.
<i>Phyllostomus discolor</i> Wagner	32	58	Sm	A(d)	G	Patton J.C., Baker R.J., 1979 (cit.).
<i>P. hastatus</i> Pallas	32	58	Sm	A(d)	G	Tam xe Honeucutt R.L. et al., 1980 (cit.).
<i>P. latifolius</i> Thomas	32	58	Sm	A(d)		Baker R.J., Hsu T.C., 1970 (cit.).
<i>Phylloderma stenops</i> Peters	32	-	-	-		Baker R.J., 1979. "Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ.", 16: 1-144.
<i>Trachops cirrhosus</i> Spix	30	56	-	-		Yonenaga Y. et al., 1969. "Caryologia", 22: 63-79.
<i>Chrotopterus auritus</i> Peters	28	52	Sm	A		Baker R.J., Hsu T.C., 1970 (cit.).
<i>Vampirum spectrum</i> L.	32	-	-	-		Baker R.J., 1967. "Southwest. Natur.", 12: 407-428.
<i>Glossophaga soricina</i> Pallas	32	60	M	d	G	Baker R.J., Bass R.A., 1979. "J. Mammal.", 60: 364-372.
<i>G. commissarisii</i> Gardner	32	60	M	A		Baker R.J., 1967 (cit.)
<i>G. alticola</i> Davis	32	60	M	A		Tam xe
<i>Lionycteris spurrelli</i> Thomas	28	50	-	-		Baker R.J., 1979 (cit.).
<i>Lonchophylla thomasi</i> J. Allen	32	38	Sm	A		Gardner A.L., 1977 (cit.).
( КОЛУМБИЯ )	30	34	Sm	A		Baker R.J., 1973. "Period. Biol.", 75: 37-45.

1	2	3	4	5	6	7
Monophyllus redmani Leach	32	60	Sm	A(d)	G	Baker R.J., Lopez G., 1970 (cit.). Baker R.J., Bass R.A., 1979 (cit.).
Anoura geoffroyi Gray	30	56	Sm	A		Baker R.J., 1967 (cit.).
A. caudifer Geoffroy	30	56	Sm	A		Baker R.J., 1979 (cit.).
Choeronycteris mexicana Tschudi	16	28	-	-		Baker R.J., 1967 (cit.).
Choeroniscus godmani Thomas	19♂ 20	32 36	Sm M	St(A) -		Tam xe Patton J.C., Gardner A.L., 1971. "Experimentia", 27: 105-106.
C. intermedius J. Allen et Chapman	20	36	M	-		Stock A.D., 1975. "Cytogenet. Cell Genet.", 14: 34-41.
Hylonycteris underwoodi Thomas	16	24	-	-		Knox J.J., Jr., Homan J.A., 1974. "Mammal Species", Am. Soc. Mammal., N 32: 1-2.
Leptonycteris sanborni Hoffmeister	32	60	M	A		Baker R.J., 1967 (cit.).
Carollia subrufa Hahn	21♂ 20♀	36	St	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		Tam xe Baker R.J., Bleisz W.J., 1971. "Experimentia", 27: 220-222.
C. castanea H. Allen	21♂ 20♀ 22	36 38	St Sm	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A A	G, C	Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal. Chrom.", 7: 306. Stock A.D., 1975 (cit.).
C. perspicillata L.	21♂	36	Sm	Y <sub>1</sub> -A	G, C	Tam xe



20♀		Y <sub>2</sub> -A	Baker R.J., 1967 (cit.).
22	Sm	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 105.
21♂	St	Y <sub>1</sub> -A	Patton J.I., Gardner A.L., 1971 (cit.)
20♀		Y <sub>2</sub> -A	Stock A.D., 1975 (cit.).
		G,C	
34	M	A	Honeycutt R.L. et al., 1980 (cit.).
36	M	A	Baker R.J., Bleier W.J., 1971. "Experientia", 27: 220-222.
34	Sm	A(d)	Tam же
30	St	St	Baker R.J., 1967 (cit.).
		G	Baker R.J. et al., 1979. "Evolution", 33: 220-226.
30	St	Sm	Baker R.J., 1967 (cit.).
30	St	Sm	Baker R.J., Hsu T.C., 1970 (cit.).
30	St	A	Gardner A.L., 1977 (cit.).
30	St(A)	Sm	Tam же
32	Sm	A	Baker R.J., Lopez G., 1970. "J.Mammal.", 51: 786-789.
32	Sm	A	Wagorsen D.W., Peterson R.L., 1975 (cit.).
32	Sm	A	Baker R.J., Bass R.A., 1979 (cit.).
44	St	Sm	Baker R.J., 1967 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
<i>U. bilobatum</i> Peters	38 42 38-44	44 50 44-48	St St St	Sm M Sm		Baker R.J., Lopez G., 1970 (cit.). Tam xe Baker R.J. et al., 1975. "Syst.Zool.", 24: 133-142. Baker R.J. et al., 1979 (cit.). Baker R.J., McDaniel V.R., 1972. "Occ. Pap.Mus.Texas Tech.Univ.", N 7: 1-4. Baker R.J., Lopez G., 1970 (cit.). Baker R.J., 1967 (cit.). Gardner A.L., 1977 (cit.).
<i>U. b. davisii</i> Baker et McDaniel	44 43,44	48 48	St St	Sm Sm	G	
<i>U. magnirostrum</i> Davis	36	62	St	M		
<i>Vampirops helleri</i> Peters	30	56	St	Sm		
<i>V. nigellus</i> Gardner et Carter	30	56	St	A		
<i>V. infuscus</i> Peters	30	56	St	A		Tam xe
<i>Vampiresa nymphaea</i> Thomas	26	48	St	A		Baker R.J. et al., 1973 (cit.).
<i>V. pusilla</i> Wagner	18 23♂ 24♀	20 22	St St	St O		Tam xe " "
<i>V. brocki</i> Peters	22♂ 23♀ 24	22 22 44	X <sub>1</sub> -St X <sub>2</sub> -A St	St(Sm) - -		Gardner A.L., 1977 (cit.). Baker R.J., Genoways H.H., 1972. "Bull. S. California Acad.Sci.", 71: 54. Gardner A.L., 1977 (cit.).
<i>V. mellissa</i> Thomas	13	24	St	-		
<i>V. bidens</i> Dobson	26	48	St	-		

<i>Chiroderma villosum</i>	Peters	26	48	St	Sm	Baker R.J., 1967 (cit.).
<i>C. trinitatum</i>	Goodwin	26	-	St	Sm	Baker R.J., Hsu T.C., 1970 (cit.).
<i>C. improvisum</i>	Baker et Genoways	26	46	St	St	Baker R.J., Genoways H.H., 1976. "Occ. Pap. Mus. Texas Tech. Univ.", N 39: 1-9.
<i>Ectophylla alba</i>	H. Allen	30	56	Sm(St)	A	Greenbaum I.P. et al., 1975. "Bull. S. Carolina Acad. Sci.", 74: 156-159.
<i>Mesophylla macconnelli</i>		21-22	20	A	-	Baker R.J., 1979 (cit.).
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Leach	31♂	56	St	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Baker R.J., 1967 (cit.).
		30♀	.			Baker R.J. et al., 1979 (cit.).
<i>A. turpis</i>	Andersen	30	56	St	Sm	Baker R.J., 1967 (cit.).
<i>A. toltecus</i>	Saussure	31♂	56	St	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	TAM ke
		30♀				" "
<i>A. lituratus</i>	Lichtenstein	31♂	56	St	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	Baker R.J., Hsu T.C., 1970 (cit.).
		30♀				Hsu T.C. et al., 1968. "Cytogenetics", 7: 131-138.
<i>A. cinereus</i>	Gervais	31♂	-	St	Y <sub>1</sub> -Sm Y <sub>2</sub> -M	Gardner A.L., 1977 (cit.).
		30♀				Baker R.J. et al., 1981 (cit.).
<i>A. phaseotis</i>	Miller	31♂	-	-	-	
		30♀				
<i>A. fuliginosus</i>		31♂	56	St	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	
		30♀				
<i>A. concolor</i>	Peters	31♂	56	St	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	

G

1	2	3	4	5	6	7
<i>A. glaucus</i> Thomas	31♂ 30♀	56	St	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		Gardner A.L., 1977 (cit.).
<i>Stenoderma rufum</i> Desma-	31♂ 30♀	56	St	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A		Baker R.J., Lopez G., 1970 (cit.).
<i>S. (Phyllops) haitiensis</i> J. Allen	31♂ 30♀	56	St(Sm)	Y <sub>1</sub> -St Y <sub>2</sub> -A		Greenbaum I.F. et al., 1975 (cit.).
<i>S. (Ariteus) flavescens</i> Gray	31♂ 30♀	56	Sm	Y <sub>1</sub> -St Y <sub>2</sub> -A		Tam xe
<i>S. (Ardops) nichollsi</i> Thomas	31♂ 30♀	56	M	Y <sub>1</sub> -St Y <sub>2</sub> -A		" "
<i>Enchisthenes harti</i> Thomas	31♂ 30♀	56	St	Y <sub>1</sub> -Sm Y <sub>2</sub> -A		Baker R.J., Lopez G., 1970 (cit.).
<i>Ametrida centurio</i> Gray	31♂ 30♀	-	St	Y <sub>1</sub> -Sm Y <sub>2</sub> -M	G, C	Baker R.J. et al., 1979 (cit.) Baker R.J., Lopez G., 1970 (cit.).
<i>Centurio senex</i> Gray	28	52	St	Sm		Tam xe
<i>Phylloncyteris obtusa</i> Miller	32	60	Sm	A		Gardner A.L., 1977 (cit.).
<i>P. aphylla</i> Miller	32	60	Sm	A	G	Baker R.J., Bass R.A., 1979 (cit.).
<i>Erophylla bombifrons</i> Miller	32	60	Sm	A		Nagorsen D.W., Peterson R.L., 1975 (cit.).
<i>E. sezekorni</i> Gundlach	32	60	M	-	G	Baker R.J., Bass R.A., 1979 (cit.).

Desmodontidae

*Desmodus rotundus* Geoffroy 28 52 Sm d  
Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 2;  
Yonenaga Y. et al., 1969. "Caryologia", 22: 63-79.

*Diaemus youngi* Jentink 32 60 Sm A(d)  
Forman G.L. et al., 1968. "Syst.Zool.", 17: 417-425.

*Diphylla ecaudata* Spix 32 60 - -  
Cadens A., Baker R.J., 1976. "Caldasia", 11: 159-163.

Natalidae

*Natalus tumidirostris* Miller 36 56 Sm d  
Baker R.J., Jordan R.G., 1970. "Caryologia", 23: 595-604.

*N.stramineus* Miller 36 - - -  
Patton J.L., Baker R.J., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 20: 66-67.

Furipteridae

*Furipterus horrens* F.Cu- 34 62 - -  
vier  
Baker R.J. et al., 1981. "Ann.Carnegie Mus.", 50: 333-344.

Thyropteridae

*Thyroptera discifera* Lich- 32 38 Sm A  
tenstein et Peters  
Baker R.J. et al., 1981. "Ann.Carnegie Mus.", 50: 333-344.

*T.tricolor* Spix 40 38 A A(d)  
Honeycutt R.L. et al., 1980. "Ann.Carnegie Mus.", 49: 237-250.

## Vespertilionidae

<i>Myotis mystacinus</i> Kühl	44	50	M	d			Vovey R., 1949. "Rev.suisse zool.", 56: 371-460; Zima J., 1976. "Vest.Cs.spolec.zool.", 40: 316-320. Zima J., 1982. "Folia zool.", 31: 31-36.
<i>M.brandti</i> Eversmann	44	50	M	A		G	Zima J., 1976 (cit.). Zima J., 1982 (cit.).
<i>M.emarginatus</i> Geoffroy	44	48	M	A			Vovey R., 1949 (cit.).
<i>M.nattereri</i> Kühl	44	50	M	-			Раджабли С.И. и др., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск. Стрелков П.П., Волобуев В.Т., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.
	44	50	M	A			Стрелков П.П., Волобуев В.Т., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.
	44	50	Sm	-		G,C	Harada M., Yosida T.H., 1978. "Chromosoma", 65: 283-291.
<i>M.myotis</i> Borkhausen	44	50	M	A			Vovey R., 1949 (cit.); Saranna E. et al., 1968. "Caryologia", 21: 225-240.
	44	52	M	A(d)			Zima J., 1978. "Acta sc.nat.Brno", 12: 1-38.
	44	50	M	A		G,C	Bickham J.W., Hafner J.C., 1978. "Genetica", 48: 1-3.
<i>M.oxugnathus</i> Mont	44	50	M	A			Раджабли С.И. и др., 1969 (цит.).

	G,C							Bickham J.W., Hafner J.C., 1978 (cit.).
<i>M. daubentoni</i> Kühl	44	50	M A	A				Стрелков П.П., Волобуев В.Т., 1969 (цит.).
<i>M. capaccinii</i> Bonaparte	44	50	M A	A				Саранна Е. et al., 1968 (cit.).
<i>M. dasycneme</i> Boie	44	50	M A	A				Стрелков П.П., Волобуев В.Т., 1969 (цит.).
<i>M. lusifugus</i> Le Conte	44	50	Sm	Sm				Baker R.J., Patton J.L., 1967. "J.Mammal.", 48: 270-286.
<i>M. yumanensis</i> H.Allen	44	50	Sm	-				Там же Bickham J.W., 1979a. "Cytologia", 44: 789-797.
<i>M. austroriparius</i> Rhoads	44	50	Sm	Sm				Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.). Bickham J.W., 1979a (cit.).
<i>M. griseus</i> Howell	44	50	Sm	d				Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal.Chrom.", 2: 57. Bickham J.W., 1979a (cit.).
<i>M. velifer</i> J.Allen	44	50	Sm	d				Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 3. Bickham J.W., 1979a (cit.).
<i>M. fortidens</i> Miller et J.Allen	44	50	Sm	d				Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 5. Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.). Bickham J.W., 1979a (cit.).
<i>M. keenii</i> Merriam	44	50	Sm	-				Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.). Bickham J.W., 1979a (cit.).
<i>M. evotis</i> H.Allen	44	50	Sm	Sm				Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.). Bickham J.W., 1979a (cit.).
<i>M. thysanodes</i> Miller	44	50	Sm	Sm				Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
	44	52	Sm	Sm	G,C	Bickham J.W., 1979a (cit.).
<i>M. sodalis</i> Miller et G. Allen	44	50	Sm	-	G	Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.). Bickham J.W., 1979b. "J. Mammal.", 60: 350-369.
<i>M. macrodactylus</i> Temminck	44	52	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal. Chrom.", 6: 263.
	44	50	Sm	A		Park Si-Ryong, Won Pyong-Oh, 1978. "J. Mammal. Soc. Jap.", 7: 195-203.
	44	52	Sm	Sm		Ando K. et al., 1977. "Experientia", 33: 877-879.
	44	50	Sm	-	G,C	Harada M., Yosida T.H., 1978 (cit.).
<i>M. volans</i> H. Allen	44	50	Sm	Sm		Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.).
<i>M. californicus</i> Audubon et Bachman	44	50	Sm	Sm		Tam xe
<i>M. elegans</i> Hall	44	50	Sm	Sm		" "
<i>M. nigricans</i> Schins	44	50	Sm	Sm		" "
<i>M. (Pizonyi) vivesi</i> Ménégaux	44	50	Sm	Sm	G.	Bickham J.W., 1979a (cit.).
<i>M. auriculus</i> Baker et Stains	44	50	Sm	A		Baker R.J., Jordan R.G., 1970. "Caryo- logia", 23: 595-604.
	44	52	Sm	A	G,C	Bickham J.W., 1979a (cit.).
<i>M. simus</i> Thomas	44	50	Sm	A		Baker R.J., Jordan R.G., 1970 (cit.).



	44	50	Sm	A	Там же
<i>M. riparius</i>	44	50	Sm	A	
<i>M. leibii</i> Audubon et Bachman	44	50	Sm	Sm	Baker R.J., Patton J.L., 1967. (cit.).
<i>M. blythi</i> Tomes	44	50	Sm	A	Baker R.J. et al., 1974. "Mammalia", 38: 695-710.
	44	52	M	A(d)	Zima J., 1978 (cit.).
				G	Кулиев Г.К., Фаттаев М.Д., 1975. В кн.: Систематика и цитогенетика млекопитающих. Материалы Всесоюз. симп. М.: Наука.
<i>M. keasi</i>	44	50	Sm	-	G,C Bickham J.W., 1979a (cit.).
<i>M. bechsteini</i> Kühl	44	52	M	A(d)	Zima J., 1978 (cit.).
<i>M. hosonoi</i>	44	52	Sm	A	Ando K. et al., 1977 (cit.).
	44	50	Sm	-	G,C Harada M., Yosida T.H., 1978 (cit.).
<i>M. frater</i> G. Allen	44	52	Sm	Sm	Ando K. et al., 1977 (cit.).
	44	50	Sm	St	G,C Harada M., Yosida T.H., 1978 (cit.).
<i>Lesionycteris noctivagans</i> Le Conte	20	28	Sm	A	Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.). Bickham J.W., 1979b (cit.).
<i>Vespertillio murinus</i> L.	38	50	M	A	Воронцов Н.Н. и др., 1969. В кн.: Млекопи- тающие (Н.Н. Воронцов, ред.). Новосибирск. Zima J., 1978 (cit.).
<i>V. superans</i> Thomas	38	50	M	A	Воронцов Н.Н. и др., 1969. (цит.); Ando K. et al., 1977. (cit.).
<i>V. orientalis</i>	38	50	Sm	A	Там же

1	2	3	4	5	6	7
	38	50	A	A	C	Yoshitaka O., Kasuo S., 1977. "Jap.J. Genet.", 52: 159-161.
V.(Tylonycteris) pachyotis	46	50	A	M(d)		Yong H.-S. et al., 1971. "Experientia", 27: 1353-1355.
V.(T.) robustula Thomas	32	56	A	M(d)		Там же
Pipistrellus savii Bono- parte	44	50	M	A		Capanna E., Civitelli M.V., 1967. "Caryologia", 20: 256-272. Zima J., 1982 (cit.).
P.kuhli Natterer	44	50	M	d		Capanna B., Civitelli M.V., 1966. "Caryologia", 19: 231-240. Кулиев Г.К., Фаттаев М.Д., 1976. "Изв. АН АЗССР," Серия биол.наук, 4: 83-89.
P.mimus Wrongton	34	-	-	-		Manna G.K., Talukdar M., 1965. "Mammal. Chrom.Newsl.", 17: 77-78.
	38	48	M	A		Pathak S., Sharma T., 1969. "Caryologia", 22: 35-46.
	34+1- -6B	48+B	M	A		Bhatnagar V.S., Srivastava M.D.L., 1974. "Cytologia", 39: 327-394.
P.sp.	36	60	Sm	A(d)		Там же
P.nathusii Keyserling	44	43	M	d		Bovey R., 1949 (cit.).
et Blasius	44	50	Sm	d		Fedyk S., Luprecht A., 1977. "Caryologia", 29: 283-289.
P.pipistrellus Schreber	42	48	M	d		Там же Zima J., 1982 (cit.).

<i>P. abramus</i> Temminck	26	44	Sm	d	Takayama S., 1959. "Jap. J. Genet.", 34: 107-110.
	26	44	A	A(d) G	Obara Y. et al., 1976. "Proc. Jap. Acad.", 52: 383-386.
<i>P. affinitis</i> Dobson	36	48	M	A	Pathak S., Sharma T., 1969 (cit.).
<i>P. hesperus</i> H. Allen	28	46	Sm	A	Baker R. J., Patton J. L., 1967. "J. Mammal", 48: 270-286.
<i>P. subflavus</i> Cuvier	30	56	Sm	A	Там же
	30	56	M	Sm	Hsu T. C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal. Chrom.", 1: 4.
(Аризона, Миссури)	30	50	Sm	- G, C	Bickham J. W., 1979b (cit.).
<i>P. monax</i> Peters	34	46	M	A	Pathak S., Sharma T., 1969 (cit.).
<i>P. endoi</i> Imaizumi	36	50	A	A	Ando K. et al., 1977 (cit.).
<i>P. nanus</i> Peters	36	50	M	A	Peterson R. L., Nagorsen D. W., 1975. "Life Sci. Occ. Pap. Roy. Ont. Mus.", 27: 1-4.
<i>Eptesicus serotinus</i> Schreber	50	48	Sm	A	Воронцов Н. Н. и др., 1969. (цит.); Редук А., Редук С., 1970. "Acta theriol.", 15: 295-302.
	50	48	Sm	A(d) G	Кулиев Г. К., Фаттаев М. Д., 1976. (цит.).
<i>E. fuscus</i> Beauvais	50	48	Sm	A(d) G	Baker R. J., Patton J. L., 1967 (cit.). Bickham J. W., 1979b (cit.).
<i>E. andinus</i> Allen	50	48	Sm	A	Baker R. J., Patton J. L., 1967 (cit.).
<i>E. furinalis</i> D'Orbigny	50	48	Sm	-	Там же

	1	2	3	4	5	6	7
<i>E. brasiliensis</i> Desmarest		50	48	Sm	-		Baker R.J., Jordan R.G., 1970. (cit.).
<i>E. capensis</i> Smith		32	50	Sm	A		Peterson R.L., Nagorsen D.W., 1975 (cit.).
<i>E. hottentotus</i> Smith		50	48	Sm	-		TAM. 76
<i>E. guadeloupensis</i> sp.n.		50	48	Sm	A		Genoways H.H., Baker R.J., 1975. "Occ. Pap. Mus. Texas Tech. Univ.", 34: 1-7.
<i>E. japonensis</i> Imaizumi		50	48	Sm	Sm		Ando K. et al., 1977 (cit.).
<i>E. nilssonii</i> Keyserling		50	48	M	A(d)		Zima J., 1978 (cit.).
<i>E. parvus</i>		50	48	Sm	-		Zima J., 1982 (cit.).
<i>E. lynni</i> Shamel		50	48	Sm	d	G, C	Tsuchya K., 1979. "Proc. Jap. Acad.", B55: 191-195.
<i>Nyctalus noctula</i> Schreber		42	50	M	Sm		Bickham J.W., 1979b (cit.).
		42	50	M	A(d)		Dulić B. et al., 1967. "Experientia", 23: 945-948.
<i>N. leisleri</i> Kühn		46	50	Sm	-		Zima J., 1978 (cit.).
<i>N. lasiopterus</i> Schreber		42	50	Sm	M		Fedyk A., Fedyk S., 1970 (cit.).
		42	50	M	A		Zima J., 1978 (cit.).
<i>N. furvus</i> Imaizumi et Yoshiyuki		44	52	Sm	-		Ando K. et al., 1977 (cit.).
<i>Nycticeius humeralis</i> Rafinesque		46	48	Sm	d		Herada M., 1973. "Kromosomo", 91: 2885-2895.
							Ando K. et al., 1977 (cit.).
							Baker R.J., Patton J.L., 1967. (cit.).

									G	Bickham J.W., 1979b. (cit.).
<i>Rhogeessa parvula</i>	H.Allen	44	50	Sm	Sm				G	Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.).
									G	Bickham J.W., Baker R.J., 1977. "J. Mammal.", 58: 448-453.
<i>R. gracilis</i>	Miller	44	50	Sm	Sm				G	Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.).
<i>R. tumida</i>	H.Allen	42	50	Sm	Sm				G	Bickham J.W., Baker R.J., 1977 (cit.).
	( Мексика )									Там же
	( Никарагуа )	34	50	Sm	Sm				G	" "
	( Никарагуа )	32	52	Sm	Sm				G	" "
	( о. Тринидад )	30	50	Sm	Sm				G	" "
	( Суринам )	52	52	-	-					Honeycutt R.L. et al., 1980. "Ann. Carnegie Sci.Mus.", 49: 237-250.
<i>Scotophilus kuhli</i>	Leach	36	52	M	A					Pathak S., Sharma T., 1969 (cit.).
<i>S. temmincki</i>	Horsfield	36	52	M	A					Там же
<i>S. heathi</i>	Horsfield	36	54	Sm	A(d)					Bhatnagar V.S., Srivastava M.D.L., 1974. "Cytologia", 39: 327-394.
		36	52	Sm	A(d)					Sharma G.P. et al., 1974. "Mammal. Chrom.NewsL.", 15: 12.
<i>S. nigrata</i>	Schreber	36	-	-	-					Peterson R.L., Nagorsen D.W., 1975 (cit.).
<i>Lasiurus cinereus</i>	Beauvois	28	46	Sm	A					Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.).
<i>L. borealis</i>	Miller	28	46	Sm	A					Там же
<i>L. b. blossevillii</i>	Lesson	22	36	M	d					Wainberg R.L., 1966. "Arch.Biol.", 77: 411-423.
	et Garnot									

1	2	3	4	5	6	7
L.ega Gervais						
<i>ssp. xanthinus</i>	28	46	Sm	A		Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.).
<i>ssp. panamensis</i>	28	46	A	A		Tam xe
L.intermedius Allen	26	42	Sm	A		" "
	26	42	A	d		Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mammal.Chrom.", 3: 106.
Barbastella leucomelas	32	50	Sm	A		Ando K. et al., 1977 (cit.).
Cretzohmar						
B.barbastellus Schreber	32	50	M	A		Capanna E. et al., 1968. "Caryologia", 21: 137-145.
Plecotus auritus L.	32	50	Sm	A(d)		Bovey R., 1949. (cit.).
	32	54	Sm	A		Tsuchya K., 1979. (cit.).
P.austriacus Fisch	32	50	Sm	A		Ando K. et al., 1977. (cit.).
P.townsendii Cooper	32	48?	-	-		Pedyk A., Fedyk S., 1970 (cit.).
	32	50	A	A <sup>v</sup>	G	Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.).
						Anthony M.C., Kitechin K.M., 1976. "J.Mammal.", 57: 163-166.
P.rafinesque Lesson	32	50	A	A(d)		Baker R.J., Maskarello J.T., 1969. "South-west.Natur.", 14: 249-251.
P.phyllotus G.Allen	30	50	Sm	d		Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.).
					G	Bickham J.W., 1979b (cit.).
Euderma maculatum J.Allen	30	52	Sm	A		Williams D.F. et al., 1970. "J.Mammal.", 51: 602-606.

<i>Miniopterus sehrebersi</i>	46	48	M	d	Bevey R., 1949 (cit.).
Kühl	46	50	Sm	A	Куликов Г.К., Фаттаев М.Д., 1975 (цит.).
	46	52	Sm	A	Ando K. et al., 1977 (cit.).
				G, O	Bickham J.W., Hafner J.C., 1978. "Genetics", 48: 1-3.
<i>M.s.fuliginosus</i>	46	54	Sm	-	Obara Y., Tasaki Y., 1980. "Sei.Hirosaki Rep.Univ.", 27: 24-32.
<i>Murina aurata</i> Milne-Edwards	44	60	Sm	A	Ando K. et al., 1977 (cit.).
<i>M.a.ussuriensis</i> Ognev	44	50	Sm	A	Tsuchya K., 1979 (cit.).
<i>M.leucogaster</i> Milne-Edwards	44	58	Sm	A	Ando K. et al., 1977 (cit.).
	44	54	-	-	Harada M., 1973 (cit.).
<i>Antrozous pallidus</i> Le Conte	46	50	Sm	A	Baker R.J., Patton J.L., 1967 (cit.).
	46	50	Sm	A	Bickham J.W., 1979b (cit.).
Molossidae					
<i>Molossops greenhalli</i> Goodwin	34	60	St	Sm	Warner J.W. et al., 1974. "Can.J. Genet.Cytol.", 16: 165-176.
<i>M.aprasus</i> Temminck	34	60	St	Sm	Там же
<i>Tadarida brasiliensis</i> St.Hilaire	48	(56)	Sm	A	Srivastava M.D.L., Bhatnagar V.S., 1973. "Mammal.Chrom.News.", 14: 17-18.
<i>T.femorosacca</i> Merriam	48	58	Sm	Sm	Patton J.L., Baker R.J., 1966. "Mammal.Chrom.News.", 20: 66-67.

1	2	3	4	5	6	7
T.molossa Pallas	48	56	Sm	A		Patton J.L., Baker R.J., 1966 (cit.).
T.laticaudata Geoffroy	48	58	Sm	A		Warner J.W. et al., 1974 (cit.).
T.macrotis Gray	48	58	Sm	A		TAM же
T.aurispinosa Peale	48	58	Sm	A		" "
T.kalinowskii Thomas	48	56	Sm	A		" "
T.condilura Smith	48	56	Sm	A		Dulić B., Mutere F.A., 1973. "Period. biol.", 75: 61-65.
T.pumila Cretzohmar	48	58	M	A		TAM же
T.fulminans Thomas	48	54	Sm	A		Peterson R.L., Nagorsen D.W., 1975 (cit.).
T.bivittatus Heuglin	48	54	Sm	A		TAM же
T.aegyptiaca Geoffroy	48	54	Sm	A		Nagorsen D.V. et al., 1976. "Mammal. Chrom.News1.", 17: 9-11.
T.bemmeleni Jentink	48	54	Sm	A		TAM же
T.(Scotoecus) hindei Thomas	30	50	St	Sm		" "
T.(Otomops) martiensseni Matschie	48	56	Sm	A		Dulić B., Mutere F.A., 1973 (cit.).
Platymops setiger Peters	48	54	Sm	A		Warner J.W. et al., 1974 (cit.).
Promops centralis Thomas	48	58	M	A		TAM же
P.davisoni Thomas	48	58	Sm	A		" "



<i>P. nasutus</i> Spix	40	52	A	d	Srivastava M.D.L., Bhatnagar V.S., 1973 (cit.).
<i>Nyctinomus mexicanus</i> Sausser	48	-	-	-	Tam Ꞥe
<i>Eumops underwoodi</i> Goodwin	48	56	Sm	A	Warner J.W. et al., 1974 (cit.).
<i>E. perotis</i> Schinz	48	56	Sm	A	Tam Ꞥe
<i>E. auripendulus</i> Shaw	42	62	M	A	" "
<i>E. glaucinus</i> Wagner	40	64	M	A	" "
<i>Molossus sinaloae</i> J. Allen	48	58	Sm	A	" "
<i>M. ater</i> Geoffroy	48	58	Sm	St	" "
<i>M. perotis</i> Schinz	48	54	M	A	Weinberg R.L. et al., 1974. "Phisis", C-33: 249-254.
<i>M. rufus</i> Geoffroy	48	54	M	A	Tam Ꞥe
<b>Mystacinidae</b>					
<i>Mystacina tuberculata</i> Gray	36	60	-	-	Biokham J.W. et al., 1980. "J. Mammal.", 61: 322-324.
<u>Primates</u>					
<b>Tupaiaidae</b>					
<i>Tupaia glis</i> Diard	60	80	-	-	Hsu T.C., Johnson M.L., 1963. "Amer. Natur.", 97: 127-129.

1	2	3	4	5	6	7
<i>T. glis</i> Diard	62	72	Sm	A		Klinger H.P., 1963. "Cytogenetics", 2: 140-151.
	60	72	Sm	A		Arrighi F.E. et al., 1969. "Cytogenetics", 8: 199-208.
	60	70	Sm	Sm		Lisco H. et al., 1973. "Primates", 14: 305-308.
<i>T. chinensis</i> Andersen	62	72	Sm	A		Arrighi F.E. et al., 1969 (cit.).
<i>T. longipes</i> Thomas	60	76	-	-	G,C	Mandahl N., 1976. "Hereditas", 83: 131-134. Arrighi F.E., 1969. "Mammal.Chrom. Newsl.", 10: 27.
<i>T. minor</i> Günther	66	76	-	-		Lisco H. et al., 1973 (cit.).
<i>T. montana</i> Thomas	68	70	M	A		Arrighi F.E. et al., 1969 (cit.).
<i>T. palawanensis</i> Thomas	52	70	Sm	d		Tam ke
<i>Urogale everetti</i> Thomas	44	80	-	-		" "
<b>Lemuridae</b>						
<i>Hapalemur griseus</i> griseus	54	60	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 441.
Link	54	62	A	A		Egoscue J., 1969. In: Comparative Mammal. Cytogenetics (K.Benirschke, ed.). New-York.
	54	60	A	d	G,Q,R	Rumpler Y., Dutrillaux B., 1978. "Cytogenet.Cell Genet.", 21: 201-211.

H.g.olivaceus Geoffroy	58	62	A	-	Egozue J., 1969 (cit.).
H.g.occidentalis	58	58	A	d	Rumpler Y., Dutrillaux B., 1978 (cit.).
H.g.ssp.	58	64	A	d	Tam же
H.simus Gray	60	60	Sm	d	" "
Lemur mongoz L.	60	62	A	A	Chu E.H.Y., Swomley B.A., 1961. "Science", 133: 1925.
	60	64	A	A	Rumpler Y., Dutrillaux B., 1976. "Cytogenet. Cell Genet.", 17: 268-281.
	60	62	A	A	Takahashi E., Konodo N., 1977. "Proc, Jap. Acad.", B53: 147-151.
L.fulvus fulvus Geoffroy	48	62	A	A(d)	Rumpler Y., Albignac C.R., 1969. "Compt. Rend.Soc.Biol.", 163: 8-9; Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 5: 244.
	60	62	A	A(d)	Pasztor L.M., Van Horn R., 1973. "Mammal. Chrom.News.", 14: 4.
				G	Takahashi E., Konodo N., 1977 (cit.).
				C,Q,R	Rumpler Y., Dutrillaux B., 1976 (cit.).
				G,Q,T	Dutrillaux B., Rumpler Y., 1977. "Cytogenet.Cell Genet.", 18: 187-211.
L.f.mayottensis Schlegel	60	62	A	A	Dresser M.E., Hamilton A.E., 1979. "Cytogenet.Cell Genet.", 24: 160-167.
				G,C, AgNOR	Hamilton A.E. et al., 1980. "Int.J.Primatol.", 1: 81-93.
L.f.collaris Geoffroy	60	63	A	A	Rumpler Y., Albignac R., 1969 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
<i>L.f.collaris</i> Geoffroy	52	62	A	A	A	Rumpler Y., Albignac R., 1969 (cit.).
	48	62	A	-		Andrew E. et al., 1977. "Am.J.Physical. Anthropol."
	50, 51	62	A	A	G	Dutrillaux B., Rumpler Y., 1977 (cit.).
<i>L.f.albifrons</i> Geoffroy	52	62	A	A	G, Q, T	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 509.
	60	62	A	A	G, C	Chu E.H.Y., Swomley B.A., 1961 (cit.).
<i>L.f.rufus</i> Aud	60	62	A	A		Rumpler Y., Dutrillaux B., 1976 (cit.).
<i>L.f.albocollaris</i>	48	62	A	A	C, Q, R	Chu E.H.Y., Swomley B.A. 1961 (cit.).
<i>L.variegatus</i> Kerr	46	62	Sm	A		Takahashi E., Konodo N., 1977 (cit.).
					G	Rumpler Y., Dutrillaux B., 1979. "Cyto- genet.Cell Genet.", 24: 224-232.
<i>L.macaco</i> L.	44	62	A	d		Chu E.H.Y., Bender M.A., 1961. "Science", 133: 1399.
					C, Q, R	Rumpler Y., Albignac R., 1971. "Compt. Rend.Soc.Biol.", 165: 741-745.
<i>L.rubriventer</i> Geoffroy	50	62	A	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 185.
					G, Q, T	Rumpler Y., Albignac R., 1971 (cit.).
<i>L.catta</i> L.	56	62	Sm	A		Pasztor L.M., 1977. "Genetics" (USA), 86: 48.
	56	64	A	A		
	56	62	Sm	A	G, C	

<i>L. coronatus</i>	56	58	M	d	G, Q, R	Rumpler Y., Dutrillaux B., 1978 (cit.).
	46	62	A	A	G	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 508.
					C	Dutrillaux B., 1979. "Hum.Genet.", 48: 251-314.
					C, Q, R	Rumpler Y., Dutrillaux B., 1979 (cit.).
<i>Lepilemur mustelinus</i>	26	42	M	d	G	Takahashi E., Konodo N., 1977 (cit.).
Geoffroy	20	36	Sm	A		Buettner-Janush J. et al., 1973. "Amer.J.Phys.Anthropol.", 39: 1-5.
	34	40	-	-		Rumpler Y., Albignac R., 1978. "J.Hum.Evol.", 7: 191-196.
<i>L.septentrionalis</i> sp.n.	34-38	38	A	-		Rumpler Y., Albignac R., 1975. "Amer.J.Phys.Anthropol.", 42: 425-429.
<i>L.ruficaudatus</i> Grandidier	20	38	-	-		Rumpler Y., Albignac R., 1978 (cit.).
<i>L.rufescens</i> Lorenz-Libur-	22	40	-	-		TAM KE
nam						
<i>L.dorsalis</i> Gray	26	44	-	-		" "
<i>L.leucopus</i> Forsuth-Major	26	44	-	-		" "
<i>Cheirogaleus major</i>	66	66	Sm	d	G	Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 440.
Geoffroy					Q, R	Rumpler Y., Dutrillaux B., 1979 (cit.).
<i>C.medius</i> Geoffroy	66	66	Sm	d		Hsu T.C., Benirschke K., 1975 (cit.).
					G, C,	Dresser M.E., Hamilton A.E., 1979 (cit.).
					AGNOR	

1	2	3	4	5	6	7
<i>Microcebus murinus</i> Miller	66	64	Sm	A	C, Q, R	Chu E.H.Y., Swomley B.A., 1961. (cit.). Rumpler Y., Dutrillaux B., 1976 (cit.).
<i>M.coquerelli</i> Grandidier	68	64	Sm	A	C, Q, R	Rumpler Y., Dutrillaux B., 1979. (cit.).
<i>Phaner furcifer</i> Blainville	66	64	Sm	d	Q, R	Tam же
	46	60	M	d	Q, R	
Indridae						
<i>Propithecus verreauxi</i>	48	-	-	-	-	Chu E.H.Y., Bender M.A., 1962. "Ann.N.-Y. Acad.Sci.", 1-2: 253.
<i>verreauxi</i> Grandidier	48	70	St	A	-	Takahashi E. et al., 1975. "CIS", 18: 18-20.
<i>P.v.coquerelli</i>	48	70	St	A	-	
Lorisidae						
<i>Loris tardigradus</i> L.	62	98	Sm	A	-	Manna G.K., Talukdar M., 1966. "Mammal. Chrom.Newsl.", 17: 78.
<i>Nycticebus coucang</i>	50	-	-	-	-	Bender M.A., Mettler L.E., 1958. "Science", 128: 186-190.
Boddaert	50	96	M	M	-	Klinger H.P., 1969. "Cytogenetics", 2: 140-151.
	52	(98)	-	-	-	De Boer L.E.M., 1972. "Mammal.Chrom. Newsl.", 13: 4-6.
	50-52	96	Sm	M	G, C, Q	Garcia M. et al., 1978. "Folia Primatol.", 29: 109-106.
						Dutrillaux B. et al., 1979. "Ann.Genet.", 22: 93-98.

<i>Arctocebus calabarensis</i> Smith	52	100	Sm	Sm	Egozue J., Egozue V.M., 1966. "Mammal. Chrom.NeWSl.", 20: 53-54.
<i>Perodicticus potto Müller</i>	62	92	Sm	A	De Stefano G.F., Formenti D., 1974. "J.Hum.Evol.", 3: 425.
<i>Galago senegalensis</i> Geoffroy	38	-	-	-	Dutrillaux B. et al., 1979. (cit.). Matthey R., 1955. "Rev.suisse zool.", 62: 190-197.
<i>G.s.sanzibaricus</i>	36	64	St	-	Ying K.L., Butler H., 1971. "Canad.J. Genet.Cytol.", 13: 793-800.
<i>G.s.moholi</i>	36	66	St	-	TAM №
<i>G.s.braccatus</i>	36-38	62	A	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 511.
	36	66	A	-	De Boer L.E.M., 1972. "Genen en Phaenen", 15: 41-64.
	36	60	A	-	Ying K.L., Butler H., 1971 (cit.).
	37	61	A	-	TAM №
	38	62	A	A	" "
<i>G.crassicaudatus orassi-</i> <i>caudatus Geoffroy</i>	62	86	St	A	De Boer L.E.M., 1973. "Genetica", 44: 155-193.
	62	90	St	A	De Boer L.E.M., 1972 (cit.).
<i>G.c.monteiri Gray</i>	62	72	St	A	De Boer L.E.M., 1973 (cit.).
	62	70	St	A	De Boer L.E.M., 1972 (cit.).
<i>G.c.kikuyuensis Lönnberg</i>	62	86	St	A	De Boer L.E.M., 1973 (cit.).
<i>G.alleni Waterhouse</i>	40	60	St	A	TAM №
<i>G.demidovi Fischer</i>	58	62	St	A	" "

1	2	3	4	5	6	7
<b>Tarsiidae</b>						
<i>Tarsius bancanus</i> Horsfield	80	94	-	-		Klinger H.P., 1963. "Cytogenetics", 2: 140-151.
<i>T. syrichta</i> L.	80	90	M	A		Chiarelli B., Egoscue J., 1968. "Mammal. Chrom. Newsl.", 9: 85.
<b>Cebidae</b>						
<i>Aotus trivirgatus</i> Humboldt	50	66	Sm	A		Chiarelli B., Barberis L., 1966. "Mammal. Chrom. Newsl.", 20: 216.
	50	66	Sm	A	G, Q	Yunis E. et al., 1977. "Folia Primatol.", 27: 165-177.
	52	76	M	A		Koiffman C.P., Saldanha P.H., 1974. "J. Hum. Evol.", 3: 275-282.
	53	72	Sm	-		De Boer L.E.M., 1972. "Mammal. Chrom. Newsl.", 13: 4-6.
<i>A. t. trivirgatus</i> Humboldt	54	72	Sm	M(d)		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal. Chrom.", 9: 298.
	54	78	Sm	d		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal. Chrom.", 6: 298.
<i>A. t. griseimembra</i> Elliot	52-54	74	Sm	d		Brumback R.A.A., 1971. "J. Hered.", 65: 321-323.
					G	Brumback R.A.A., 1975. "J. Hum. Evol.", 4: 385-386.
					G, Q	Yunis E. et al., 1977 (cit.).





1	2	3	4	5	6	7
Chiropteres satanas Hoffmannsegg	54	78	-	-		De Boer L.E.M., 1975 (cit.).
Alouatta seniculus L.	44	54	A	Sm		Bender M.A., Chu E.H.Y., 1963. In: Evolutionary and Genetic Biol. of Primates (Buether-Janusch, ed.), 1: 261-310.
	40+3- -5B	50+B	A	Sm		Yunis E.J. et al., 1976. "Folia Primatol.", 25: 215-224.
A.villosa Gray	53	-	-	-		Hsu T.C., 1965. "Mammal.Crom.News.", 15: 98.
A.caraya Humboldt	52	70	Sm	A		Egozcue J. et al., 1966, "Cytogenetics", 5: 20-27.
A.palliata Gray	53♂ 54♀	74	Sm	O	G,C	Ma N.S.F. et al., 1975. "J.Med.Primatol.", 4: 299-307.
A.fusca	50	68	Sm	A		Koiffman C.P., Saldanha P.H., 1974. "J.Mammal.Evol.", 3: 275-282.
Cebus albifrons Humboldt	54	72	Sm	A		Egozcue J., Egozcue V.M., 1967. "Folia Primatol.", 5: 285-294.
	54	70	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 447.
	54	68	-	-	G,Q	Caballero O.M.T. et al., 1976. "Folia Primatol.", 26: 310-321.
	52	68	Sm	A		Garcia M. et al., 1976. "Folia Primatol.", 24: 313-319.
					C,Q,R,T	Koiffman C.P., Saldanha P.H., 1974 (cit.). Dutrillaux B., Couturier J., 1981 (cit.).

<i>C. oaspucinus</i> L.	52	70	A	A	Egozcue J., Egozcue V.M., 1966. "Mammal. Chrom.NeWSl.", 20: 71.
	52	68	Sm	A C,Q,R,T	Dutrillaux B. et al., 1978. "Ann.genet.", 21: 142-148.
	54	70	Sm	A	Egozcue J., 1969 (cit.).
	54	76	A	-	Tam Egozcue J., 1969 (cit.).
<i>C. apella</i> L.	54	78	Sm	A	Caballero O.M.T. et al., 1976 (cit.).
	54	78	(A)	G,Q	Bender M.A., Mettler L.E., 1958. "Science", 128: 186-190;
	54	74	Sm	A G,Q	Chu E.H.Y., Bender M.A., 1961 (cit.).
	54	74	A	A	Garcia M. et al., 1978. "Folia Pri-matol.", 29: 196-205.
<i>C. nigrivittatus</i> Wagner	54	68	Sm	A C,Q,R,T	Dutrillaux B., Couturier J., 1981 (cit.).
<i>C. sp.</i>	54	74	A	A	Dutrillaux B. et al., 1978 (cit.).
<i>Saimiri sciureus</i> L.	44	68-78	Sm	A	Koiffman C.P., Saldanha P.H., 1974 (cit.).
	44	68-78	Sm	A	Bender M.A., Mettler L.E. 1958 (cit.);
	44	76-78	M	A C	Egozcue J. et al., 1969 (cit.);
	44	70-74	Sm	A G,C	Srivastava P.K. et al., 1969. "Prima-tes", 10: 171-180.
	44	70-74	Sm	A G,C	Leu Y.-P. et al., 1977. "Cytogenet.Cell Genet.", 19: 15-25.
	44	70-74	Sm	A G,C	Jones T.C., McNansy S.F., 1975. "Fed.proc.", 34: 1646-1650.
	44	70-74	Sm	A G,C	Dutrillaux B., Couturier J., 1981 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
<i>S.madeirae</i> Thomas	44	74	Sm	A		Egozcue J. et al., 1967. "Mammal. Chrom. Newsl.", 8: 14.
						TAM же
<i>S.boliviana</i> Orbig	44	74	Sm	A		Bender M.A., Mettler L.E., 1958 (cit.); Chu E.H.Y., Bender M.A., 1961 (cit.).
<i>Atelles paniscus</i> L.	34	62	Sm	A	G	Turleau C. et al., 1974. "Ann. Genet.", 17: 213-215.
<i>A.belzebuth</i> Geoffroy	34	62	M	A		Chu E.H.Y., Bender M.A., 1961 (cit.).
<i>A.geoffroyi</i> Kuhl	34	62	Sm	Sm		Egozcue J. et al., 1969 (cit.)
				A?		
<i>A.fuscipes</i> Gray	34	62	M	M		Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal. Chrom.", 2: 98.
						Wurster D.H., Benirschke K., 1969. "Mammal. Chrom. Newsl.", 10: 3-4.
<i>Brachyteles arachnoides</i> Geoffroy	34?	-	-	-		Chiarelli B., Barberis L., 1966. "Mammal. Chrom. Newsl.", 22: 216.
	62	88	-	-		Koiffman C.P., Saldanha P.H., 1978. "Genetica", 48: 129-130.
<i>Lagothrix ubericola</i> Elliot	62	90	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal. Chrom.", 9: 448.
<i>L.lagothricha</i> Humboldt	62	90	Sm	A		Egozcue J., Perkins E.M., 1970. "Folia Primatol.", 12: 77-80.
					G,C,Q	Garcia M. et al., 1980. "Genetica", 54: 181-184.

C, Q, R, T Dutrillaux B., Couturier J., 1981 (cit.).

Callithricidae

Callimico goeldii Thomas	48	78	-	-	Bender M.A., Mettler L.E., 1960. "Cyto- logia", 25: 400-404.
	48	76	Sm	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 398.
	48	80	Sm	A	Egozcue J. et al., 1968. "Folia Pri- matol.", 9: 81-94.
	47♂	76	Sm	O	Hsu T.C., Hampton S.H., 1970. "Folia Primatol.", 13: 183-195.
	48♀				
Callithrix chrysoleucos Wagner	46	74	Sm	Sm	Bender M.A., Mettler L.E., 1960 (cit.).
C.jacchus jacchus L.	46	74	Sm	A	Hsu T.C., Hampton S.H., 1970 (cit.).
C.j.penicillata	46	74	Sm	A	
C.j.ssp.	46	78	Sm	A	Pedreira C.M., Peixoto L.I.S., 1975. "J.Hum.Evol.", 4: 293-296.
	46	76	Sm	d	Benirschke K. et al., 1962. "Science", 138: 513-515.
	44	76	Sm	A	Egozcue J., 1969 (cit.).
					R Perrotez C., 1974. "Exp.Anim.", 7: 173-180.
C.pygmaea Spix	44	74	Sm	A	Dutrillaux B., Couturier J., 1981 (cit.).
C.argentata L.	44	74	Sm	M	Wohnus J.F., Benirschke K., 1966. "Cy- togenetics", 5: 94-105. Egozcue J., 1969 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
	44	70	Sm	d		Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 195.
<i>C.humeralifer</i> Geoffroy	44	74	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 196.
<i>C.penicillata</i> Geoffroy	46	78	-	-		Pedreira C.M., Peixoto L.I.S., 1975 (cit.).
<i>Leontideus rosalia</i> L.	46	(78)	Sm	M		Benirschke K., Brownhill L.E., 1963. "Cytogenetics", 1: 245-247.
<i>Seguinus oedipus</i> L.	46	74	Sm	Sm		Egozcue J. et al., 1968 (cit.); Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 198.
<i>S.midas</i> L.	46	74	Sm	A		Low R.I., Benirschke K., 1968. "Folia Primatol.", 8: 180-191. Schmid W., Glaser D., 1977. "Folia Primatol.", 28: 154-158.
					G,Q,R	
<i>S.fuscicollis</i> Spix	46	74	Sm	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 197.
<i>S.nigricollis</i> Spix	46	74	Sm	Sm		Wohnus J.F., Benirschke K., 1966 (cit.). Henderson A.S. et al., 1977. "Cytogenet. Cell Genet.", 19: 281-302.
<i>S.mystax</i> Spix	46	74	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal.Chrom.", 2: 99.
					G	
<i>S.leucopus</i> Günther	46	74	Sm	M		Wohnus J.F., Benirschke K., 1966 (cit.).
	46	74	Sm	Sm		Hsu T.C., Hampton S.H., 1970. "Folia Primatol.", 13: 182-195.

<i>S. tamarin</i> Link	46	-	-	-	-	Benirschke K., Brownhill L.E., 1963. "Cytogenetics", 2: 331-340.
<b>Cercopithecidae</b>						
<i>Macaca mulatta</i> Zimmermann	42	80	Sm	A		Darlington C.D., Haque A., 1955. "Nature", 145: 32; Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mammal.Chrom.", 3: 147. Perticone P. et al., 1974. "J.Hum.Evol.", 3: 291-295. De Vries G.F. et al., 1975. "Cytogenet. Cell Genet.", 14: 26-33. Finaz C. et al., 1978. "Ann.genet.", 31: 149-151. Rani R. et al., 1981. "J.Hum.Evol.", 10: 409-412.
<i>M. sylvana</i> L.	42	80	Sm	Sm		Egozcue J., 1969 (cit.).
<i>M. speciosa</i> Cuvier	42	80	Sm	Sm		Tam Ꞇe
<i>M. fuscata</i> Blyth	42	80	Sm	Sm		" "
<i>M. assamensis</i> M'Clelland	42	80	Sm	Sm		" "
<i>M. fascicularis</i> Wroughton	42	80	Sm	A(d)		Fernandez-Donoso R. et al., 1970. "Hereditas", 65: 269-275. Vries G.F.de et al., 1975 (cit.).
<i>M. silenus</i> L.	42	80	Sm	Sm		Egozcue J., 1969 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
<i>M.nemestrina</i> L.	42	80	Sm	Sm	G	Egozue J., 1969 (cit.). Джемилев С.А., 1977. "Вестн.АМН СССР", 8: 41-48.
<i>M.radiata</i> Geoffroy	42	80	Sm	Sm		Egozue J., 1969 (cit.).
<i>M.sinica</i> L.	42	80	Sm	Sm		Там же
<i>M.irus</i> Cuvier	42	80	Sm	Sm		" "
<i>M.cyclopis</i> Swinhoe	42	80	Sm	Sm		" "
<i>M.maura</i> Cuvier	42	80	Sm	Sm		" "
<i>M.niger</i> Desmarest	42	80	Sm	Sm		" "
<i>Cercocebus albigena</i> Gray	42	80	Sm	Sm		" "
<i>C.aterrimus</i> Oudemans	42	80	Sm	Sm		C,Q,R,T Dutrillaux B. et al., 1979. "Ann.genet.", 22: 82-89.
<i>C.galeritus</i> Peters	42	80	Sm	Sm		Egozue J., 1969 (cit.). C,Q,R,T Dutrillaux B. et al., 1979 (cit.).
<i>C.torquatus</i> Kerr	42	80	Sm	Sm		Egozue J., 1969 (cit.). C,Q,R,T Dutrillaux B. et al., 1979 (cit.).
<i>Papio sphinx</i> L.	42	80	Sm	Sm	G	Chiarelli B., 1962. "Caryologia", 15: 401. Egozue J., 1969 (cit.). Rubio-Goday A. et al., 1976. "Folia Primatol.", 26: 306-309.
<i>P.hamadryas</i> L.	42	80	Sm	Sm		Egozue J., 1969 (cit.).



<i>P. cynocephalus</i> L.	42	80	Sm	Sm	G	Маркрян Д.С., 1975. "Генетика", 11: 147-152. Egozue J., 1969 (cit.). Henderson A.S. et al., 1977. "Cytogenet. Cell Genet.", 19: 281-302. Finas C. et al., 1978. (cit.)
<i>P. gelade</i> Rupp	42	80	Sm	Sm	G, G, R, AgNOR	Soullie J., Grouchy J., 1981. "Amer. J. Phys. Anthropol.", 56: 107-113. Egozue J., 1969 (cit.).
<i>P. ursinus</i> Kerr	42	-	-	-	G, G, R, AgNOR	Ismail H., Tobias P.V., 1956. In: Chromosomes, Sex-cells and Evolution in Mammals (P.V. Tobias, ed.), London. Chiarelli B., 1962. "Experientia", 18: 405-406.
<i>P. comatus</i> Geoffroy	42	-	-	-		Chu E.H.J., Giles N.H., 1957. "Am. Nat.", 91: 273-282. Chiarelli B., 1962. (cit.).
<i>P. doguera</i> Puch	42	-	-	-		Darlington C.D., Haque A., 1955. "Nature", 175: 32.
<i>P. leucophaeus</i> Civier	42	-	-	-		Finas C. et al., 1978. (cit.). Darlington C.D., Haque A., 1955. (cit.).
<i>P. papio</i> Desmarest	42	80	Sm	A	G, C, R	Egozue J., 1969 (cit.). Grant P.G., Ledbetter D.H., 1979. "Amer. J. Phys. Anthropol.", 50: 444.
<i>P. sp. (anubis?)</i> Fischer	42	80	Sm	A		
<i>Cercopithecus patas</i> Schreber	54	90	Sm	A	G, C	

1	2	3	4	5	6	7
<i>C. talpoin</i> Schreber	54	90	Sm d		G, C, Q, AgNOR	Ponsa M. et al., 1981. "Genetica", 56: 39-45.
<i>C. aethiops</i> L.	60	(100)	Sm M		G, C, Q, AgNOR	Chiarelli B., 1968. "Cytologia", 33: 1-16. Ponsa M. et al., 1980. "Cytogenet. Cell Genet.", 28: 41-46.
<i>C. diana</i> L.	58	(98)	Sm Sm		R, G, Q, C G, C	Finaz C. et al., 1976. "Ann. genet.", 19: 213-216. Grant P.G., Ledbetter D.H., 1979 (cit.).
<i>C. nigroviridis</i> Pocock (?)	60	-	-		G, C, Q	Chiarelli B., 1968 (cit.). Wyandt H.E. et al., 1977. "Mammal. Chrom. Newsl.", 18: 71-72. Chu E.H.Y., Giles N.H., 1957 (cit.).
<i>C. (Allenopithecus) nigroviridis</i> Pocock	48	92	Sm A(d)			Chiarelli B., 1962. "Experientia", 18: 405-406. Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal. Chrom.", 6: 299.
<i>C. neglectus</i> Schlegel	60	-	-		G	Ardito G., Mortelmans J., 1975. "J. Hum. Evol.", 4: 377-381.
<i>C. cephus</i> L.	58	102	-			Egozue J., 1969 (cit.).
	62	108	-			Chiarelli B., 1968 (cit.). Там же
	66	(100)	Sm d			" "

C.mona Schreber	66 66,68	110 112	Sm Sm d	- d	G,C	Grant P.G., Ledbetter D.H., 1979 (cit.). Chiarelli B., 1968. (cit.). TAM жe
C.asoanius Andebert	66	112	Sm	A(d)		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 6: 300.
C.petsaurista Schreber	66	-	-	-		Chu E.H.Y., Giles N.M., 1957 (cit.).
	66	112	Sm	d	G,C,Q, AGMOR	Caballin M.R. et al., 1980. "Folia Primatol.", 34: 278-285.
C.nictitans L.	66 77	110 114	Sm Sm	- -		Chiarelli B., 1968. (cit.). TAM жe
C.l'hoesti Selater	58 60 72	98 98 118	Sm Sm Sm	d d -		" " " " Chu E.H.Y., Bender M.A., 1961. "Science", 133: 1399.
C.mitis Wolf	72	116	Sm	A		Chiarelli B., 1968. (cit.).
C.hamlyni Pocock	64	116	-	-	G,C	Grant P.G., Ledbetter D.H., 1979 (cit.). De Boer L.E.M., 1970. "Genen en Phaenen", 13: 99-103.
C.pygerythrus	60	94	Sm	Sm		Farber P.A., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 20: 205.
Pygathrix nemaeus L.	44	82	M	A		Wurster D.H., Benirschke K., 1969. "Mammal.Chrom.Newsl.", 10: 3-5. Bogart M.H., Kumamoto A.T., 1978. "Folia Primatol.", 30: 152-160.

1	2	3	4	5	6	7
Rhinopithecus roxellanae Milne-Edwards	44	82	Sm	Sm	G, C, Q	Zneimer S. et al., 1979. "CIS", 26: 19-22. Yifeng Chen, 1979. "J.Hum.Evol.", 8: 597-602.
Presbitis entellus Dufrence	44	82	Sm	Sm		Ushjima R.N. et al., 1964. "Science", 146: 78. Sharma T., Kakati S., 1966. "Mammal. Chrom.News.", 20: 70.
	44	82	Sm	A		Sharma T., Garg G.S., 1974. "J.Hum. Evol.", 3:
	44	80	Sm	A	G, C, Q	Zneimer S. et al., 1979 (cit.).
P.obscurus Reid	44	-	-	-	G	Krishna M.D.S. et al., 1979. "Curr. Sci.", 48: 180-181.
	44	82	Sm	Sm		Chiarelli B., 1962. (cit.).
P.phayrei Blith	44	82	M	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 5: 249.
P.senex Erxleben	44	82	Sm	A(d)		Wurster D.H., Benirschke K., 1969 (cit.).
	44	82	Sm	A		Goldstein P.R., Birdwell T.R., 1967. "Mammal.Chrom.News.", 8: 197-301.
P.melanophus	44	82	Sm	A	G	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 517.
	44	82	Sm	M	G	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 516.
P.franciosi Pousargues	44	82	Sm	M	G	Yifeng Chen et al., 1979 (cit.).

Nasalis larvatus Wurm	48	92	Sm	A	Chiarelli B., 1966. "Experientia", 22: 797.
				G,C,Q	Soma H. et al., 1974. "CIS", 17: 24-26.
Colobus polycomos Zimmernmann	44	-	-	-	Chiarelli B., 1962 (cit.).
	44	84	Sm	Sm	Henderson A.S. et al., 1977. "Cytogenet. Cell Genet.", 19: 281-302.
C.badius Kerr	44	84	Sm	A	Kuhu H.J., 1967. In: Progress in Primateology (V.Fischer, ed.), Stuttgart.
C.abissinicus Oken	44	84	Sm	-	Ryan P.M., Soukuo P., 1977. "Mammal. Chrom.Newsl.", 18: 122-123.
C.vellerosus					Dutrillaux B. et al., 1981. "Ann.genet.", 24: 78-81.
Pongidae					
Hylobates lar L.	44	84	Sm	d	Chiarelli B., 1962 (cit.).
				G,C,Q	Tantravahi R. et al., 1975. "Cytogenet. Cell Genet.", 15: 92-102.
				G,Q,R,T	Dutrillaux B. et al., 1975. "Cytogenet. Cell Genet.", 15: 81-91.
				Q,AgNOR	Tantravahi R. et al., 1976. "Chromosoma", 56: 15-20.
H.concolor Harlan	52	94	M	A(d)	Wurster D.H., Benirschke K., 1969. "Mammal.Chrom.Newsl.", 10: 3-5.
				G,Q,R,T	Dutrillaux B. et al., 1975 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
H. agillis Cuvier	44	84	Sm	Sm		Chiarelli B., 1962 (cit.). TAM №
H. moloch Audebert	44	84	Sm	d		
H. hoolock Harlan	44	84	Sm	Sm	G, C, Q	Tantravahi R. et al., 1975 (cit.). Chiarelli B., 1962 (cit.).
H. pileatus Blith	44	84	Sm	Sm		Markvong A., 1973. "Mammal.Chrom.Newsl.", 14: 148-149.
H. (Symphalangus) syndactylus Raffles	50	94	Sm	M		Klinger H.P., 1963. "Cytogenetics", 2: 140-151. Ledbetter D.H., 1981. "Cytogenet.Cell Genet.", 29: 250-252.
Pongo pygmaeus L.	48	(88)	Sm	Sm	G, C, AgNOR	Chiarelli B., 1962 (cit.); Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 5: 250; De Boer L.E.M., 1972. "Genen en Phaenen", 15: 41-64.
Pan troglodites Blumenbach	48	-	-	-	G, C, Q Q, AgNOR R	Sruanez H. et al., 1976. "Cytogenet. Cell Genet.", 17: 26-34. Tantravahi R. et al., 1976 (cit.). Dutrillaux B., 1979. "Hum.genet.", 48: 251-314.
	48	(88)	M	M		Yeager C.H. et al., 1940. "Science", 91: 74. Young W.J. et al., 1960. "Science", 131: 1672-1673.



1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

Q, AgNOR Tantravahi R. et al., 1976 (cit.).

Edentata

Myrmecophagidae

Tamandua tetradactyla L. 54 104 Sm Sm Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mammal.Chrom.", 3: 108.

Bradypodidae

Choloepus hoffmanni Peters 49 66 Sm O\*1) Corin-Frederic J., 1969. "Chromosoma", 27: 268-287.  
 C.didactylus L. (♂♂)53 72 Sm transl\*1) Sonta S. et al., 1980. "CIS", 28: 15-17.  
 (♀♀)53 72 X<sub>1</sub>-Sm X<sub>2</sub>-O

Dasypodidae

Chaetophractus villosus Desmarest 60 88 A A(d) Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 356.  
 Euphractus sexcinctus L. 58 98 Sm A(d) Benirschke K. et al., 1969. In: Comparative Mammal.Cytogenetics (K.Benirschke, ed.), New-York.

\*1) Y- хромосома транслоцирована на аутосому.



	50	76	M	M	Tam же
<i>Prionontes giganteus</i> Geoffroy					Meritt D.A. et al., 1973. "Mammal. Chron.News.", 14: 3.
<i>Zaedyus pichi</i> Desmarest	62	88	Sm	A(d)	Benirschke K. et al., 1969. (cit.). Tam же
<i>Cabassous centralis</i> Miller	62	74	Sm	d	Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 5.
<i>Dasypus hybridus</i> Desmarest	64	(84)	Sm	-	Benirschke K. et al., 1969 (cit.).
<i>D.novemcinctus</i> L.	64	80	Sm	A	
	64	82	Sm	A	
<u>Pholidota</u>					
Moridae					
<i>Manis pentadactyla</i> L.	36	66	St	A(d)	Ray-Chaudhuri S.P. et al., 1969. "Expe- rientia", 25: 1167-1168. Makino S., Tateishi S., 1951. "J.Fac. Sci.Hokkaido Univ.", 6: 319-322.
	42?	-	-	-	
<u>Lagomorpha</u>					
Ochotonidae					
<i>Ochotona pusilla</i> Pallas	68	(104)	Sm	A	Воронцов Н.Н., Иваницкая Е.Ю., 1973. "Зоол.ж.", 52: 584-588.

1	2	3	4	5	6	7
<i>O. collaris</i> Nelson	68	(90)	Sm	A		Rausch V.R., Ritter D.G., 1973. "Mammal. Chrom. Newsl.", 14: 109-111.
<i>O. princeps</i> Richardson	68	(90)	Sm	Sm		Adams C.E., 1971. "Mammal. Chrom. Newsl.", 12: 77-78. Stock A.D., 1976. "Cytogenet. Cell Genet.", 17: 78-88.
<i>O. rutila</i> Severtsov	62	(80)	Sm	A		Воронцов Н.Н., Иваницкая Е.Ю., 1973 (цит.). Там же
<i>O. macrotis</i> Günther	62	(82)	Sm	A		
<i>O. rufescens</i> Gray	60	(82)	Sm	d		Nadler G.F. et al., 1969. "Experientia", 25: 774-775.
<i>O. daurica</i> Pallas	50	(80)	Sm	d		Воронцов Н.Н., Иваницкая Е.Ю., 1973 (цит.). Иваницкая Е.Ю., 1978. В кн.: II Съезд ВТО, тез. докл. М.: Наука.
<i>O. alpina</i> Pallas	42	72	Sm	d		Воронцов Н.Н., Иваницкая Е.Ю., 1973 (цит.). Иваницкая Е.Ю., 1978 (цит.).
<i>O. hyperborea</i> Pallas	40	72	Sm	A		Hayata I., Shimba H., 1969. "J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.", Ser. 6, 17: 393-396.
<i>O. pricei</i> Thomas	38	72	Sm	A(d)		Воронцов Н.Н., Иваницкая Е.Ю., 1973 (цит.). Иваницкая Е.Ю., 1978 (цит.).
Leporidae						

<i>Lepus (Caprolagus) nigricollis</i> Cuvier	48	80	Sm	A(d)	Sharma G.P., Handa S.M., 1975. "Mammal. Chrom. Newsl.", 16: 168.
<i>L.(C.) brachyurus</i> Temminck	48	(72)	Sm	A	Tsuchiya K., Yosida H., 1970. "Ann. Rep. Nat. Inst. Genet." (Jap.) 21: 54.
<i>L. alleni</i> Mearns	48	(86)	Sm	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal. Chrom.", 1: 6.
<i>L. timidus</i> L.	48	(88)	Sm	A	Gustavsson I., 1971. "Hereditas", 67: 27-34. Schröder J. et al., 1978. "Hereditas", 88: 183-188.
<i>L. t. ainu</i>	48	72	M	A	Tsuchiya K., Yosida H., 1970 (cit.).
<i>L. europaeus</i> Pallas	48	(88)	Sm	A	Gustavsson I., 1971. (cit.). Schröder J. et al., 1978. (cit.).
<i>L. tolai</i> Pallas	48	(68)	Sm	A(d)	G Воронцов Н.Н., Иванецкая Е.Ю., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.), Новосибирск.
<i>L. othus</i> Merriam	48	(78)	M	A	Rausch V.R., Ritter D.G., 1974. "Mammal. Chrom. Newsl.", 15: 7-9.
<i>L. americanus</i> Erxleben	48	(78)	Sm	A(d)	Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal. Chrom.", 4: 161. Stoek A.D., 1976 (cit.).
<i>L. californicus</i> Gray	48	(86)	Sm	A	G, C Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal. Chrom.", 1: 7. Schröder J.A., Loo van der W.J., 1978. "Hereditas", 89: 134-135.

1	2	3	4	5	6	7
<i>L.townsendii</i> Bachman	48 (88)	(88)	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 5: 211.
<i>L.saxatilis</i> Cuvier	48 (88)	(88)	Sm	St	G,C	Robinson T.J., 1980. "Cytogenet.Cell Genet.", 28: 64-70.
<i>L.crawshayi</i> De Winton	48 (88)	(88)	Sm	A	G,C	Robinson T.J. et al., 1981. "Can.J.Genet. Cytol.", 23: 469-474.
<i>Romerolagus diazi</i> Diaz	48 (78)	(78)	St	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 403.
<i>Sylvilagus auduboni</i> Baird	42	72	M	d	G,C	Robinson T.J. et al., 1981 (cit.). Worthington D.A., Sutton D.A., 1966. "Mammal.Chrom.News1.", 22: 194-196.
<i>S.nuttalli</i> Bachman	42	72	M	d		Tam xe
<i>S.floridanus</i> J.Allen	42 (80)	(80)	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 5: 212.
<i>S.aquaticus</i> Bachman	42	-	-	-		Earlay E., Monton M., 1973. "Mammal. Chrom.News1.", 14: 44-45.
<i>S.bachmani</i> Waterhouse	48 (80)	(80)	Sm	A		Worthington D.H., 1970. "Mammal.Chrom. News1.", 11: 21.
<i>S.transitionalis</i> Bangs	52 (90)	(90)	Sm	A	G,C	Stock A.D., 1976 (cit.).
<i>Pronolagus ruprestri</i> Smith	42	80	Sm	A	G,C	Holden H., Eatry H., 1970. "J.Mammal.", 51: 166-169. Robinson T.J., 1980 (cit.).

<i>Oryctolagus cuniculus</i> L.	44	80	Sm	St	Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 8. Stock A.D., 1976 (cit.). Hageltorn M., Gustavsson I., 1979. "Hereditas", 90: 269-279.
<u>Rodentia</u>					
Aplodontidae					
<i>Aplodonta rufa</i> Rafinesque	46	(88)	Sm	Sm	Carrasco A., Humphrey A., 1968. "Mammal.Chrom.News1.", 9: 240.
Sciuridae					
<i>Sciurus vulgaris</i> L.	40	74	-	-	Ляпунова Е.А., Молеровская Е.И., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.
<i>S.persicus anomalus</i> Gmelin	40	80	-	-	Там же
<i>S.granatensis</i> Humboldt	42	78	Sm	Sm	Madker C.F., Hoffmann R.S., 1970. "Experientia", 26: 1383-1386.
<i>S.carolinensis</i> Gmelin	40	76	Sm	A	Madler C.F., Sutton D.A., 1967. "Experientia", 23: 249.
<i>S.aberti</i> Woodhouse	40	76	Sm	A	Там же
<i>S.griseus</i> Ord	40	76	Sm	-	" "
<i>S.niger</i> L.	40	76	Sm	A	" "

1	2	3	4	5	6	7
<i>Tamiasciurus douglasii</i> Bachman	48	-	-	-		Nadler C.F., Sutton D.A. 1967 (cit.).
<i>T.hudsonicus</i> Erxleben	46	86	Sm	M		Hsu T.C., 1966. "Mammal.Chrom.News1.", 19: 22-23.
<i>Funambulus pennanti</i> Wroughton	54	74	Sm	A		Rao S.R.V., Sharda, 1964. "Cytogenetics", 3: 342-346.
	54	66	M	A	G	Rishi K.K., Puri U., 1981. "Zool.polon", 28: 451-458.
<i>F.palmarum</i> L.	46	86	Sm	St		Prakash S.K.L., Aswathanarayana N.V., 1971. "Mammal.Chrom.News1.", 12: 86-87.
<i>F.tristriatus</i> Waterhouse	46	70	M	A		Rao S.R.V. et al., 1972. "Proc.Indian Nat.Sci.Acad.", B 38: 8-13.
<i>Callosciurus flavimanus</i> Geoffroy	40	72	Sm	Sm		Nadler C.F., Hoffmann R.S., 1970 (cit.).
<i>C.finlaysoni</i> Horsfield	40	70	Sm	St	G	Nadler C.F. et al., 1975. "Experientia", 31: 166-167.
<i>C.notatus</i> Boddaert	40	70	Sm	St	G	Tam же
<i>Menetes berdmorei</i> Blyth	62	76	Sm	Sm		Nadler C.F., Hoffmann R.S., 1970 (cit.).
<i>M.berdmorei</i> (?)	38	64	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8:361.
<i>Dremomys rufigenis</i> Blanford	38	68	Sm	Sm		Nadler C.F., Hoffmann R.S., 1970 (cit.).

<i>Xerus rutilus</i> Cretzschmar	38	70	Sm	Sm	G	Nadler C.F., Hoffmann R.S., 1974. "Experientia", 30: 883-891.
<i>Spermophilopsis leptodactylus</i> Lichtenstein	38	70	Sm	Sm		Ляпунова Е.А., Жолнеровская Е.И., 1969 (цит.).
<i>Tamias sibiricus</i> Laxmann	38	52	A	M		Nadler C.F. et al., 1969. "Experientia", 25: 774-775. Ляпунова Е.А., Жолнеровская Е.И., 1969 (цит.).
<i>T. amoenus</i> Allen	38	58	Sm	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1972. "Atlas Mammal.Chrom.", 6: 266.
<i>T. dorsalis</i> Baird	38	58	Sm	A		Nadler C.F., 1964. "Amer.Midland Natur.", 72: 298-312.
<i>T. minutus</i> Bachman	38	56	Sm	d		Там же
<i>T. quadrimaculatus</i> Gray	38	58-60	Sm	d		Nadler C.F. et al., 1977. "Amer.Midland Natur.", 82: 343-353.
<i>T. quadrivittatus</i> Say	38	62	-	-		Nadler C.F., 1964 (cit.).
<i>T. ruficaudus</i> Howell	38	58	Sm	d	G	Nadler C.F. et al., 1977 (cit.).
<i>T. speciosus</i> Merriam	38	58	Sm	M		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 5: 216.
<i>T. townsendii</i> Bachman	38	58	Sm	-		Nadler C.F., 1964 (cit.).
<i>T. umbrinus</i> J.Allen	38	-	Sm	d		Там же
			-	-		Nadler C.F., 1963. "Proc. XVI International Congr.Zool.", Washington.

1	2	3	4	5	6	7
<i>T. striatus</i> L.	38	60	Sm	A(d)	G	Nadler C.F. et al., 1977 (cit.).
<i>T. obscurus</i> J. Allen	38	56, 58	St	d		Callahan J.R., 1977. "J. Mammal.", 58: 188-201.
<i>T. bulleri</i> J. Allen	38	56	St	d		Tam xe
<i>T. meridionalis</i> sp.n.	38	56	A	d		Callahan J.R., 1975. "J. Mammal.", 56: 266-269.
<i>Otospermophilus variegatus</i> Erxleben	38	72	M	A		Nadler C.F., 1966. "Syst. Zool.", 15: 188-201.
<i>O. beecheyi</i> Richardson	38	72	M	A		Tam xe
<i>O. lateralis</i> Say	42	80	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal. Chrom.", 5: 214.
<i>Xerospermophilus tereticaudus</i> Baird	36	72	-	-		Nadler C.F., 1962. "Proc. Soc. Exptl. Biol. and Med.", 110.
<i>Ammospermophilus harrisi</i> Audubon et Bachman	32	60	M	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal. Chrom.", 5: 213.
<i>A. leucurus</i> Merriam	32	60	M	A	G,C	Mascarello J.T., Mazrimas J.A., 1977. "Chromosoma", 64: 207-217.
<i>A. interpres</i> Merriam	32	60	Sm	St	G,C	Tam xe
<i>A. nelsoni</i> Merriam	32	60	M	A	G,C	" "
<i>A. insularis</i> Nelson	32	60	M	A	G,C	" "
						Mascarello J.T., Bolles K., 1980. "J. Mammal.", 61: 714-716.



<i>Ictidomys tridecimlineatus</i> Mitchell	34	66	-	-	Nadler C.F., 1962 (cit.).
<i>I. parvidens</i> Mearns	34	64	Sm	-	Nadler C.F., Sutton D.A., 1962 (cit.).
<i>I. mexicanus</i> Erxleben	32	60	M	d	Там же
<i>I. spilosoma</i> Merriam	32	60	M	d	Nadler C.F., Hughes C.E., 1966. "J. Mammal.", 47: 46.
<i>I. franklinii</i> Sabine	42	66	Sm	-	Nadler C.F., 1966 (cit.).
<i>Citellus</i> (=Spermophilus) <i>relictus</i> Kaschkarov	36	68	M	M	Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.
<i>C. dauricus</i> Brandt	36	68	Sm	M	С Луаринова Е.А. et al., 1980. "Genetica", 52/53: 229-237.
<i>C. pygmaeus</i> Pallas	36	68	Sm	M(d)	Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969 (цит.). С Луаринова Е.А. et al., 1980 (cit.).
<i>C. erythrogenys</i> Brandt	36	68	Sm	A	Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969 (цит.).
<i>C. fulvus</i> Lichtenstein	36	68	Sm	A(d)	Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969 (цит.). С Луаринова Е.А. et al., 1980 (cit.).
<i>C. undulatus</i> Pallas	32	60	Sm	M	Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969 (цит.). Nadler C.F. et al., 1974. "Z.Säugetier.", 40: 1-7.
<i>C. columbianus</i> Ord	32	60	Sm	M(d)	Nadler C.F., 1966. "J. Mammal.", 47: 579.

1	2	3	4	5	6	7
					G	Nadler C.F. et al., 1974. (cit.).
<i>C. parryi</i> Richardson	34	64	Sm	A		Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969 (цит.).
	34	64	Sm	A <sup>v</sup>		Hoffmann R.S. et al., 1971. In: <i>Symp. Theol.</i> II. Brno.
					C	Борисов Ю.М. и др., 1976. В кн.: Молекулярные механизмы генетических процессов, тез. докл. III Всесоюз. симпозиум. М.: Наука.
<i>C. alascanicus</i> Büchner	38	72	M	St		Орлов В.Н. и др., 1978. В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука.
<i>C. sp.</i>	34	64	M	d		Там же
<i>C. musicus</i> Menetrie	36	64	Sm	d		Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969 (цит.).
<i>C. xanthopygus</i> Bennet	42	66	M	d		Там же
<i>C. citellus</i> L.	40	66	Sm	d		" "
<i>C. o. lascarevi</i> Martino	40	66	A	d		Belcheva R.C., Reshev D.T., 1979. "Experiencia", 35: 595-596.
<i>C. suslicus</i> Gùldenstaedt	36	68	Sm	d		Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969 (цит.).
	34	64	Sm	d		Орлов В.Н. и др., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н. Воронцов, ред.), Новосибирск.
<i>C. major</i> Pallas	36	68	M	d		Ляпунова Е.А. et al., 1980 (cit.).
					C	
<i>C. armatus</i> Kennicott	34	66	Sm	A		Nadler C.F., 1966. (cit.).

<i>C. richardsoni</i> Sabine	36	64	Sm	A	Там же
<i>C. elegans</i> Kennicott	34	64	Sm	A	" "
<i>C. nevadensis</i> Howell	34	64	Sm	A	" "
<i>C. washingtoni</i> Howell	36	68	Sm	A	" "
<i>C. beldingi</i> Merriam	30	56	Sm	d	Nadler C.F., 1962 (cit.).
<i>C. townsendii</i> townsendii Bachman	36	68	Sm	A	Nadler C.F., 1968. "Cytogenetics", 7: 144-157.
<i>C. t. idahoensis</i> Merriam	38	66	Sm	A	Там же
<i>C. t. mollis</i> Kennicott	38	66	Sm	A	
<i>C. t. ssp.</i>	38	72	Sm	A	G Nadler C.F. et al., 1973. "Experientia", 29: 893-894. Nadler C.F., 1968 (cit.).
<i>C. t. canus</i> Merriam	46	68	Sm	A	Там же
<i>C. t. vigilis</i> Merriam	46	66	Sm	A	
<i>C. brunneus</i> Howell	38	72	Sm	A	G Nadler C.F. et al., 1973 (cit.).
<i>C. spilosoma</i> Cabrera	32	58	M	A(d)	Uribe-Alcocer M. et al., 1978. "Mammal. Chrom. Newsl.", 19: 81-83.
<i>C. adocetus</i> Bryant	32	60	M	A	Birney E.C., Genoways H.H., 1973. "Experientia", 29: 228-229.
<i>Marmota baibacina</i> Kast- schenko	38	66	M	St	Воронцов Н.Н. и др., 1969. "Зоол. ж.", 48: 317-334.
<i>M. bobak</i> Müller	38	64	M	d	Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н. Воронцов, ред.), Новосибирск.

	1	2	3	4	5	6	7
<i>M. broweri</i> Hall et Gilmore		36	62	M	d		Rausch R.L., Rausch V.R., 1965. "Chromosoma", 16: 618-623.
<i>M. caligata</i> Escholz		42	64	M	d		Там же
<i>M. camtschatica</i> Pallas		40	62	Sm	-		Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1969 (цит.).
<i>M. caudata</i> Geoffroy		38	66	M	d		Воронцов Н.Н. и др., 1969 (цит.),
<i>M. flaviventris</i> Audubon		42	64	M	d		Rausch R.L., Rausch V.R., 1971. "Mammalia", 35: 85-101.
<i>M. marmota</i> L.		38	62	M	A(d)		Fernandez-Donoso R. et al., 1969. "Hereditas", 63: 170-179.
<i>M. menzbieri</i> Kaschkarov		38	60, 62, 64	M	St(d)		Rausch R.L., Rausch V.R., 1971 (cit.).
<i>M. monax</i> L.		38	66	M	d		Воронцов Н.Н. и др., 1969 (цит.).
		38	60, 62	M	St		Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal. Chrom.", 1: 9. Couser W. et al., 1963. "Cytologia", 28: 108-111.
<i>M. olympus</i> Merriam		40	62	Sm	St(d)		Rausch R.S., Rausch V.R., 1971 (cit.).
<i>M. sibirica</i> Radde		38	66	M	d		Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1969 (цит.).
<i>M. vancouverensis</i> Swarth		42	62	Sm	-		Rausch R.S., Rausch V.R., 1971 (cit.).
<i>Cynomys gunnisoni</i> Baird		40	(76)	St	Sm		Nadler C.F. et al., 1971. "J. Mammal.", 52: 545-555.
<i>C. leucurus</i> Merriam		50	96	St	Sm		Там же
		48-51	92, 94,	M→Sm	A→St		Pizzimenti J.J., 1976. "Evolution", 30: 367-379.
			96				

								TAM №
<i>C. parvidens</i>	J. Allen	50	88, 96	Sm	A			
		50	92	St	Sm			Pizzimenti J. J., Nadler C. F., 1972. "Southwest. Natur.", 17: 279-281.
<i>C. mexicanus</i>	Merriam	50	92	Sm	A			Pizzimenti J. J., 1976 (cit.).
<i>Pteromyidae</i>								
<i>Petaurista</i>	<i>petaurista</i>	38	76	-	-			Nadler C. F., Ley D. M., 1971. "Experientia", 27: 1225.
	Pallas	38	70	Sm	Sm			Mittal O. P., Kaul B., 1976. "CIS", 18: 20.
<i>P. magnificus</i>	Hodgson	38	72	Sm	A			Chatterjee K., Majni A., 1975. "Mammalia", 39: 447-450.
<i>P. leucogenys</i>	Temminck	38	72	Sm	A			Tsuchya K., 1979. "Proc. Jap. Acad.", B 55: 191-195.
<i>Pteromys</i>	<i>momonga</i>	38	76	-	-			TAM №
<i>Glaucomys</i>	<i>sabrinus</i>	48	74	St	d			Nadler C. F., Sutton D. A., 1967. "Experientia", 23: 249.
<i>G. volans</i>	L.	48	76	Sm	St			Hsu T. C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal. Chrom.", 7: 312.
<i>Hylomys</i>	<i>alboniger</i>	38	66	Sm	St			Hsu T. C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal. Chrom.", 8: 359.
	Hodgson							
<i>H. fimbrianus</i>	Gray	46	88	M	M			Mittal O. P., Kaul B., 1976 (cit.).
<i>Geomyidae</i>								

1	2	3	4	5	6	7
<i>Geomys breviceps</i> Baird	74	72	Sm	A		Hart E.B., 1975. "Mammal.Chrom.News1.", 16: 12-13.
<i>G. bursarius</i> Shaw	70-74	68-74	A	A		Selander R.K. et al., 1974. "Evolution", 28: 557-564.
<i>G. b. bursarius</i> Shaw	72	72	A	A		Hart E.B., 1975. "Mammal.Chrom.News1.", 16: 12-13.
<i>G. b. industrius</i>	72	70	St	A		Там же
<i>G. b. lutescens</i>	72	70-98	Sm	A		" "
<i>G. b. major</i>	70-72	68,70, 72	A	A		Baker R.J. et al., 1973. "J.Mammal.", 54: 765-769.
<i>G. b. attwateri</i> (Техас)	72	70	A	A		Hart E.B., 1975 (cit.).
раса В (Нью-Мексико)	70	72	Sm	A		Там же
раса С (Нью-Мексико)	70-72	72	A	A		Pembleton E.F., Baker R.J., 1978. "J. Mammal.", 59: 233-242.
раса D (Оклахома)	72	70	Sm	A		Там же
(Техас)	72	70	A	A		Hart E.B., 1978. "Occ.Pap.Mus.Nat.Hist. Univ.Kansas", 71: 1-20.
Е (Оклахома)	74	72	Sm	A		Honeycutt R.L., Schmidly D.J., 1979. "Occ.Pap.Mus.Texas Tech.Univ.", 58: 1-54. x)
(Техас)	74	70	Sm	A		Hart E.B., 1978 (cit.).
						Tucker P.K., Schmidly D.J., 1981. "J. Mammal.", 62: 258-272. x)
	74	72	Sm	A		Honeycutt R.L., Schmidly D.J., 1979. x) (cit.).

x) В этих работах описаны гибриды между отдельными хромосомными расами.

	G,C									
paca F (Texac )	70	74	Sm	A						Stallings R.L., Keifer N.M., 1980. "Cytologia", 45: 545-548.
paca G (Texac )	70	72	Sm	A						Honeycutt R.L., Schmidly D.J., 1979 <sup>x</sup> (cit.). Tuker P.K., Schmidly D.J., 1981 (cit.). Honeycutt R.L., Schmidly D.J., 1979 <sup>x</sup> (cit.).
G.arenarius Merriam	70	102	-	-						Davis B.L. et al., 1971. "J.Mammal.", 51: 617-620.
G.personatus personatus True	70	71	Sm	A						Baker R.J. et al., 1971. "J.Mammal.", 52: 617-620.
G.p.streckeri	72	72	Sm	A						Tam Ꞇe
G.p.fallax	68,70	70,71	Sm	A						" "
G.p.maritimus	70	70	Sm	A						" "
G.p.megapotsamus	70	72-76	Sm	A						" "
G.pinetis Rafinesque	42	80	M	St						Williams S.L., Genoways H.H., 1975. "Experientia", 31: 1141-1143.
G.tropicalis Goldman	38	68	Sm	A						Davis B.L. et al., 1971 (cit.).
Thomomys bottae Eod et Gery	76	124, 130, 132, 136, 140, 142, 144, 146,	St-M	d						Patton J.L., Dingman R.E., 1970. "Cytogenetics", 9: 139-151.
	76	110, 112,	Sm-M	d						Berry D.L., Baker R.J., 1971. "Cytogenetics", 10: 1-9.

1	2	3	4	5	6	7
<i>T. bottae</i>		114, 116.				Berry D.L., Baker R.J., 1971 (cit.).
	76	148	Sm	d		Там же
	77	127	Sm	d		" "
	78	114, 116,	M	d		" "
		122				
<i>T. b. simus</i>	74	140	M	d		Patton J.L., Dingman R.E., 1970 (cit.).
<i>T. b. opulentus</i>	74-76	-	-	-		Thaeler S.C., Jr., 1980. "J. Mammal.", 61: 414-422.
	82	-	-	-		Там же
<i>T. b. pervagus</i>	76	146	Sm	d		Berry D.L., Baker R.J., 1971. "Cytoge- netics", 10: 1-9.
<i>T. umbrinus</i> Richardson ( Мексика: шт. Дуранго )	78	142	Sm	d		Там же
( Мексика: шт. Сакатекас )	78	96	Sm	A(d)		Patton J.L., 1973. "J. Mammal.", 54: 561- 584. x)
<i>T. u. intermedius</i> Mearns ( Аризона )	78	114	Sm	M <sup>v</sup>		Hinesley L.L., Thaeler C.S., 1977. "J. Mammal.", 58: 235-237.
<i>T. u. omotus</i>	76	142	Sm	A		Wentworth F.A., Sutton D.A., 1969. "South- west. Natur.", 14: 157-161.
<i>T. townsendii</i> Bachman	40	(76)	Sm	A		Там же
<i>T. t. similis</i>	56	(94)	Sm	St		Thaeler C.S., Jr., 1972. "J. Mammal.", 53: 417-428.
<i>T. idahoensis idahoensis</i>	58	(94)	Sm	St		Там же
<i>T. i. pygmaeus</i>	58	(94)	Sm	St		Там же
<i>T. mazama mazama</i>	56-58	-	-	-		Thaeler C.S., Jr., 1980 (cit.).



<i>T.m.nasicus</i>	58	-	-	-	-	Tam же
<i>T.m.pugentensis</i>	46	-	-	-	-	" "
<i>T.m.glacialis</i>	44-46	-	-	-	-	" "
<i>T.m.hesperus</i>	44	-	-	-	-	" "
<i>T.m.niger</i>	44	-	-	-	-	" "
<i>T.m.helleri</i>	42	-	-	-	-	" "
<i>T.m.oregonus</i>	40	-	-	-	-	" "
<i>T.monticola</i> J.Allen	40	-	-	-	-	" "
<i>T.clusius</i> Coues	46	84	Sm	A		Thaeler C.S., Hinesley L.L., 1979. "J. Mammal.", 60: 480-488.
<i>T.talpoides</i> Richardson						
<i>ssp.bridgeri</i> Merriam	40	70	Sm	Sm		Thaeler C.S., Jr., 1968. "Chromosoma", 25: 172-183.
<i>T.t.kaibabensis</i> Goldman	40	70	Sm	St		Tam же
<i>T.t.meritus</i> Hall	44	70	Sm	Sm		" "
<i>T.t.attenuatus</i> Hall	48	78	Sm	St		" "
<i>T.t.rostralis</i> Hall	48	78	Sm	-		" "
<i>T.t.fossor</i> Allen	48	78	Sm	St		" "
	56	70	St	St		" "
	60	70	Sm	Sm		" "
<i>T.t.ocius</i> Merriam	56	78	Sm	Sm		" "
<i>T.t.ssp.</i>	48	82,84, 86	Sm	St		Thaeler C.S., Jr., 1974. "J.Mammal.", 55: 855-859.
<i>T.t.ssp.</i> ( <i>Коропаго</i> )	56	86	M	-		Thaeler C.S., Jr., 1974. "Syst.Zool.", 23: 343-354. x)
	54	80	M	d		
	48	86	M	d		Tam же

1	2	3	4	5	6	7
<i>T. t. ssp.</i>	48	80	M	d		Thaeler C.S., Jr., 1974 (cit.).
	48	78	M	d		" "
	46	72	M	-		" "
<i>Pappogeomys fumosus</i> Merriam	40	76	M	St		Berry D.L., Baker R.J., 1972. "J. Mammal.", 53: 303-309.
<i>P. merriami</i> Thomas	36	66	M	Sm		Laguarda-Figuera A. et al., 1971. "Mammal.Chrom.Newsl.", 12: 129-130.
<i>P. tylosinus</i> Merriam	40	76	Sm	St		Berry D.L., Baker R.J., 1972 (cit.).
<i>P. zinseri</i> Goldman	40	76	Sm	-		Там же
<i>P. gymnurus</i> Merriam	40	76	Sm	St		" "
<i>P. castanops</i> Baird (Техас)	42	78	Sm	A		" "
(Канзас)	46	86	M	A		Hart E.B., Patterson R.R., 1974. "Trans.Kans.Acad.Sci.", 77: 239-243.
(Мексика)	46	76	M	A		Там же
	42	76	M	A		Там же
<b>Heteromyidae</b>						
<i>Perognathus fallax</i> Merriam	44	56	Sm	A		Patton J.L., 1970. "Mammal.Chrom.Newsl.", 11: 3-8.
<i>P. flavus</i> Baird	50	86	Sm	M		Patton J.L., 1967. "J.Mammal.", 48: 27-37.
<i>P. pernix</i> J.Allen	38	56	Sm	A		Там же
<i>P. p. rostratus</i> Osgood	52	-	-	-		Patton J.L., Soule O.H., 1967. "Mammal. Chrom.Newsl.", 8: 263-264.

<i>P.intermedius</i> Merriam	46	58	Sm	A	Patton J.L., 1967 (cit.).
	46	62	Sm	M	Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 11.
<i>P.artus</i> Osgood	54	54	Sm	A	Patton J.L., 1967a. "Southwest.Natur.", 12: 429-438.
	34	64	Sm	A	Tam xe
<i>P.hispidus</i> Baird	46	58	Sm	A	Patton J.L., 1970 (cit.).
<i>P.nelsoni</i> Merriam	48	58	Sm	A	Tam xe
<i>P.baileyi</i> Merriam	46+1- -9B	66+B	Sm	M	Patton J.L., 1967a (cit.).
	46+1- -11B	64+B	Sm	A	Patton J.L., 1970 (cit.).
				C	Patton J.L., 1977. "Chromosoma", 60: 1-4.
<i>P.formosus</i> Merriam	36	52	Sm	A	Patton J.L., 1970 (cit.).
<i>P.parvus</i> Peale	54	70,74, 76,104	St	A	Williams D.F., 1978. "J.Mammal.", 59: 599-612.
	54	104	Sm	Sm	Tam xe
<i>P.merriami</i> J.Allen	50	86	Sm	M	Patton J.L., 1970 (cit.).
<i>P.goldmani</i> Osgood	50,52, 54,56	54-56	A	A	Patton J.L., 1969. "Evolution ", 23: 645-662.
	56	84,86, 88,90, 92,94.	Sm	M	Williams D.F., 1978 (cit.).
<i>P.longimembris</i> Coues	56	82,86, 88	Sm	M	Tam xe

	1	2	3	4	5	6	7
<i>P. californicus</i> Merriam	44	54	Sm	A		Patton J.L., 1970 (cit.).	
<i>P. penicillatus</i> Woodhouse	46	56	Sm	A		Patton J.L., 1967a (cit.).	
	46	48	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 418.	
	48	54,56	Sm	A		Patton J.L., 1969a "Caryologia", 22: 351-358.	
<i>P. arenarius</i> Merriam	42	64	Sm	A		Patton J.L., 1970 (cit.).	
<i>P. spinatus</i> Merriam	44	54	Sm	A		Tam xe	
<i>P. lasciatu</i> s Wied-Neuwied	44	48	A	A		Williams D.F., 1978 (cit.).	
<i>P. flavescens</i> Merriam	44	48	St	St		Tam xe	
<i>P. apache</i> Merriam	44	48,50	St,	St		" "	
			Sm			" "	
<i>P. inornatus</i> Merriam	50	88	Sm	M		" "	
	56	86,88	Sm	M		" "	
<i>P. xanthonotus</i> Grinnel	54	76	St	A		" "	
<i>P. alticola</i> Rhoads	54	74	St	A		" "	
<i>Microdipodops pallidus</i> Merriam	42	80	M	A		Hafner D.J. et al., 1979. "J.Mammal.", 60: 1-10.	
<i>M. megacephalus</i> Merriam	40	74	M	A		Tam xe	
<i>Dipodomys panamintinus</i> Merriam	64	94,96	M	M		Dingman R.E. et al., 1971. "Experientia", 27: 1491-1492.	
	64	96	Sm	A		Stöck A.D., 1971. "Mammal.Chrom.Newsl.", 12: 122-130.	

								C	Stock A.D., 1974. "J.Mammal.", 55: 505-526.
								G,C,Q	Bostock C.J., Christie S., 1975. "Chromosoma", 51: 25-34.
<i>D.agilis agilis</i> Gambel	62	116	Sm	A					Csuti B.A., 1971. "J.Mammal.", 52: 202-206.
<i>D.a.ssp.</i>	60	116	Sm	A					Stock A.D., 1971 (cit.).
<i>D.a.perplexus</i>	62	110	Sm	A					Tam же
	62	116	Sm	A					Csuti B.A., 1971 (cit.).
	62	110	Sm	A				C	Stock A.D., 1974 (cit.).
<i>D.a.plectilis</i>	60	116	M	A					Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 407.
								C	Stock A.D., 1974 (cit.).
<i>D.merriami</i> Mearns	52	100	Sm	A					Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 162.
								C	Stock A.D., 1974 (cit.).
								G,C,Q	Bostock C.J., Christie S., 1974. "Chromosoma", 48: 73-87.
<i>D.spectabilis</i> Merriam	72	80	St	M					Jackson L., Hunsaker D., 1971. "Mammal. Chrom.News1.", 12: 50-51.
<i>D.s.perblandus</i> Goldman	72	78	Sm	A					Stock A.D., 1971 (cit.).
								C	Stock A.D., 1974 (cit.).
<i>D.s.spectabilis</i> Merriam	72	70	Sm	A					Stock A.D., 1971 (cit.).
								C	Stock A.D., 1974 (cit.).
<i>D.s.baileyi</i> Goldman	72	94	Sm	A					Stock A.D., 1971 (cit.).
								C	Stock A.D., 1974 (cit.).
<i>D.nitratoides</i> Merriam	54	104	M	A					Stock A.D., 1974 (cit.).
								C	Tam же

	1	2	3	4	5	6	7
<i>D. deserti</i> Stephens		64	110	Sm	A		Jackson L., Hunsaker D., 1971 (cit.). Stock A.D., 1974 (cit.).
		64	108	Sm	St	C	
<i>D. stephensi</i> Merriam		70	(86)	Sm	Sm		Jackson L., Hunsaker D., 1971 (cit.).
		70	86	Sm	A(d)	C	Stock A.D., 1974 (cit.).
		70	88	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 416.
<i>D. heermanni</i> Le Conte		64	90	M	M		Csuti B.A., 1971 (cit.).
		64	94	Sm	A		Stock A.D., 1971 (cit.).
<i>D. h. saxatilis</i> Grinnel		52	96	M	M	C	Stock A.D., 1974 (cit.). Fashing N.J., 1973. "J.Mammal.", 54: 1018-1020.
<i>D. h. californicus</i> Merriam		52	96	M	M		Tam xe
<i>D. microps</i> Merriam		60	116	M	-		Csuti B.A., 1971 (cit.).
		60	116	Sm	A	C	Stock A.D., 1974 (cit.).
<i>D. peninsularis</i> Merriam		60	116	Sm	A	C	Tam xe
		60	114	M	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 407.
<i>D. venustus</i> Merriam		60	116	Sm	A	C	Stock A.D., 1974 (cit.).
<i>D. elephantinus</i> Grinnel		60	116	Sm	A	C	Tam xe
<i>D. ordii</i> Woodhouse		72	100	Sm	A→St	C	" "
<i>D. o. compactus</i> True		74	144	Sm	A→St	C	" "
<i>D. elator</i> Merriam		72	82	Sm	A	C	" "
<i>D. nelsoni</i> Merriam		72	134	Sm	A	C	" "

D. gravipes Huey	70	71	Sm	A	C	" "	" "
D. ingens Merriam	64	98	Sm	A	C	" "	" "
D. phillipsii Gray	72	138	Sm	A		Knox J. J., Jr., Genoways H. H., 1975. "Mammalian Species", Amer. Soc. Mammol., N 51: 1-3.	
Liomys irroratus Gray	58	-	-	-		Makino S., 1953. "Science", 118: 3073.	
	60	62	Sm	M		Genoways H. H., 1973. "Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ.", N 5: 368 pp.	
L. spectabilis Genoways	48	64	M	M		Тах же	
L. salvini Thomas	56	86	Sm	M		" "	
L. adpersus Peters	56	84	Sm	M		" "	
L. pictus Thomas	48	66	M	Sm		Beck M. L. et al., 1977. "J. Tenn. Acad. Sci.", 52: 109-110.	
Heteromys desmarestianus Gray	60	82	Sm	-		Genoways H. H., 1973 (cit.).	
Castoridae							
Castor canadensis Kuhl	40	76	Sm	A		Лавров Л. С., Орлов В. Н., 1973. "Зоол. ж.", 52: 734-742.	
					G, C	Genest F. B. et al., 1976. "Can. J. Genet. Cytol.", 18: 560.	
C. fiber L.	48	76	Sm	A		Лавров Л. С., Орлов В. Н., 1973 (цит.).	

	1	2	3	4	5	6	7
--	---	---	---	---	---	---	---

## Pedetidae

*Pedetes capensis* 38 64 Sm A G Bogart M.H. et al., 1976. "CIS", N 20: 14.

## Cricetidae

## Cricetinae

*Oryzomys nitidus* 80 86 - - Gardner A.L., Patton J.L., 1976. "Occ.Pap. Mus.Zool.Louisiana State Univ.", 49: 1-48.

TAM же

*O.fulvescens* Saussure  
(Коста-Рика)  
(Мексика)

66 80 St A

60 74 St→A A Haiduk M.W. et al., 1979. "J.Mammal.", 60: 610-615.

*O.albigularis* Tomes

66 (86) M Sm

Kiblisky P., 1969. "Experientia", 25: 1338-1339.

*O.melanotis* Thomas

62 70 M St G,C

Haiduk M.W. et al., 1979 (cit.).

*O.nigripes* Desmarest

62 80-82 Sm M

Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 461-464.

*O.delicatus* J.Allen et

60 (74) St St

Kiblisky P., 1969 (cit.).

Chapman

*O.alfaroi* J.Allen

60 104 A A

Haiduk M.W. et al., 1979 (cit.).

*O.caudatus*

58 68 A M

TAM же

*O.bombicinus* Goldman

58 80 - -

Gardner A.L., Patton J.L., 1976 (cit.).



<i>O. ratticeps</i> Hensel	58	60	A	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1977 (cit.).
<i>O. palustris</i> Harlan	56	56	A	A(d)	Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mammal.Chrom.", 3: 116.
<i>O. couesi</i> Alston	56	56	Sm	A→St	Haiduk M.W. et al., 1979 (cit.). Benson D.L., Gehlbach F.R., 1979. "J. Mammal.", 60: 225-228.
<i>O. longicaudatus</i> Bennet	56	68	St--Sm	-	Haiduk M.W. et al., 1979 (cit.). Gallardo M.N., Gonzalez L.A., 1977. "Experientia", 33: 312-314.
<i>O. subflavus</i> Wagner	46, 48-50	56	Sm	Sm	Maia V., Hulak A., 1981. "Cytogenet. Cell Genet.", 31: 33-39.
<i>Oecomys</i> ( <i>Oryzomys</i> ?) <i>bicolor</i> Tomes	80	138	-	-	Gardner A.L., Patton J.L., 1976 (cit.).
<i>Thomasomys dorsalis</i> Hensel	82	80	M	A	Yonenaga Y., 1975. "Caryologia", 28: 269-286.
<i>Tylomys panamensis</i> Gray	52	56	M	Sm	Pathak S. et al., 1973. "Chromosoma", 42: 215-228.
<i>T. nudicaudus</i> Peters	42	60	M	Sm	TAM xE
<i>T. n. villai</i> Schaldach	36, 37	60	Sm	A	" "
<i>T. gymnurus</i> Villa	40	62	M	M	" "
<i>Ototylomys phillotis</i> Merriam	48	78	M	Sm	Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 317.

1	2	3	4	5	6	7
<i>Nyctomys sumichrasti</i> Saussure	50	52	Sm	A		Lee M.R., Elder F.F.B., 1977. "J.Mammal." 58: 479-487.
<i>Reithrodontomys megalotis</i> Baird ( <i>ssp. longicaudus</i> )	42+1- -7B	80+B	Sm	St		Shellhammer H.S., 1969. "Chromosoma", 27: 102-108.
<i>R.m.ssp.</i> (Арканзас, Кали- форния, Канзас, Нью-Мек- сико)	42	80	Sm	A	G,C	Robbins L.W., Baker R.J., 1980. "J.Mammal.", 61: 708-714.
<i>R.m.megalotis</i> Baird (Мексика)	46	88	M	St		Engstrom M.D. et al., 1981. "J.Mammal.", 62: 159-164.
<i>R.m.amoles</i> Howell (Мексика)	40	76	Sm	St		Там же
<i>R.montanus</i> Baird (Техас)	24 38 38	44 72 72	A M M	A St A→St		Shellhammer H.S., 1969 (cit.). Robbins L.W., Baker R.J., 1980 (cit.). Robbins L.W., 1981. "Southwest.Natur.", 26: 201-202.
<i>R.fulvescens</i> J.Allen (Техас)	38+1B 50	72+B 48	M <sup>v</sup> St	St A	C	Там же Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal.Chrom.", 2: 67.
(Мексика: шт.Дуранго)	50 50 50	48 49 48,49	Sm Sm Sm	A A A	G,C G,C C	Robbins L.W., Baker R.J., 1980 (cit.). Там же Engstrom M.D. et al., 1981 (cit.).
<i>R.raviventris</i> Dixon	38	72	Sm	St		Shellhammer H.S., 1967. "J.Mammal.", 48: 549-556.

<i>R. humilis humilis</i> Audubon	51	62	-	-		Carleton M.D., Myers P., 1979. "J. Mammal.", 60: 307-313.
et Bachman (Ю. Каролина)						
<i>R. h. ssp.</i> (Арканзас, Джор- Джия)	51	78	Sm	A	G,C	Robbins L.W., Baker R.J., 1980 (cit.).
<i>R. h. merriami</i> (Вост. Техас)	50	48,49	St	A		Engstrom M.D. et al., 1981 (cit.).
<i>R. mexicanus</i> Saussure	52	52	A	A		Carleton M.D., Myers P., 1979 (cit.).
<i>R. sumichrasti</i> Saussure	40	76	M	Sm		Там же
<i>ssp. australis</i> (Кос- та-Рика)	42	80	Sm	Sm		Engstrom M.D. et al., 1981 (cit.).
<i>R. s. ssp.</i> (Мексика: шт. Халиско)	52	50	A	A		Carleton M.D., Myers P., 1979 (cit.).
<i>R. oreper</i> Bangs	52	50	A	A		Там же
<i>R. gracilis</i> J. Allen et Chapman	48	54	Sm	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mammal. Chrom.", 3: 115.
<i>Peromyscus californicus</i> Gambel	48	80-84	Sm	A→Sm <sup>V</sup>	G,C	Robbins L.W., Baker R.J., 1981. "Cytogenet. Cell. Genet.", 31: 194-202.
<i>P. maniculatus</i> Wagner	48	73-86	Sm <sup>V</sup>	St→Sm <sup>V</sup>		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966. "Cytogenetics", 5: 355-359.
<i>P. m. artemisiae</i>	48	80-84	Sm	A→Sm <sup>V</sup>	G,C	Bradshaw W.N., Hsu T.C., 1972. "Cytogenetics", 11: 436-451.
<i>P. m. austerus</i>	48	74	Sm	Sm	G,C	Там же
	48	88	Sm	A	G,C	" "
<i>P. m. bairdii</i>	48	80,82	Sm	-	G,C	" "

1	2	3	4	5	6	7
<i>P.m.blandus</i>	48	62	Sm	M	C	Bradshaw W.N., Hsu T.C., 1972 (cit.).
<i>P.m.gambelii</i>	48	72-88	Sm	M	C	Tam xe
<i>P.m.gracillis</i>	48	82,84	Sm	M <sup>V</sup>	C	" "
<i>P.m.luteus</i>	48	80	Sm	A→M <sup>V</sup>	C	" "
<i>P.m.nebrascensis</i>	48	80-84	Sm	M	C	" "
<i>P.m.nubiterrae</i>	48	80,82	Sm	Sm→M	C	" "
<i>P.m.oreas</i>	48	72,82, 86	Sm	M <sup>V</sup>	C	" "
<i>P.m.rubidus</i>	48	72,74, 76	Sm	A	C	" "
<i>P.m.rufinus</i>	48	62-86	Sm	Sm	C	" "
	48	82	Sm	-	Q	Dixon L.K. et al., 1980. "Genetica", 52/53: 63-68.
<i>P.m.serratus</i>	48	84	Sm	A→M <sup>V</sup>	G,C	Bradshaw W.N., Hsu T.C., 1972 (cit.).
<i>P.m.sonorinensis</i>	48	78,80,82	Sm	M	G,C	Tam xe
<i>P.m.luteus</i>	48	80	Sm	-	Q	Dixon L.K. et al., 1980. (cit.).
<i>P.melanotis</i> J.Allen et Chapman	48	62	Sm <sup>V</sup>	St→M		Bowers J.H. et al., 1973. "Evolution", 27: 378-386.
					G,C	Greenbaum I.F. et al., 1978. "Evolution", 32: 334-341.
<i>P.polionotus</i> Wagner	48	68	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 6: 270.
	48	66-68	Sm	A	G,C	Greenbaum I.F. et al., 1978 (cit.).
<i>P.leucopus</i> Rafinescove	48	68-88	Sm	Sm <sup>V</sup>		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966 (cit.).

						G,C	Arrighi F.E. et al., 1976. "Chromosomes Today", 5: 323-329.
<i>P. sitkensis</i> Merriam	48	70	Sm	-	G,C	Robbins R.W., Baker R.J., 1981 (cit.).	
<i>P. eremicus</i> Baird	48	86	Sm	A		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966 (cit.).	
	48	92	Sm	St		Tam xe	
					G,C	Pathak S. et al., 1973. "Cytogenet. Cell Genet.", 12: 315-326.	
<i>P. collatus</i> Burt	48	92	M	Sm		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966 (cit.).	
					C	Hazen M.W. et al., 1977. "Chromosomes Today", 6: 167-176.	
<i>P. boyllii</i> Baird	48	52	St	M	G	Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966 (cit.).	
					G,C	"Comitte Standartiz. Chrom. Peromyscus", 1977. "Cytogenet. Cell Genet.", 19: 38-43;	
<i>P. b. specilegus</i>	48	56	Sm	Sm		Robbins L.W., Baker R.J., 1981 (cit.).	
						Lee M.R. et al., 1972. "J. Mammal.", 53: 697-707.	
<i>P. b. levipes</i>	48	54	St	A		Tam xe	
<i>P. b. attwateri</i>	48	56	Sm	Sm		" "	
					G,C	Robbins L.W., Baker R.J., 1981 (cit.).	
<i>P. difficilis</i> J. Allen	48	56-58	Sm	Sm <sup>v</sup>		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966 (cit.).	
	48	62	St	A		Lee M.R. et al., 1972 (cit.).	
	48	58	St	-	G,C	Robbins L.W., Baker R.J., 1981 (cit.).	
<i>P. truei</i> Shufeldt	48	62	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal. Chrom.", 4: 167.	

1	2	3	4	5	6	7
	48	54	St	St		Solis V. et al., 1973. "Mammal.Chrom. Newsl.", 14: 13-14.
	48	62	Sm	St	G,C	Robbins L.W., Baker R.J., 1981 (cit.).
<i>P.gossipinus</i> Le Conte	48	62	St	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 168.
					G,C	Greenbaum I.F., Baker R.J., 1978. "J.Mammal.", 59: 820-834.
<i>P.pectoralis</i> Osgood	48	60	Sm	Sm		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1968. "Cytogenetics", 7: 417-466.
	48	58	Sm	Sm	G,C	Robbins L.W., Baker R.J., 1981 (cit.).
<i>P.orinitus</i> Merriam	48	52	Sm	Sm		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1968 (cit.).
					G,C	Pathak S. et al., 1973 (cit.).
<i>P.melanophrys</i> Coues	48	56-58	St	A(d)		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1968 (cit.).
	48	52	X <sub>1</sub> -St	Y <sub>1</sub> -d		Zimmerman E.G., 1974. "Can.J.Genet.Cytol.", 16: 797-804.
			X <sub>2</sub> -St	Y <sub>2</sub> -A		
<i>P.nudipes</i> J.Allen	48	58	St	M(d)		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1968 (cit.).
<i>P.ochraventer</i> Baker	48	60	Sm	Sm		TAM xe
					G,C	Robbins L.W., Baker R.J., 1981 (cit.).
<i>P.megalops</i> Merriam	48	58	St	M(d)		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1968 (cit.).
<i>P.thomasi</i> Merriam	48	56	St	A		TAM xe
<i>P.stephani</i> Townsend	48	52	St	M	C	Hazen M.W. et al., 1977 (cit.).
<i>P.bandernaus</i> J.Allen	48	52	St	M		Lee M.R., Elder F.F.B., 1977. "J.Mammal.", 58: 479-487.

										Tam жe
<i>P.perfulvus</i>	Osgood	48	58	A	Sm(d)					
<i>P.hylocetes</i>	Merriam	48	72	Sm	St					" "
<i>P.floridanus</i>	Chapman	48	62	Sm	Sm					Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 5: 218. Greenbaum I.F., Baker R.J., 1978 (cit.).
<i>P.hooperi</i>	Lee et Schmidly	48	52	St	-					Lee M.R., Schmidly D.J., 1977. "J.Mammal.", 58: 263-268.
<i>P.nasutus</i>	J.Allen	48	-	-	-					Moree R., 1950. "Proc.Pa.Acad.Sci.", 24: 36-39.
<i>Ochrotomys nuttalli</i>	Harlan	52	72	Sm	A					Patton J.L., Hsu T.C., 1967. "J.Mammal.", 48: 637-639.
<i>Neotomodon alstoni</i>	Merriam	48	62	St	A→Sm					Uribe M. et al., 1973. "Mammal.Chrom.Newsl.", 14: 12-13.
		48	62	St	Sm	G,C				Yates T.L. et al., 1979. "Syst.Zool.", 28: 40-48.
<i>Baiomys taylori</i>	Thomas	48	46	St	St					Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 12.
<i>B.musculus</i>	Merriam	48	65-66	Sm	A					Yates T.L. et al., 1979 (cit.). Lee M.R., Elder F.F.B., 1977 (cit.).
<i>Onychomys leucogaster</i>	Merriam	48	92	Sm	St					Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 16. Baker R.J. et al., 1979. "J.Mammal.", 60: 297-306.

1	2	3	4	5	6	7
O.torridus Coues	48	74	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal.Chrom.", 2: 63.
O.t.torridus Coues	48	74	Sm	Sm	G,C	Baker R.J., Barnett R.K., 1981. "Southwest. Natur.", 26: 125-131.
O.t.pulcher	48	80	Sm	A	G,C	Baker R.J. et al., 1979 (cit.). TAM XE
O.t.longicaudus	48	78	Sm	A	G,C	
O.arenicola Mearns	48	72	Sm	-		Hinsley L.L., 1979. "J.Mammal.", 60: 117-128.
Akodon molinae	48	72	Sm	St	G,C	Baker R.J. et al., 1979 (cit.).
	42	44	A	A		Bianchi N.O. et al., 1971. "Evolution", 25: 724-736.
	43	46	A	A		
	42-43	41-42	A	A	G	Bianchi N.O. et al., 1976. "Cytologia", 41: 139-144.
	42	42	A	A		Merani S. et al., 1978. "J.Exp.Zool.", 206: 343-346.
	42-44	42	A	A		Bianchi N.O. et al., 1979. "Experientia", 35: 1438-1439.
A.urichi J.Allen et Chapman	18	30	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 6: 268.
	18	32	Sm	A		Bianchi N.O. et al., 1971 (cit.).
A.azarae Fischer	38♂	38	St	Sm		Bianchi N.O., Contreras J.R., 1967. "Cytogenetics", 6: 306-313.
	37-38♀	38	St	-		
	38	38	A→Sm <sup>V</sup>	A		Bianchi N.O. et al., 1971 (cit.).
	38	38	St	A	G	Bianchi N.O. et al., 1976 (cit.).



A.sp.	34	42	A	A	Bianchi N.O. et al., 1971 (cit.).
A.sp.	35	44	A	A	TAM xe Yonenaga Y., Ricci F., 1969. "Cien. e Cult.", 21: 249.
A.sp.	34	34	A	A	Cestari A.N., Imada J., 1968. "Cien. e Cult.", 20: 758-762.
A.sp.	24	38	Sm	A	Yonenaga Y. et al., 1975. "Cytogenet. Cell.Genet.", 15: 388-399.
A.sp.	24+1B	40+1B	A	A	Yonenaga Y. et al., 1976. "Cien. e Cult.", 28: 202-211.
A.sp.	25-26	-	-	-	Yonenaga Y., 1972. "Cytogenet.Cell Genet.", 11: 488.
A.arviculoides Wagner	14	16-18	A	A	Yonenaga Y., 1979. "Cytogenet.Cell Genet.", 23: 241-249.
A.obscurus Waterhouse	14	18	A	A	Bianchi N.O. et al., 1971 (cit.).
	15	20	A	A	Bianchi N.O. et al., 1976 (cit.).
	34	38	A	A	Bianchi N.O. et al., 1971 (cit.).
A.varius Thomas	40	40	Sm	A	TAM xe
A.bolivienis Meyen	40	40	A→St	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 362.
A.aerosus	40	38	Sm	St	Bianchi N.O. et al., 1971 (cit.).
A.dolores Thomas	38	44	A	A	Merani S. et al., 1978 (cit.).
	37	42	A	A	Bianchi N.O. et al., 1979. "Genetica", 50: 99-104.
	34-40	46	A	A	

1	2	3	4	5	6	7
A.xanthorhinus Waterhouse	52	56	St	A		Bianchi N.O. et al., 1971 (cit.).
	52	54	St	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 419.
A.olivaceous Waterhouse	52	56	A	M(d)		Spotorno O.A., Fernandez R., 1976. "Mammal.Chrom.Newsl.", 17: 13-14
A.nigrita Lichtenstein	52	52	A	Sm		Yonenaga Y., 1975. "Caryologia", 28: 269-286.
A.orophilus Osgood	26	40	Sm	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 34.
Bolomys albiventer Thomas	40	40	A	A		Bianchi N.O., et al., 1971 (cit.).
Arborthrix longipilis Waterhouse	52	58	St	A		TAM же
Zygodontomys lasiurus Lund	34	34	A	Sm		Yonenaga Y., 1975 (cit.).
Oxymycterus sp.	54	64	Sm	A		TAM же
Scotinomys tequina Alston	58	88	St	Sm		Carleton M.D. et al., 1975. "J.Mammal.", 56: 916-921.
S.xerampelinus Bangs	58	88	St	M		TAM же
Calomys sorellus Thomas	64	68	Sm	St		Pearson O.P., Patton J.L., 1976. "J.Mammal.", 57: 339-350.
C.laucha Desmarest	62	72	A	St		TAM же
C.sp.	66	66	Sm	A		Yonenaga Y., 1975 (cit.).

<i>C. callosus</i> Rengger	54	66	M	A	Hurtado de Catalfo G.E., Wainberg R.L., 1974. "Physis", C 33: 215-219.
	55,56	66	Sm	A	Lisanti J.A. et al., 1976. "Physis. Riv.Soc.Argent.Cienc.Nat.", B.Aires, Secc.C., 35(91): 221-230.
	50	66	Sm	A	Pearson O.P., Patton J.L., 1976 (cit.).
<i>C. fecundus</i> Thomas	36	48	M	A	Tam xe
<i>C. musculus</i>	38	48	A	St	" "
<i>Eligmodontia typus</i> Cuvier	50	48	A	Sm	" "
<i>Phyllotis osilae</i> J.Allen	70	68	A	A	Pearson O.P., 1972. "J.Mammal.", 53: 677-688.
<i>P. andium</i> Thomas	64	72	Sm	Sm	Tam xe
<i>P. definitus</i> Osgood	54	72	Sm	A	" "
<i>P. wolffsohni</i> Thomas	54	72	M	M	Pearson O.P., Patton J.L., 1976 (cit.).
<i>P. osgoodi</i>	40	72	Sm	M	Walker L.I. et al., 1979. "Cytogenet. Cell Genet.", 24: 209-216.
	38	72	A	M	Pearson O.P., 1972 (cit.).
<i>P. amicus</i> Thomas	38	72	Sm	M	Tam xe
<i>P. darwini</i> Waterhouse	38	72	Sm	M	" "
<i>P. magister</i> Thomas	38	72	M	A	" "
	38	72	Sm	Sm	G,C Walker L.I. et al., 1979 (cit.).
<i>P. gerbillus</i> Thomas	38	72	Sm	Sm	Pearson O.P., 1972 (cit.).
<i>P. haggardi</i> Thomas	38	72	Sm	Sm	Tam xe

1	2	3	4	5	6	7
<i>P. caprinus</i> Pearson	38	72	Sm	A		Kiblicky P., 1967. "Mammal.Chrom.Newsl.", 8: 281-282.
<i>P. (Graomys) griseoflavus</i>	38	72	M	M		Pearson O.P., Patton J.L., 1976 (cit.).
Waterhouse	36-38	44	Sm	A		TAM Ꝥe
<i>P. (G.) domorum</i> Thomas	28	46	A	A		" "
<i>P. sublimis</i> Thomas	28	30	A	A		Pearson O.P., 1972. (cit.).
<i>P. pictus</i> Thomas	28	30	A	A		TAM Ꝥe
<i>P. (Auliscomys) boliviensis</i>	22	30	A	M		Couve M. et al., 1975. "Mammal.Chrom.Newsl.", 16: 172-174.
Waterhouse	22	30	A	A		Pearson O.P., Patton J.L., 1976 (cit.).
<i>Chinchillula sahamae</i> Thomas	60	64	M	M		TAM Ꝥe
<i>Holochilus chacarius</i> Thomas	50-56	58	A	A		Vidal O.R. et al., 1976. "Physis", 35: 77-85.
<i>Sigmodon hispidus</i> Say et Ord	52	52-54	St	M		Zimmerman E.G., Lee M.R., 1968. "Chromosoma", 24: 243.
	52	50	St	Sm	G,C, AGNOR	Elder F.F.B., 1980. "Cytogenet.Cell Genet", 26: 193-210.
<i>S. ochrognatus</i> Bailey	52	66	-	-		Lee M.R., Zimmerman E.G., 1969. "J.Mammal.", 50: 333-339.
<i>S. minimus</i> Mearns	28,30	32	A	A		Hsu T.C., 1969. "Experientia", 25: 205-206.
<i>S. fulviventer</i> J.Allen	28-30	34	A	A		Lee M.R., Zimmerman E.G., 1969 (cit.).
						G,C,AGNOR Elder F.F.B., 1980 (cit.).

<i>S.arizonae</i> Mearns	22	38	A	A	Zimmerman E.G., Lee M.R., 1968 (cit.). Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 319.
<i>S.mascotensis</i> J.Allen	22,24	38	A	A G,C,AgNOR	Elder F.F.B., 1980 (cit.). Zimmerman E.G., 1974. "Cytologia", 39: 113-120.
<i>Andinomys edax</i> Thomas	56	56-58	A	A	Pearson O.P., Patton J.L., 1976 (cit.).
<i>Neotoma floridana</i> Ord	52	-	-	-	Cross J.C., 1931. "J.Morph.", 52: 373-401.
	52	56	Sm	St	Baker R.J., Mascarello J.T., 1969. "Cytogenetics", 8: 187-197.
	52	58	St	Sm	Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 166.
<i>N.micropus</i> Baird	52	50-56	A	A	Baker R.J., Mascarello J.T., 1969 (cit.). TAM xE
	52	50-56	Sm	St	Mascarello J.T. et al., 1974. "J.Mammal.", 55: 831-834.
	52	54	Sm	-	G,C
	52	56	M	-	G,C
<i>N.albigula</i> Hartley	52	58	St	St	Mascarello J.T., Hsu T.C., 1976. "Evolution", 30: 152-169.
	52	58	St	St	Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal.Chrom.", 2: 61.
<i>N.lepida</i> Thomas	52	60-66	Sm	A	Mascarello J.T., Hsu T.C., 1976 (cit.). Baker R.J., Mascarello J.T., 1969 (cit.). Mascarello J.T., Hsu T.C., 1976 (cit.).
<i>N.cinerea</i> Ord	54	58	Sm	Sm	G,C Meylan A., 1968. "Rev.suisse zool.", 75: 691-696.

1	2	3	4	5	6	7
N.cinerea Ord	54	60	Sm	St	G,C	Mascarello J.T., Hsu T.C., 1976 (cit.).
N.phenax Merriam	38	50	Sm	Sm		Baker R.J., Mascarello J.T., 1969 (cit.). Mascarello J.T., et al., 1974. (cit.).
N.stephensi Goldman	52-53	54	Sm	-	G,C	Baker R.J., Mascarello J.T., 1969 (cit.).
N.mexicana Baird	52	60	Sm	St	G,C	Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 420.
N.fuscipes Baird	56	82	-	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mammal.Chrom.", 3: 112.
N.alleni Merriam	48	(52)	St	-		Baker R.J., Mascarello J.T., 1969. (cit.). Mascarello J.T., Hsu T.C., 1976 (cit.).
N.goldmani Merriam	48	52-53	A	M(d)		Genoways H.H., Birney E.C., 1974. "Mammalian Species", Amer.Soc.Mammalog., N1:1-4. Lee M.D., Elder F.F.B., 1977. "J.Mammal.", 58: 479-487.
Anotomys leander Thomas	52	54	A	A		Там же
Calomyscus urartensis Vontsov et Kartavtzeva (syn. bailwardii Thomas)	92	98	St?	-		Gardner A.L., 1971. "Experientia", 27:1088.
	32	42	A	A		Matthey R., 1961. "Rev.suisse zool.", 68: 42-61.
					G	Раужабли С.И., 1975. "Докл. АН СССР", 225: 697-700. Воронцов Н.Н. и др., 1979. "Зоол.ж.", 58: 1213-1214.
C.mystax Kashkarov	30	42	Sm	A		Там же

<i>Phodopus sungorus sungorus</i> Pallas	28	48	Sm	A	Воронцов Н.Н. и др., 1967. "Докл. АН СССР", 172: 703-705.
				G	Раджабли С.И., 1975 (цит.).
				C	Gamperl R. et al., 1978. "Caryologia", 31: 343-353.
<i>P.s.campbelli</i> Thomas	28	48	M <sup>v</sup>	A	Воронцов Н.Н. и др., 1967 (цит.).
				G	Sokova O.I., Pogosianz E.E., 1974. "Mammal.Chrom.Newsl.", 15: 17.
<i>P.roborevskii</i> Satunin	34	56	Sm	A	Воронцов Н.Н., Крюкова Е.П., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.).
				G	Раджабли С.И., 1975 (цит.).
<i>Tscherskia triton</i> de Vinton	28	28	St	M	Воронцов Н.Н., Раджабли С.И., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов ред.).
				G,C	Твучуа К., Won P.H., 1976. "J.Mammal.Soc.Jap.", 6: 218-223.
	28+1- -2B*	28+B	St	M	Борисов Ю.М., 1978. "Цитол. и генет.", 12: 250-255.
<i>Cricetulus barabensis</i> Pallas	20	34	Sm	Sm	Matthey R., 1960. "Caryologia", 13: 199-223.
					Орлов В.Н., Исхакова Э.Н., 1975. "Зоол.ж.", 54: 597-604.
				G	Radjably S.I., Krjukova E.P., 1973. "Mammal.Chrom.Newsl.", 14: 112-113.
<i>C.griseus</i> Milne-Edwards	22	34	M	Sm	Matthey R., 1960 (cit.).
				G	Kato H., Yosida T.H., 1972. "Chromosoma", 36: 272-280.

1	2	3	4	5	6	7
<i>C. griseus</i> Milne-Edwards					G, C	Gamperl R. et al., 1978 (cit.).
<i>C. pseudogriseus</i> Orlov et Iskhakova	24	34	M	A		Орлов В.Н., Исхакова Э.Н., 1975 (цит.).
<i>C. longicaudatus</i> Milne-Edwards	24	36	St	Sm		Там же
<i>C. migratorius</i> Pallas	22	34	Sm	Sm		Matthey R., 1961. "Rev. suisse zool.", 68: 41.
<i>C. obscurus</i> (?) Milne-Edwards	20	36	Sm	Sm	G, Q	Lavappa K.S., 1977. "Cytologia", 42: 65-72. Орлов В.Н. и др., 1978. В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука.
<i>Allocricetulus curtatus</i> G. Allen	20	34	Sm	Sm		Matthey R., 1960 (cit.).
<i>A. evermanni</i> Brandt	26	36	Sm	Sm		Воронцов Н.Н., Крюкова Е.П., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н. Воронцов ред.), Новосибирск.
<i>Cricetus cricetus</i> L.	22	38	Sm	M		Matthey R., 1961 (cit.). Fredga K., Santensson B., 1964. "Hereditas" 14: 23-24. Fonatsch C., 1973. "Mammal. Chrom. Newsl.", 14: 23-24.
<i>Mesocricetus auratus</i>	44	76	Sm	Sm	G, C	Gamperl R. et al., 1978 (cit.). Matthey R., 1961 (cit.).



Waterhouse

<i>M. raddei nigriculus</i> Nehring	42	72	Sm	A	Воронцов Н.Н., Крюкова Е.П., 1969 (цит.).
<i>M. raddei</i> Nehring ssp.	44	72	М	-	Иванов В.Г., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.), Новосибирск.
<i>M. brandti</i> Nehring	42	78	М	Sm	Ляпунова Е.А., Картавцева И.В., 1976. "Зоол.ж.", 55: 1414-1418. Иванов В.Г., 1969 (цит.).
<i>M. newtoni</i> Nehring	38	70	Sm	Sm	Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 315. Popescu N.C., DiPaolo J.A., 1980 (cit.) Там же
<i>Mystromys albicaudatus</i> Smith	32	60	A	A	Raicu P., Bratosin S., 1966. "Z.Säugetier.", 31: 251-255. Voiculescu J. et al., 1972. "Chromosoma", 39: 215-224. Popescu N.C., DiPaolo J.A., 1980 (cit.).

Lehman J.M. et al., 1963. "J.Nat.Cancer Inst.", 31: 639-650.

G Reeves B.R., 1973. "Mammal.Chrom.Newsl.", 14: 7-8.

G,C Gamperl R. et al., 1978 (cit.).

G,C,AgNOR Popescu N.C., DiPaolo J.A., 1980. "Cytogenet.Cell Genet.", 28: 10-23.

Воронцов Н.Н., Крюкова Е.П., 1969 (цит.).

Иванов В.Г., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.), Новосибирск.

Ляпунова Е.А., Картавцева И.В., 1976. "Зоол.ж.", 55: 1414-1418.

Иванов В.Г., 1969 (цит.).

Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 315.

Popescu N.C., DiPaolo J.A., 1980 (cit.)

Там же

Raicu P., Bratosin S., 1966. "Z.Säugetier.", 31: 251-255.

C Voiculescu J. et al., 1972. "Chromosoma", 39: 215-224.

G,C AgNOR Popescu N.C., DiPaolo J.A., 1980 (cit.).

Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal.Chrom.", 2: 60.

1	2	3	4	5	6	7
<i>M. albicaudatus</i> Smith	32	58	Sm	Sm	G	Srivastava P.K. et al., 1974. "J.Hered.", 65: 223-226. Gamberl R. et al., 1978 (cit.).
<i>Myospalacinae</i>						
<i>Myospalax myospalax</i> Laxmann	44	80-84	Sm	M		Liarunova E.A. et al., 1971. In: Sympos. Theriol. II. Brno. 2: 30. Мартынова Л.Я., 1976. "Зоол.ж.", 55: 1265 -J267.
<i>M. aspalax</i> Laxmann (СССР)	62	113- -114	St	St		Liarunova E.A. et al., 1971 (cit.). Мартынова Л.Я., 1976 (цит.).
(МОНГОЛИЯ)	62	110, 112	St	St		Орлов В.Н., Баскевич М.И., 1978. "Бюл. МОИП". Отдел биол., 83:57-59.
<i>M. psilurus</i> Milne-Edwards	64	106-108	St	St		Мартынова Л.Я., 1976 (цит.).
<i>Nesomyiinae</i>						
<i>Macrotrarsomys bastardi</i> Milne-Edwards	56	(76)	Sm	M		Matthey R., 1961. "Bull. Res. Council. Israel", Sect. B (Zool.), 10: 1-2.
<i>Hurogeomys antimensa</i> Gran- didier	40	(38)	M	M		Matthey R., 1961. "Mammalia", 25: 145.

## Microtinae

<i>Ellobius talpinus</i> Pallas (Сев. Кавказ)	54	54	-	-	Иванов В.Г., 1967. "Цитология", 9: 879-883.
(Таджикистан: Гиссар)	54	54	A	A	Воронцов Н.Н., Раджабли С.И., 1967. "Цитология", 9: 848-852.
(Киргизия: Алайская долина)	52	54	A	A	Лиарипова Е.А. et al., 1980. "Genetica", 52/53: 239-247.
(Основная часть ареала, 6 подвидов)	54	54	A	A	Воронцов Н.Н. и др., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н. Воронцов, ред.). Новосибирск. Лиарипова Е.А. et al., 1980 (cit.).
<i>E.t.talpinus</i> Pallas	54	52	A	A	Лиарипова Е.А. et al., 1980 (cit.)
<i>E.t.tanaiticus</i> Zubko	54	52	A	A	Там же
<i>E.t.rufescens</i> Eversman	54	52	A	A	" "
<i>E.talpinus</i> ssp.	31-34,	54	A	A	" "
(Памиро-Алай: долины рек Сурхоб и Вахш)	36,38,				" "
	40,42-44,46,				
	48,50-				
	-54				
<i>E.fuscocapillus</i> Blyth	36	56	Sm	A	Воронцов Н.Н. и др., 1969 (цит.).
<i>E.lutescens</i> Thomas	17	34	-	-	Matthey R., 1958. "Experientia", 14:240-241; Matthey R., 1962. "Genetica", 32: 268-271. G,C Maза L.M., Sawyer J.R., 1976. "Can.J.Genet. Cytol.", 18: 497-502.

1	2	3	4	5	6	7
<i>E. lutescens</i> Thomas	17	34	♂♂-XO, ♀♀-X*O	G, R		Wolf M. et al., 1979. "Cytogenet. Cell Genet.", 23: 117-123.
<i>Promethomys schaposchnikovi</i> Satunin	56	(56)	-	-		Matthey R., 1959. "Rev. suisse zool.", 66: 175-209.
	56	(70)	St A	A		Яценко В.Н. и др., 1980. В кн.: Грызунь. Материалы Всесоюз. совещания. Саратов. М.: Наука.
<i>Ondatra zibethica</i> L.	54	-	-	-		Matthey R., 1954. "Caryologia", 6: 1-44.
	54	54	A A	A		Moore W. et al., 1966. "J. Hered.", 57: 104;
						Gropp A., Geisler M., 1967. "Mammal. Chrom. Newsl.", 8: 286.
					G	Малыгин В.М., Яценко В.Н., 1980. В кн.: Грызунь. Материалы Всесоюз. совещания. Саратов. М.: Наука.
<i>Dinaromys bogdanovi</i> Martino	56	56	-	-		Matthey R., 1965. "Chromosoma", 7: 670-692
	54	54	St A	A		Dulic B. et al., 1971. "Caryologia", 24: 299-305.
	54	52	St M	M		Savic I. et al., 1969. "Archiv Biol. Nauka", 18: 45-46.
<i>Alticola roylei</i> Gray	56	56	A A	A		Ляпунова Е.А., Фишер Т.Б., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н. Воронцов, ред.). Новосибирск.
<i>A. argentatus</i> Severtzov	56	56	A A	St		Яценко В.Н., 1980. "Докл. АН СССР", 244: 1009-1010.

	56	56-58	A	St	G,C	Там же
<i>A. stolizkanus</i> Blanfordt	56	56-58	A	St	G,C	" "
<i>A. strelzovi</i> Kastschenko	56	56	A	St		Нсу Т.С., Benirschke К., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 371.
<i>A. smithi</i> Thomas	56	56	A	A		Букова Г.В. et al., 1978. "Experientia", 34: 1146-1148.
<i>A. macrotis lemminus</i> Miller (Икутия)	56	56	A	A	G	Там же
(Чукотка)	56	62	Sm	St-M	G	Яценко В.Н., 1982. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.
<i>Clethrionomys sikotanensis</i> Tokuda	56	56	A	Sm	G,C	Нсу Т.С., Benirschke К., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 370.
<i>C. andersoni niigatae</i> Anderson	56	56	A	M		Там же
<i>C. a. imaizumi</i> Jameson	56	56	St	St		Воронцов Н.Н. и др., 1978. "Генетика", 15: 1442-1445.
<i>C. rufocanus</i> Sundewall (окр. Томска, Новосибирска, Забайкалье, Дальний Восток, С.-З. Чукотка, полярный Урал)	56	56	A	M		Там же
(Башкирия)	56	56	A	A		Букова Г.В. и др., 1980. В кн.: Внутренняя межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск.
(о. Кунашир)						Воронцов Н.Н. и др., 1978 (цит.).
(о. Хонсю)						Нсу Т.С., Benirschke К., 1969. "Atlas Mammal.Chrom.", 3: 119;
(о. Шикотан)						Орлов В.Н., Крюкова Е.П., 1975. В кн.: Систематика и цитогенетика млекопитающих.

1	2	3	4	5	6	7
						Материалы Всесоюз. симп. М.: Наука.
						Mascarello J.T. et al., 1974. "J.Mammal.", 55: 695-704.
<i>C. glareolus</i> Schreber (ФРГ)	56	56	А	М	G	Schmid W., Leppert M.R., 1968. "Arch.J. Klaus-Stiff.", 43: 88;
( СССР )						Kral V. et al., 1972. "Zool.listy", 21: 43;
Московская, Тульская обл.;						Орлов В.Н., Крюкова Е.П., 1975 (цит.).
Зап.Сибирь )						Nadler C.F. et al., 1976. "Z.Säugetierk.", 41: 137-146.
( Италия, Югославия )	56	56	А	А	G	Воронцов Н.Н. и др., 1978 (цит.);
						Kral V. et al., 1972 (cit.).
						Zivkovic S. et al., 1975. "Acta Vet. (SFFI) 25: 1241.
<i>C. rutilus</i> Pallas ( Бурятская АССР, Горно-Алтайская АО )	56	56	А	А		Воронцов Н.Н. и др., 1978 (цит.);
( Зап. Сибирь )						Kral V., 1972. "Acta Sci.Nat.Vrno", 6: 1-16.
( С.-З. Чукотка )						Козловский А.И., Хворостянская Л.П., 1978
						В кн.: Фауна и зоогеография млекопитающих северо-востока Сибири . Владивосток.
( Томская, Новосибирская обл. )	56	56	А	М		Воронцов Н.Н. и др., 1978 (цит.)
( Урал )						Быкова Г.В. и др., 1980 (цит.)

( Тульская обл., Бурятская АССР )

( окр. Якутская, Чукотка, Уссурийская, Аляска )  
( о. Св. Лаврентия )

Орлов В.Н., Крюкова Е.П., 1975 (цит.)

Воронцов Н.Н. и др., 1978 (цит.).

Nadler C.F. et al., 1976 (cit.).

Rausch R.L., Rausch V.R., 1975. "Syst. Zool.", 24: 163.

*C. frater* Thomas

56 56 A A

Орлов В.Н., Крюкова Е.П., 1975 (цит.).

*C. gapperi* Vigors

56 56 A A

Nadler C.F. et al., 1976 (cit.).

*C. occidentalis* Merriam

56 56 A A

Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 172.

*C. "rex"* ( Япония )

56 56 A St

Tsuchiya R., Yosida H., 1971. "Ann. Rep. Nat. Inst. Genet.", (Jap.), N 21: 54.

*Eothenomys melanogaster*  
Milne-Edwards

56 56 - -

Tateishi S., 1937. "Zool. Mag.", (Tokyo), 49: 1-2.

*E. "kageus"*

56 56 St A

Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 371.

*Lagurus lagurus* Pallas

54 58,60 Sm A

Погосянц Е.Е., Бруяко Е.И., 1968. "Генетика", 4(4):50-59.

*Eolagurus luteus* Evermann

54 60 Sm A

Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 5: 222.

Ляпунова Е.А., Мироханов Ю.М., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.

1	2	3	4	5	6	7
<i>Lemnisacus curtatus</i> Core	54	54	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 5: 221.
<i>Dicrostonyx torquatus</i> <i>torquatus</i> Pallas (Полярный Урал)	45-51 (44+1-7B)	56+B	Sm→M <sup>v</sup> -			Гилева Э.А., 1973. "Генетика", 213: 952-955. G Gilleva E.A., 1980. "Genetica", 52/53: 99-103. C Гилева Э.А. и др., 1980. В кн.: Информационные материалы Инст.экологии растений и животных . Свердловск.
<i>D.t.chionoraes</i> Allen (Акутия, побережье моря Лаптевых, Чукотка)	47-54 (44+3-10B)	56+B	-	-		Гилева Э.А., 1975. "Докл.АН СССР", 224: 697-790. Гилева Э.А. и др., 1980 (цит.).
						G Gilleva E.A., Chebotar N.A., 1979. "Heredity", 42: 67-77.
	57-60 (44+13-16B)	56+B	-	-		Козловский А.И., 1974. "Докл. АН СССР.", 219: 981-984.
	63 (44+19B)	56+B	-	-		Чернявский Ф.Б., Козловский А.И., 1980. "Зоол.ж.", 59: 266-273.
	80 (44+36B)	56+B	A	A		Там же
	85-86 (44+41-42B)	56+B	A	A		" "
<i>D.groenlandicus</i> Traill	44	48	-	-		Matthey R., 1955. "Rev.suisse zool.", 62: 163-206.
<i>D.hudsonius</i> Pallas	48	50	M	A		Krohne D.T., 1982. "J.Mammal.", 63: 174-176.



<i>D. richardsoni</i> Merriam	42, 44	50	-	-	Rausch R. L., Rausch V. R., 1972. "Z. Säugetierk.", 37: 372-384.
<i>D. exsul</i> Allen	34	54	-	-	Там же
<i>D. stevensoni</i> Nelson	34	50	M	Sm	" "
<i>D. rubricatus</i> Richardson	34, 35	54	-	-	" "
<i>D. nelsoni</i> Merriam	30	54	-	-	" "
<i>D. vinogradovi</i> Ognev	28	50	Sm <sup>v</sup>	St	Козловский А. И., 1974 (цит.); Чернявский Ф. Б., Козловский А. И., 1980 (цит.); Козловский А. И., Хворостянская Л. П., 1980. В кн.: Грызуны. Материалы Всесоюз. совещания. Саратов. М.: Наука.
<i>Lemmus lemmus</i> L.	50	48	A	A	Matthey R., 1957. "Rev. suisse zool.", 64: 39-71.
<i>L. sibiricus chrisogaster</i> Kerr	50	50	A	A	Rausch R. L., Rausch V. R., 1975. "Z. Säugetierk.", 40: 8-34. Козловский А. И., Хворостянская Л. П., 1978. В кн.: Фауна и зоогеография млекопитающих С.-В. Сибири. Владивосток.
<i>L. s. trimucronatus</i> Richardson	50	50	A	A	Rausch R. L., Rausch V. R., 1975 (cit.).
<i>L. amurensis</i> Vinogradov	50	48	A	A	Хворостянская Л. П., 1980. В кн.: Грызуны. Материалы Всесоюз. совещания. Саратов. М.: Наука.
<i>L. nigripes</i> True	50	50	A	A	Rausch R. L., Rausch V. R., 1975 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
Myopus schisticolor Lilljeborg	32	-	-	-		Matthey R., 1957. "Rev.suisse zool.", 64: 39. Fredga K. et al., 1976. "Nature", 261: 225-227.
	32	60	Sm	Sm	G,C	
			(♂♂-XY, XLYY)	♀♀-XX		
	32	(60)	Sm	Sm	G,C,Q	Gropp A. et al., 1976. "Cytogenet.Cell Genet.", 17: 343-358.
			(♂♂-XY, XLYY)	♀♀-XX		
	32	60	Sm	Sm	G	Herbst E.W. et al., 1978. "Chromosoma", 69: 185-191.
			(♂♂-XY, XX*X*Y)	♀♀-XX		
Synsptomys cooperi Baird	50	48	Sm	A		Hoffmann R.S., Nedler C.F., 1976. "Mammalia", 40, 79-82.
S.(Micromys) borealis Richardson	54	52	Sm	A		Matthey R., 1973. "Mammalia", 37: 325- 329. TAM XE
Arvicola sapidus Miller	40	(62)	-	-		Matthey R., 1955. "Rev.suisse zool.", 62: 163-206.
	40,41	64	Sm	A	G	Guardia R.D., Pretel A., 1978. "Expe- rientia", 34: 706-708.
	40	64	Sm	A	G	Pretel A., 1979. "Caryologia", 32: 183- 189.
A.terrestris L.	36	(62)	-	-		Matthey R., 1955 (cit.). Matthey R., 1958. "Arch.Julius Klaus- Stift.Vererb-Forsch.", 32: 385-404.

- 36 (68) Sm A Fredga K., 1968. "Chromosoma", 25: 75-89.
- 36 60 Sm A Zivković S., Petrov B., 1971. In: Sympos. Theriol. II. Brno: 343-346.
- 36 68 Sm St G,C Peshev T., Belcheva R., 1978. "Zool.Anz.", 200: 132-140.
- 36 62,68 Sm A<sup>v</sup> G,C Кулиев Г.Н. и др., 1978. "Зоол.ж.", 57: I409-I411.
- 36 64 M A G Guardia R.D., Pretel A., 1979 (cit.).
- 36 - - R Renaud P., 1938. "Rev.suisse zool.", 62: 163-206.
- 36 (62) Sm A Schmid W., Leppert M.F., 1968. "Experientia", 24: 277-279.
- 36 (62) Sm A Raicu P. et al., 1971. "Rev.roum.biol.", ser.zool. 16: 293-296.
- 54 58 Sm A Ляпунова Е.А., Фишер Т.Б., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.
- 54 56-58 Sm A G,C Гилева Э.А. и др., 1982. "Зоол.ж.", 61: 912-922.
- 54 60 A A G,C Там же
- 54 52 A A Ляпунова Е.А., Фишер Т.Б., 1969 (цит.).
- 54 54 A A Ляпунова Е.А., Шайтарова Л.Д., 1982. В кн.: Млекопитающие СССР, тез.докл. IX Съезд ВТО. Москва. М.
- 54 54-56 A A G,C Гилева Э.А. и др., 1982 (цит.).
- A.t.scherman Shaw
- Microtus (Neodon) juldaschi
- Severtzov = ? carruther-
- si Thomas ( Вост.Памир:
- Чичекты;
- Кара-Куль )
- ( Туркестанский хр. )
- ( Гиссарский хр. )

1	2	3	4	5	6	7
( Алайская долина )	54	58	-	-		Ляпунова Е.А., Фишер Т.Б., 1969 (цит.).
( Дарвазский хр. )	54	52	A	A		Ляпунова Е.А., Шайтарова Л.Д., 1982 (цит.).
( Таласский Ала-Тау )	54	52	A	A	G, C	Гилева Э.А. и др., 1982 (цит.).
M. (Pitymys) duodecimcostatus Selys-Longchamps (Румыния)	62	60	M	A		Raicu P., Duma D., 1971. "Rev. roum. biol.", Ser. zool., 16: 347.
( Швейцария )	62	72	Sm	A		Meulan A., 1970. "Rev. suisse zool.", 77: 562-575.
	62	72-78	Sm	A		Winking H., 1976. "Z. Zool. Syst. und Evolutionsforsch", 14: 104-129.
M. (P.) lusitanicus Gerbe	62	70	A	A		Meulan A., 1970 (cit.).
syn. mariae Major	62	72	Sm	A		Raicu P., Duma D., 1971 (cit.).
	62	72-74	A → Sm	A → Sm		Winking H., 1971. In: Sympos. Theriol. II, Brno.
M. (P.) thomasi Barrett-Hamilton	44	42	A	A		Petrov B., Zivkovic S., 1971. In: Sympos. Theriol. II, Brno.
M. (P.) atticus Miller	44	44	St	Sm		Winking H., 1971 (cit.).
M. (P.) lichtensteini Wett (Югославия)	46	48	Sm	St		Petrov B., Zivkovic S., 1971 (cit.).
( Ю. Австрия )	46	48	St → Sm	Sm → M		Zivkovic S. et al., 1975. "Biosystematica", 1: 31-42.
	46	48	Sm	St		Kral B., Zima J., 1978. "Folia zool.", 27: 13-24.
					G	Beljanin A.N., Zima J., 1980. "Vertebratol. spr.", 63-66.

Там же

M.(P.) savii Selys-Longchamps	54	58	M	A	Meylan A., 1970 (cit.).
M.(P.) pyreniacus Selys-Longchamps	54	56	A	A	Winking H., 1971 (cit.).
M.(P.) tatricus Kratochvil	32	44	A	A	Matthey R., 1964. "Z.Säugetierk.", 29: 235.
M.(P.) subterraneus Selys-Longchamps (Швейцария) (Румыния)	52-54	56	M	A	Raicu P., Duma D., 1971 (cit.). Meylan A., 1970. "Rev.suisse zool.", 77: 562-575.
(Ю.Болгария)	52	56,57	M	A	Raicu P., Duma D., 1971. "Rev.roum.biol. Ser.zool.", 16: 347.
(Югославия)	52	56	M	A	Kral B., Mitev D.B., 1976. "Zool.listy", 25: 27-31.
(Ю.Австрия)	52	56	M	Sm	Zivkovic S. et al., 1975 (cit.).
(Чехословакия)	52	56	M	A	Там же
(СССР: Кавказ)	54	58?	M	A	Kral B., Zima J., 1978 (cit.). Beljanin A.N., Zima J., 1980 (cit.). Иванов В.Г., Темботов А.К., 1972. В кн.: Фауна, экология и охрана животных Сев. Кавказа, вып. I. Нальчик.
M.(P.) multiplex Fatio	48	50	Sm	A	Meylan A., 1970 (cit.). Raicu P., Duma D., 1971 (cit.).
M.(P.) majori Thomas (Нальчик, Поты, Теберда) (С.-В. Азербайджан)	54	58,60	Sm	A	Иванов В.Г., Темботов А.К., 1972 (цит.). Beljanin A.N., Zima J., 1980 (cit.). Кулиев Г.К., Кулиев Г.Н., 1978. "Изв. АН АЗССР". Серия биол. наук, №1: 94-97.

1	2	3	4	5	6	7
М.(Р.) dagestanicus Schidlovsky ( Центр. часть Большого и Малого Кавказа)	52	58	М	А		Иванов В.Г., Темботов А.К., 1972 (цит.). Темботов А.К. и др., 1982. В кн.: Млекопитающие СССР, тез. докл. III Съезд ВТО. Москва. М.
( Дагестан, Армения: Севан)	54	58	М	А		Там же
М.(Р.) schelkovnicovi Satunin	54	62	М	А		Иванов В.Г., Темботов А.К., 1972 (цит.)
М.(Р.) pinetorum Conte	62	62	-	-		Matthey R., 1954. "Caryologia", 6: 1-44.
	62	62	М	А		Beck M.L., Mahan J.T., 1978. "J.Hered.", 69: 343-344.
М.(Р.) nasarovi Schidlovsky	42,38	54	М	А		Хатухов А.Н. и др., 1978. "Зоол.ж.", 57: 1566-1570.
	36	50	М	А		Темботов А.К. и др., 1982 (цит.). Ляпунова Е.А., Мироханов Ю.М., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.
М.(S.) miurus Osgood	54	68	Sm	Sm		Rausch R.L., 1964. "Z.Säugetierk.", 29: 343-358.
М.(S.) abbreviatus Miller	54	68	Sm	Sm		Rausch R.L., Rausch V.R., 1968. "Z. Säugetierk.", 33: 65-99.
М.(Sumeriomys) socialis Pallas	62	62	-	-		Matthey R., 1953. "Rev.suisse zool.", 60: 225-283.

62	60	A	A	Гайченко В.А., 1973. В кн.: Некоторые вопросы экологии и морфологии животных. Киев.
54?	54?	M	A	Ляпунова Е.А., Мироханов Ю.М., 1969. (цит.).
58	56	Sm	A	Яценко В.Н., 1982. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.
54	56	-	-	Matthey R., 1955. "Rev. suisse zool.", 62: 163-206.
54	64	Sm	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal. Chrom.", 6: 272.
54	56	-	-	Zenes M.T., Voiculescu I., 1975. "Genetica", 45: 263-272.
54	52	A	A	Matthey R., 1952. "Chromosoma", 5: 113-138.
54	52	A	A	Zivkovic S., Petrov B., 1975. "Arch. Biol. Nauka", Beograd, 27, (3-4): 15-16.
54	52	A→M	A	Belcheva R.G., et al., 1980. "Genetica", 52/53: 45-48.
52	62	Sm?	A	Meyer M.N. et al., 1967. "Folia biol.", 16: 251-264.
52	62	A	A	Мейер М.Н., Волобуев В.Т., 1974. В кн.: Труды Биолого-почвенного ин-та ДВНЦ АН СССР, 17 (120): 75-83. Владивосток.
38-44	54-62	A	A	Ковальская Ю.М., 1977. "Бюл. МОИП." Отд. биол., 82: 38-48.

1	2	3	4	5	6	7
( Дальний Восток )	42	58	М	Sm		Мейер М.Н., 1978. "Тр. Зоол. ин-та АН СССР", 75: 3-62.
( Монголия )	36-37	52-55	-	-		Орлов В.Н. и др., 1978. В кн.: Геогра - фия и динамика растительного и животно - го мира МНР. М.: Наука.
( Читинская обл. )	42-44	-	А	А	Г.	Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., 1980. "Докл. АН СССР", 257: 248-250.
<i>M. muijanensis</i> Orlov et Koval'skaya	38	48-50	А	А		Орлов В.Н., Ковальская Ю.М., 1978. "Зоол. ж.", 57: 1224-1232.
<i>M. evrogenensis</i> Koval'skaya et Sokolov	38-40	52-58	А	А	Г	Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., 1980 (цит.).
<i>M. sachalinensis</i> Vassin	50	60	М	Sm		Ковальская Ю.М., Соколов В.Е., 1980. "Зоол. ж.", 59: 1409-1416.
<i>M. kikuchii</i> Kuroda	30	58	-	-	Г	Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., 1980 (цит.).
<i>M. oesonomus</i> Pallas (ФРГ)	30	54	М	А		Мейер М.Н., Волобуев В.Т., 1974 (цит.).
( Швеция )	30-32	54-58	М	А		Makino S., 1950. "Annotes Zool. Jap.", 23/2: 63-68.
( Финноскандия )	30-32	54	Sm	А	Г, С, А, G, A, G, M, O, R	Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal. Chrom.", 4: 175.
( Румыния )	30	52	Sm	А	С	Fredga K., Bergtröm U., 1970. "Heredi - tas", 66: 145-152.
( Аляска )	30	54	Sm	А	Г	Fredga K. et al., 1980. "Hereditas", 92: 209-216.
						Zenzen M.T., Voiculescu I., 1975 (cit.).
						Nadler C.F. et al., 1976. "Z. Säugetierk.",



( Чукотка )	30	56	М	St	41: 137-146. Козловский А.И., Хворостянская Л.П., 1978. В кн.: Фауна и зоогеография млекопитающих С.-В. Сибири . Владивосток.
<i>M. limnophilus</i> Büchner	38	54	Sm	A	Орлов В.Н. и др., 1978 (цит.).
<i>M. sabregerae</i> Thomas	54	56	Sm	St	Guardia R.D., et al., 1979. "Experien- tia", 35: 741-742.
<i>M. agrestis</i> L.	50	48	Sm	A	Wolf H., et al., 1964. "Chromosoma", 16: 609-617.
<i>M. pennsylvanicus</i> Ord	46	50	St	A	Cooper J.E.K., Hsu T.C., 1972. "Cytoge- netics", 11: 295-304. Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 15.
<i>M. arvalis arvalis</i> Pallas ( Московская обл. )	46	80	Sm	A	Мейер М.Н. и др., 1969. "Докл. АН СССР", 188: I4II-I4I4; Мейер М.Н. и др., 1972. "Зоол.ж.", 51: I57-I6I; Малыгин В.М., 1974. "Зоол.ж.", 53: 769-778;
( Югославия )					Zivkovic S. et al., 1975. "Archiv Biol. Nauka", 26: 123-134;
( Румыния )					Kral V., 1972. "Acta Sci.Nat.", Brno, 6: 1-72. Zenzec M.T., Voiculescu I., 1975 (cit.). Белчева Р.Г. и др., 1977. "Зоол.ж.", 56: 315-317.

1	2	3	4	5	6	7
<i>M. a. obscurus</i> Evermann	46	68	М	А		Орлов В.И., Малыгин В.М., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н. Воронцов, ред.). Новосибирск. Малыгин В.М., 1974 (цит.). Kral B., Liarunova E.A., 1974. "Zool. listy", 24: 1-14. Белчева Р.Г. и др., 1977 (цит.). Кулиев Г.Н., 1978. "Известия АН АЗССР". Серия биол. наук, 5: 83-88.
<i>M. a. incertus Selys-Long- champs</i> ( Швейцария )	46	56?	А?	А		Renaud O., 1938. "Rev. suisse zool.", 45: 349-383. Matthey R., 1952. "Chromosoma", 5: 113- 138.
<i>M. a. levis</i> Miller	46	78	М	А		Raicu P. et al., 1969. "Genetica", 40: 97-102. Бондарчук Л.И., Гайченко В.А., 1973. "Вестн. зоологии", 1: 80-81.
<i>M. a. iphigenia</i> Hertner	46	64	М	А		Kral B., Liarunova E.A., 1974 (cit.). Там же
<i>M. a. transcaucasicus</i> Ognev	46	70	М	А		Zivkovic S. et al., 1975 (cit.).
<i>M. a. ssp.</i>	46	86	М	-		Мейер М.Н. и др., 1969 (цит.).
<i>M. a. ssp.</i>	46	80	М	А		Сонин К.А., Белянин А.Н., 1976. В кн.: Физиология и популяционная экология жи- вотных, 4 (6): 109-112. Саратов.
<i>M. subarvalis</i> Meyer et al.	54	54	А	А	G	Белчева Р.Г. и др., 1977 (цит.).
					G, C	

- Ruzic A. et al., 1975. "Arch.poljopr. nauka", 28 (104): 153-160.
- Ляпунова Е.А., Мироханов Ю.М., 1969 (цит.)  
Малыгин В.М., 1973. "Зоол.ж.", 52: 791-794.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.
- Малыгин В.М., 1973 (цит.).
- Мейер М.Н., Яценко В.Н., 1980. "Зоол.ж.", 59: 283-288.
- Мейер М.Н. и др., 1967 (цит.).
- Нсу Т.С., Benirschke К., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 174.
- Тсучуа К., Yosida Т.Н., 1970. "Ann. Rep.Nat.Inst.Genetics" (Japan), 21: 54-55.
- Ляпунова Е.А., Кривошеев В.Г., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.
- Гилева Э.А., 1972. "Докл.АН СССР", 203: 689-692.
- Matthey R., Zimmermann K., 1961. "Rev.suovse zool.", 68: 63-72.
- Ляпунова Е.А., Кривошеев В.Г., 1969 (цит.).  
Гилева Э.А., 1972 (цит.).

1	2	3	4	5	6	7
<i>M. chrotorrhinus</i> Miller	60	60	M	A		Meylan A., 1967. "Canad. J. Genet. Cytol.", 16: 267-272.
<i>M. longicaudatus</i> Merriam (Аризона, Колорадо, Нью-Мексико)	56	84	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mammal. Chrom.", 3: 120.
(Ю. Орегон, Сев. Каролина)	56+1- -14B	84	Sm	A		Judd S.R., Cross S.P., 1980. "Murre-let", 61: 2-5.
<i>M. californicus</i> Peale	54	56	-	A		Matthey R., 1955 (cit.).
<i>M. montanus</i> Peale	22	40	A	A	G, Q	Maza L.M., Sawyer J.R., 1976. "Mammal. Chrom. Newsl.", 17: 76-77.
<i>M. m. arizonensis</i>	24	44	A	A		Schmid W., 1967. "Mammal. Chrom. Newsl.", 8: 15.
<i>M. m. fuscus</i>	24	44	A	A	G, C, AgNOR	Judd S.R. et al., 1980 (cit.).
<i>M. canicaudus</i> Miller	24	44	M	Sm		Hsu T.C., Johnson M.L., 1970 (cit.).
<i>M. mexicanus</i> Saussure	44	56	-	-		Matthey R., 1957. "Rev. suisse zool.", 64: 39-71.
	48	57-58	A	A		Lee M.L., Elder F.F.B., 1977. "J. Mammal.", 58: 479-487.
<i>M. breweri</i> Baird	46	50	St	A		Fivus B. et al., 1975. "J. Mammal.", 56: 272-273.
<i>M. townsendii</i> Bachman	50	48	A	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal. Chrom.", 5: 223.

<i>M. (Aulacomys) richardsonii</i> De Kay	56	-	-	-	-	Matthey R., 1958. "Arch. Julius Klaus-Stift. Vererb-Forsch.", 32: 385-404.
<i>M. oregoni</i> Bachman	18♂ 17♀	32	M (♂♂-XY, ♀♀-XO)	A	A	Ohno S. et al., 1966. "Chromosomes Today", 1.
<i>Lasiopodomys brandti</i> Radde	34	64	M	A	A	Ляпунова Е.А., Мироханов Ю.М., 1969 (цит.)
<i>L. mandchurinus</i> Milne-Edwards	47♂ 48♀	49-52	X <sub>1</sub> -M X <sub>2</sub> -A	A	A	Ковальская Ю.М., Орлов В.Н., 1974. "Цитология", 16: 497-503.
	48-49	52	M	A	G, C	Яценко В.Н., 1982. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.
<i>Chionomys nivalis</i> Martins (Швейцария)	56	58	-	-	-	Matthey R., 1953. "Rev. suisse zool.", 60: 225-283.
						Todorovic M. et al., 1971. "Arch. biol. nauka", 23, (1-2): 7-9.
(Швейцария, Испания, Франция)	54	54	Sm	A	A	Meulan A., Graf J.-D., 1973. "Bull. Soc. Vandoise Sci. Natur.", 71: 441-446.
(Болгария)	54	52	Sm	A	G, C	Peshev T., Belcheva R., 1979. "Zool. Anz.", 203. (1/2): 65-68.
(Испания)	54	52	Sm	A <sup>1)</sup>	G, C	Guardia D. et al., 1981. "Caryologia", 34: 377-383.
(СССР: Кабардино-Балкар- ская АО)	54	54	Sm	-	G, C	Яценко В.Н., 1982. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.
<i>C. gurd Saturnin</i>	54	54	Sm	A	A	Курятников Н.Н., Чопикашвили Л.В., 1978. В кн.: Экономика животных северных склонов Кавказа. Орджоникидзе.

1) Авторы отмечают географическую изменчивость Y-хромосомы.

1	2	3	4	5	6	7
<i>C. roberti</i> Thomas	54	54	Sm	A		Дзуев Р.И., Тембогова Ф.А., 1980. В кн.: Грызуны . Материалы Всесоюз. совещания. Саратов. М.:Наука.
<i>Neofiber alleni</i> True	52	54?	A	A		Matthey R., 1961. "Mammalia", 25:145-161.
<i>Phenacomys ungava</i> Merriam	56	(64)	Sm	A		Matthey R., 1957. "Rev.suisse zool.", 64: 39-71.
<i>P. longicaudus</i> True Gerbillinae	52	56	Sm	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 373.
<i>Gerbillus aureus</i> Setzer	74	94-100	Sm	A		Jordan R.G. et al., 1974. "Mammalia", 38: 667-680.
<i>G. dunni</i> Thomas	74	96	Sm	M	C	Capanna E., Merani M.S., 1981. "Monit. Zool.Ital.", 14, Suppl.: 227-240.
<i>G. hoogstraali</i> Lay	72	76	Sm	M		Lay D.M., 1975. "Field.Zool.", 65: 89-101.
<i>G. dasyurus</i> Wagner	60	66-68	-	-		Wahrman J., Zahavi A., 1955. "Nature", 175: 600.
<i>G. nigeriae</i> Thomas	62-68	90-100	A	-		Lay D.M., Nadler C.F., 1975. "Mammalia", 39: 423-445.
<i>G. simoni</i> Lataste	60	68-69	-	-		Tranier M. 1975. "Mammalia", 39: 703-704. Wassif K. et al., 1969. "Proc.Egypt Acad.Sci.", 22: 77-97.
	60	68-70	-	-		Cockrum E.L. et al., 1976. "Mammalia", 40.: 313-326.

<i>G. pulvinatus</i> Rhoads	62	80	M	Sm	Hubert B., 1978. "Mammalia", 42: 225-228.
<i>G. pyramidum</i> Geoffroy ( Израиль )	66	76	-	-	Wahrman J., Zahavi A., 1958. "Proc. X Int. Congr. Genetics", II: 304-305.
	53	77	-	-	Там же
( Алжир )	52	74-76	-	-	" "
( Египет )	40	78	-	-	" "
	38	72	Sm	M	Wassif K. et al., 1969 (cit.).
					Lay D.M. et al., 1975. "Z. Säugetierk.", 40: 141-150.
( Израиль )	50-52	72	Sm	M	Wahrman J., Gourevitz P., 1973. "Chromosomes Today", 4: 399-424.
( Тунис )	64-66	72	Sm	M	Jordan R.G. et al., 1974 (cit.).
<i>G. paeaba</i> Smith	36	(66)	M	Sm	Matthey R., 1959. "Rev. suisse zool.", 66: 175-211.
<i>G. garamantis</i> Lastaste	54	(60)	Sm	Sm	Matthey R., 1954. "Caryologia", 6: 1-44.
<i>G. campestris</i> Levaillant ( Алжир )	54	-	-	-	Matthey R., 1953. "Rev. suisse zool.", 60: 225-279.
( Марокко )	56-58	64	M	A	Lay D.M. et al., 1975. "Z. Säugetierk.", 40: 141-150.
	56	68	M	Sm	Gamperl R., Vistorin G., 1980. "Gene-tica", 52/53: 93-97.
( Тунис )	56	68	Sm	Sm	Jordan R.G. et al., 1974 (cit.).
<i>G. henleyi</i> de Winton ( Египет )	52	63-65	-	-	Wassif K. et al., 1969 (cit.).
( Марокко )	52	58	Sm	A	Lay D.M. et al., 1975 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
G. glaudovi Murrey	51♂ 50♀	68	Sm	Y <sub>1</sub> -M Y <sub>2</sub> -A		Lay D.M., Nadler C.F., 1975. "Mammalia", 39: 423-445. Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 322.
G. hesperinus Cabrera	58 58	72 76	Sm Sm	M -		Lay D.M., 1975 (cit.). Benazzou T., Genest-Villard H., 1980. "Mammalia", 44: 410-412.
G. nanus Blanford ( Израиль )	52	62-66	-	-		Wahrman J., Zahavi A., 1955 (cit.).
( Иран, Пакистан )	52	58	Sm	Sm		Lay D.M., Nadler C.F., 1975 (cit.).
( Марокко )	43♂	-	-	-		Lay D.M. et al., 1975 (cit.). Matthey R., 1953 (cit.).
G. gerbillus Oliver ( Алжир )	42♀	-	-	-		Zahavi A., Wahrman J., 1957. "Mammalia", 21: 341-380.
( Израиль )	43♂	-	-	-		Wassif K. et al., 1969 (cit.).
( Египет )	43♂	81♂	-	-		
( Египет: Синай )	42♀	79♀	St	Y <sub>1</sub> -Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 321.
( Тунис )	43♂	72	St	Y <sub>1</sub> -M		Jordan R.G. et al., 1974 (cit.).
( Египет, Марокко )	42♀	72	-	Y <sub>2</sub> -St.		
	43♂	72	Sm	Y <sub>1</sub> -M		Lay D.M. et al., 1975 (cit.).
	42♀	-	-	Y <sub>2</sub> -Sm		
G. allenbyi Thomas	40	-	-	-		Zahavi A., Wahrman J., 1957 (cit.).



G.andersoni de Winton	40	76	Sm	Sm	Lay D.M. et al., 1975 (cit.).
G.sp. (=tarabulli ?)	40	80	-	-	Wassif K. et al., 1969 (cit.).
G.perpallidus Setzer	40	76	Sm	M	Lay D.M. et al., 1975 (cit.).
G.amoenus	40	74	Sm	Sm	Tam xe
G.calurus Thomas	40	72	Sm	M	" "
G.cheesmani Thomas (Левый берег р. Евфрат)	52	61,62	-	-	Wassif K. et al., 1969 (cit.).
(Правый берег р. Евфрат; Кувейт)	38	70-74	-	-	Wahrman J., Zahavi A., 1955 (cit.).
G.aquillus	38	70	M	M	Lay D.M., Nadler C.F., 1975 (cit.).
G.pusillus Peters	38	67-71	Sm	Sm	Badr F.M., Asker R.L., 1980. "Gene- tica", 52/53: 17-22.
Tatera indica Hardvick	34	62	A	M	Lay D.M., Nadler C.F., 1975 (cit.).
T.i.ceylonica Wroughtin	72	80	-	-	Capanna E., Merani M.S., 1981. (cit.).
T.i.cuverii Waterhouse	72	80	-	-	Matthey R., 1953. "Rev.suisse zool.", 60: 225-283.
	68	80	Sm	A	Sachs L., 1952. "Heredity", 6: 357-364.
	68	82	M	A	Rao S.R.V. et al., 1968. "Chromosoma", 23: 309-316.
					Yosida T.H., Ochiai Y., 1975 (1976). "Ann.Rep.Nat.Inst.Genet.", Jap. 26: 36-37.
					Yosida T.H., 1981. "Jap.J.Genet.", 56: 241-248.
T.brantsii Smith	44	70-76	-	-	Matthey R., 1954. "Caryologia", 6: 1-44.

G,C

1	2	3	4	5	6	7
T. afra Gray	44	70-76	-	-		Matthey R., 1954 (cit.).
T. schinzi Noak	42	72	-	-		Tam же
T. valida Bocage	52	68	-	-		" "
	52	64	Sm	-		Matthey R., 1969. "Mammalia", 33: 522-528.
T. nigricauda Peters	40	66	Sm	Sm		Tam же
T. hopkinsoni Thomas	48	62, 64	A	A		Matthey R., Petter F., 1970. "Mammalia" 34: 583-597.
T. guineae Thomas	50	64	Sm	A		Matthey R., Petter F., 1970 (cit.).
T. sp. ct. nigrita Wroughton (Центр. Котго) (Чад)	48	60, 62	Sm	Sm		Tam же
	48	62	M	M		Tranier M., 1974. "Mammalia", 38: 224-233.
	50	68	A	M		Tam же
	50	64	M	-		" "
	49	65	A	M		" "
T. robusta Cretzschmar	46	62, 64	Sm	Sm		Matthey R., Petter F., 1970 (cit.).
T. kempfi Wroughton	36	62	Sm	Sm		Tam же
T. gambiana Thomas	52	-	-	-		Hubert B. et al., 1973. "Mammalia", 37: 76-87.
Taterillus emini ? Thomas = Taterillus harringtoni Thomas	44	64	Sm	-		Matthey R., 1969. "Mammalia", 33: 522-528.

( КЕНИЯ )	44	62	Sm	Sm	Robbins K.B., 1973. "Mammalia", 37: 642-645.
<i>T. nigeriae</i> ? Thomas					
- <i>T. arenarius</i> Robbins	30	36	Sm	-	Matthey R., 1969 (cit.)
	30	36	Sm	Sm	Робинс К.Б., 1977. В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука.
<i>T. congingus</i> Thomas	54	64	Sm	-	Matthey R., Petter F., 1970 (cit.).
	54	64-66	Sm	Sm	Робинс К.Б., 1977 (цит.).
<i>T. gracilis</i> Thomas (Верхняя Вольта)	36 (♂ и ♀)	42	M	Sm	Matthey R., Petter F., 1970. "Mammalia", 34: 585-597.
	37♂	42-44	M	Y <sub>1</sub> -A	Matthey R., Jotterand M., 1973. "Rev. suisse zool.", 79: 1104-1105.
	36♀			Y <sub>2</sub> -M	Робинс К.Б., 1977 (цит.).
<i>T. gracilis</i> ? = <i>T. pygargus</i> Cuvier (Сенегал)	23♂	46	-	-	Matthey R., 1959 (cit.).
<i>T. pygargus</i> Cuvier (Сенегал)	23♂	37-40	M	Y <sub>1</sub> -St	Matthey R., Jotterand M., 1972 (cit.).
	22♀			Y <sub>2</sub> -Sm	
	23♂	40-44	Sm	Y <sub>1</sub> -St	Робинс К.Б., 1977 (цит.).
	22♀			Y <sub>2</sub> -Sm	
<i>T. lacustris</i> Thomas et Wroughton	28	44	Sm	Sm	Tranier M. et al., 1973 (cit.).
<i>T. sp.</i>	19♂	26, 28	Sm	Y <sub>1</sub> -M	Tranier M., 1974. "C.r.Acad.sci.", Paris, Serie D., 278: 3347-3350.
				Y <sub>2</sub> -?	

1	2	3	4	5	6	7
<i>Ammodillulus imbellis</i> deWinton	18	34	-	-	C	Carpana E., Merani S., 1981 (cit.).
<i>Desmodillulus auricularis</i> Smith	52	66	M	M		Matthey R., 1954. "Caryologia", 6: 1-44.
<i>Pachyuromys duprasi</i> Lataste	54	-	-	-		Matthey R., 1954. "Rev.suisse zool.", 62: 163-206.
<i>Meriones tristrami</i> Thomas	72	74	-	-		Matthey R., 1957. "Säugetierk.Mitt.", 5: 145-150.
	72	74	Sm	Sm		Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.) (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.
	72	80	Sm	-		Орлов В.Н., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.), Новосибирск.
	72	74	Sm	Sm	G, Q	Hermann V., 1973, "Genetica", 44: 579-587.
	72	70-86	Sm	Sm		Коробицына К.В., 1975. В кн.: Система - тика и цитогенетика млекопитающих. Материалы Всесоюз.симп.М.:Наука.
<i>M. crassus</i> Sundevall	60	-	-	-	G, C	Korobitsyna K.V., Korablev V.P., 1980. "Genetica", 52/53: 209-221.
	60	74	-	-		Matthey R., 1953. "Rev.suisse zool.", 60: 225-283.
	60	68	Sm	St		Matthey R., 1957 (cit.).
<i>M. meridianus</i> Pallas	50	74	Sm	Sm		Nadler C.F., Lay D.M., 1967 (cit.). "Z.Säugetierk.", 32: 285-291.
						Nadler C.F. et al., 1969. "Experien-

<i>M. m. nogaiorum</i> Neftner	50	74	Sm	A	тия", 25: 774-775. Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1969 (цит.). Коробицына К.В., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.). Новосибирск.
<i>M. sacramenti</i> Thomas	46	-	-	-	Zahavi A., Wahrman J., 1957. "Mammalia", 21: 341-380.
<i>M. unguiculatus</i> Milne-Edwards (С.-В. Китай) (СССР: Тува)	44	-	-	-	Awa A. et al., 1959. "Jap. J. Zool.", 12: 257-265. Nadler C.F., Lay D.M., 1967 (cit.). Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1969 (цит.).
(Лабораторная линия)					Gamperl R., Vistorin G., 1980. "Genetica", 52/53: 93-97.
<i>M. shawi</i> Duvernoy	44	74	-	-	Matthey R., 1953 (cit.). Nadler C.F., Lay D.M., 1967 (cit.). Lay D.M., Nadler C.F., 1969. "Cytogenetics", 8: 35-50.
<i>M. libycus</i> Lichtenstein	44	74	-	-	Matthey R., 1953 (cit.). Nadler C.F., Lay D.M., 1969 (cit.).
<i>M. erythronurus</i> Gray (Средняя Азия, Казахстан: Ю. Прибалхашье)	44	72	A	Sm	Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1969 (цит.).
(С.-З. Казахстан)	40	72	M	Sm	Щубин Н.Г., Хмельницкая Н.П., 1975. В кн.: Систематика и цитогенетика млеко-

1	2	3	4	5	6	7
						питающих. Материалы Всесоюз. симп. М.: Наука.
<i>M. vinogradovi</i> Heptner	44	74	-	-		Matthey R., 1954. "Caryologia", 6: 1-44.
	44	78	-	-		Nadler C.F., Lay D.M., 1967 (cit.).
	44	74	Sm	M		Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1969 (цит.).
<i>M. persicus</i> Blanford	42	74	-	-		Matthey R., 1957 (cit.)
	42	74	Sm	Sm		Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1969 (цит.).
						Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1970. "Цитология", 12: 152-157.
<i>M. hurrianae</i> Jerdon	40	72	Sm	Sm		Nadler C.F., Lay D.M., 1967 (cit.).
<i>M. tamariscinus</i> Pallas	40	74	Sm	Sm		Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1969 (цит.).
						Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1970 (цит.)
<i>Psammomys obesus</i> Gretzschmar	48	-	-	-		Matthey R., 1954. "Rev. suisse zool.", 62: 163-206.
	48	74	Sm	M		Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal. Chrom.", 4: 170.
<i>Rhombomys opimus</i> Lichtenstein	40	80	-	-		Matthey R., 1953. "Rev. suisse zool.", 60: 225-283.
<i>Spalacidae</i>	40	78	Sm	M		Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1969 (цит.).
<i>Spalax (Mesospalax) leucodon</i> Nordman (СССР: Кавказ)	48	60	Sm	Sm		Matthey R., 1959. "Rev. suisse zool", 66: 175-211.

( Югославия )	56	76,78	Sm	St	Soldatovic B. et al., 1966. "Arh. biol.nauka", 18 (2): 15-16.
( Румыния )	54	78	Sm	Sm	Raicu P. et al., 1973. "Chromosomes Today", 4: 383-386.
( СССР: Украина, Молдавия )	56	82	Sm	Sm	Мартынова Л.Я. и др., 1975. В кн.: Систематика и цитогенетика млекопитающих. Материалы Всесоюз. симп. М.: Наука.
S.(M.) l.martinoi	48	80	M	A	Savic I., Soldatovic B., 1974. "Arh. biol.nauka", 26 (3-4): 115-122.
S.(M.) l.macedonicus	52	82	M	A	Там же
S.(M.) l.monticola	54	80	Sm	A	" "
S.(M.) l.montanosyrmensis	54	82	Sm	A	" "
S.(M.) l.strumiciensis	54	84	Sm	A	" "
S.(M.) l.hercegovinensis	54	86	Sm	A	" "
S.(M.) l.ovchepolensis	54	90	M	A	" "
S.(M.) l.serbicus	54	94	Sm	A	" "
S.(M.) l.montanoserbicus	56	78	Sm	A	" "
S.(M.) l.ssp. (Греция)	56	80	Sm	St	Savic I., Soldatovic B., 1978. "Caryologia", 31: 63-73.
( Болгария )	58	84	Sm	St	Peshev D.Z., 1981. "Zool.Anz.", 206: 129-133.
	46	72	Sm	Sm	Там же
	48	74	M	A	" "
	52	74	M	St	" "
	54	92	Sm	A	" "
	54	90	Sm	A	" "
	54	94	Sm	-	" "
	54	82	Sm	A	" "
	56	86	Sm	A	" "
	56	84	Sm	St	Soldatovic B., Savic I., 1979. "Sau-

1	2	3	4	5	6	7
(Турция)	56	74	Sm	A		getierk.Mitt.", 26: 252-256. Там же
S.(M.) nehringi Satunin	50	66	Sm	A		Орлов В.Н., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.).Новосибирск.
	50	68	Sm	A		Liapunova E.A. et al., 1974. In: Symp. Theriol.II, Publ.Cz.Akad.Sci. Praha.
S.microphtalmus Guldenstädt ( Румыния )	62	116	Sm	St		Raicu P. et al., 1968. "Caryologia", 21: 127-135.
(СССР: Украина)	60	116	M	St		Liapunova E.A. et al., 1971. "Sympos. Theriol. Brno", 2: 30.
S.giganteus Nehring	62	120	St	Sm		Там же
S.arenarius Reshetnik	62	120	M	Sm		" "
S.graecus Nehring	62	120	M	Sm		" "
S.ehrenbergii Nehring (Израиль)	52	80	Sm	A		Wahrman J. et al., 1969. "Science", 164: 82-84.
	54	78	Sm	A		Там же
	58	72	Sm	A		" "
	60	72	Sm	A		" "
(Египет)	60	72	Sm	A		Lay D.M., Nadler C.F., 1972. "Cytogenetics", 11: 279-285.
	60	70	Sm	M		Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.",
(Израиль)	52-58	-	-	-		Nevo E., Bar-El Hana, 1976. "Evolution", 30: 831-840.
	54-58	-	-	-		Там же
	58-60	-	-	-		Там же



S.sp. (Югославия)	54	90	M	A	Soldatovic B., Savic I., 1973. "Arh. biol.nauka", 25: 13-14.
S.podolicus Erxleben	62	120	M	Sm	Мартынова Л.А. и др., 1975 (цит.).
Rhizomyidae					
Tachyoryctes splendens Rüppell	48	-	-	-	Matthey R., 1956. "Arch.J.Klaus-Stiff. Verebungstorssch.", 31, (3-4).
T.ruandae Lönnerberg et Gyldenstople	48	-	-	-	Matthey R., 1957. "Mammalia", 31: 281-286.
Rhizomys sumatrensis Raffles	50	96	M	A	Hsu T.C., Johnson M.L., 1963. "Amer. Natur.", 97: 127-129.
Cannomys badius Hodgson	60	58	A	M(d)	Gropp A. et al., 1971. "Mammal.Chrom. Newsl.", 12: 87-88.
Muridae					
Murinae					
Vandeleuria oleracea Bennet (Индия)	29	38	X <sub>1</sub> -A X <sub>2</sub> -Sm	A	Sharma T., Rajiava R., 1972. "Cytogenet. Cell Genet.", 11: 247-258.
(Сев. Таиланд)	26	38	A	A	Gropp A. et al., 1972. "J.Zool.Syst.und Evolutionsforsch", 10: 210-214.
(С.-В.Таиланд)	28	38	A	A	Markvong A. et al., 1973. "Mammal.Chrom. Newsl.", 14: 91-99.
(Таиланд)	26	38	A	St	Satya P.K.L., Aswathanarayana N.V., 1973. "Curr.Sci.", 42: 755-756.
( Индия)	28	38	A	Sm	
	29	38	-	-	

1	2	3	4	5	6	7
( Ю.Индия )	28	38	A	A		Prakash K.L. et al., 1976. "J.Hered.", 67: 249-250.
( Сев.Индия )	29	38	♀♀:X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> /♂♂:X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y			Rajlava R., Sharma T., 1976. "Heredity", 37: 435-439.
	29	38	X <sub>1</sub> -A X <sub>2</sub> -St	A	G	Krishna R.S., Aswathnagarayana N.V., 1980. "Eur.J.Cell.Biol.", 22: 109.
( Индия: Майсор )	28+1B	38+1B	A	St		Takeo H. et al., 1977. "Jap.J.Genet.", 52: 247-249.
Tokudaia osimensis osi-	28	38	A	A		Tsuchya K., 1979. "Proc.Jap.Acad.", B 55: 191-195.
mensis Abe	25	46	Sm	O		
	42	60	Sm	St		Там же
T.o.muenninki	68	(70)	-	-		Makino S., 1944. "Cytologia", 13: 237-245.
Micromys minutus Pallas	68	(114)	A	A		Tsuchya K., Yosida T.H., 1970. "Annu. Rept.Nat.Inst.Genet.", (Jap.), 21: 54-55.
	68	(78)	A	St		Kral B., 1971. "Zool.listy", 20: 331-347.
	68	(74)	A	St	G,C	Jüdes U., 1981. "Genetica", 54: 237-239.
Apodemus sylvaticus L.	48	46	A	A		Kral B., 1971 (cit.). Soldatovic B. et al., 1972. "Arhiv biol.nauka" 24: 125-130.
A.flavicollis Melchior	48	-	-	-		Matthey R., 1936. "Z.Zellforsch.", 25: 501-515.
( ЧССР: Ю.Моравия )	48	46	A	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 6: 278.
( Югославия )	48+1-	46+B	A	A		Soldatovic B. et al., 1975. "Acta Vet.", (SFRJ), 25: 1-10.

( Австрия )	48+1-	46+B	A	A	Kral B. et al., 1979. "Folia zool.", 28: 5-11.
<i>A. microps</i> Kratochvil	48	46	A	A	Matthey R., 1962. "Genetica", 32: 268-271; Soldatovic B. et al., 1975 (cit.).
<i>A. hebridensis</i> de Winton	48	-	-	-	Koller P.C., 1941. "J.Genet.", 41: 375-389.
<i>A. mystacinus</i> Danford et Alston	48	50	A	A	Soldatovic B. et al., 1969. "Arh.biol. nauka", 21: 27-32; Soldatovic B. et al., 1975 (cit.).
<i>A. speciosus</i> Temminck	48	54	A	A	Yoshida M.C., Kobayashi T., 1966. "CIS", 7: 18-20.
<i>A. s. speciosus</i> Temminck	48	54	A	A	Бекасова Т.С., Воронцов Н.Н., 1974. В кн.: I Международный териологический конгресс, тез. докл. М.:52-53.
<i>A. s. sinu</i> Thomas	48	54	A	A	Yoshida M.C., Kobayashi T., 1966 (cit.). Hirai H. et al., 1978 (1979). "Annu. Rept.Nat.Inst.Genet." (Jap.), 29: 53-54.
<i>A. repinsulae</i> Thomas	48	54	St	A	Kobayashi T., Hayata I., 1971. "Ann.Zool.", Japan., 44: 236-240.
Описан как <i>A. gilliacus</i> (Япония: Хоккайдо)	48+1-	46+B	A	A	Hayata I. et al., 1970. "Proc.Jap.Akad.", 46: 567-571.
Описан как <i>A. speciosus</i> мажор ( СССР: Зап.Сибирь, Дальний Восток)	48+1-	46+B	A	A	Kral B., 1971. "Zool.listy", 20: 331-347.
Описан как <i>A. gilliacus</i> (Япония: Хоккайдо)	48+3-	46+B	A	A	Hayata I., 1973. "Chromosoma", 42: 403-414.

1	2	3	4	5	6	7
( СССР: Дальний Восток )	48+1- -4B	46+B	A	A		Бекасова Т.С., Воронцов Н.Н., 1975. "Генетика", 9: 80-85.
( СССР: Сибирь )	48+0- -24B *	46+B	A	A	G, C	Волобуев В.Т., 1980. "Генетика", 16: 1277-1284. Борисов Ю.М., 1980. "Изв.СО АН СССР." Сер.биол.н., 15/3: 61-69. Makino S., 1951. "J.Morphol.", 88: 93- 126. Shimba H. et al., 1969 (cit.). Yoshida M.C., et al., 1975. "Genetica", 45: 397-403.
<i>A. argenteus</i> Temminck ( описан как <i>A. geisha</i> Thomas )	46	-	-	-		
	46	54	St	A		
	46	54	Sm	A	G, C, Q	
<i>A. navigator</i> Thomas ( описан как <i>A. speciosus</i> )	46	54	A	A		Shimba H. et al., 1969 (cit.). Yoshida M.C., Kobayashi T., 1966 (cit.). Tsuchiya K., 1974 (cit.). Makino S., 1951 (cit.).
<i>A. semotus</i> Thomas	48	-	-	-		Tateishi S., 1934. "Trans.Nat.Hist.Soc. Formosa", 24: 15-17. Matthey R., 1936 (cit.). Makino S., 1951 (cit.).
<i>A. agrarius</i> Pallas ssp. <i>ningopoensis</i>	50	-	-	-		Soldatovic B. et al., 1969 (cit.). Soldatovic B. et al., 1975 (cit.).
<i>A. agrarius</i> ssp.	48	-	-	-		Kral B., 1971 (cit.). Там же
<i>A. a. kahmanni</i> Malec et Stroch	48	52, 54	A	A		
<i>A. a. ognevi</i>	48	54	A	A		
<i>A. a. mantchuricus</i> Thomas	48	54	A	A		

<i>Thomomys rutilans</i> Peters	50	52	-	-	-	Matthey R., 1963. "Mammalia", 27: 157-176.
<i>Gramomys buntingi</i> Thomas	52	62	Sm	Sm	St	Petter F., Tranier M., 1975. "Mammalia", 39: 405-414.
<i>G. surdaster</i> Thomas et Wroughton	52	62	Sm	Sm	Sm	Matthey R., 1971. "Bull. Zool.", 38: 183-186.
<i>G. gazellae</i> Thomas	68-76	-	M	-	-	Petter F., Tranier M., 1975 (cit.). Tam xe
<i>Zyzomys woodwardi</i> Thomas	44	46	A	-	C	Baverstock P.R. et al., 1977. "Chromosoma", 61: 95-125.
<i>Z. argurus</i> Thomas	44	46	A	A(d)	C	Tam xe
<i>Oenomys hypoxanthus</i> Pucheran	32	54	M	Sm	Sm	Matthey R., 1963 (cit.).
<i>Dasymys incomtus</i> Sundevall	38	(48)	Sm?	Sm?	Sm?	Matthey R., 1958. "Acta Tropica", 15: 97-117.
<i>Arvicanthus abissinicus</i> Rüppell	62	60	Sm	M?	M?	Matthey R., 1959. "Rev. suisse zool.", 66: 175-209.
<i>A. niloticus</i> Desmarest	56	58,60	Sm	Sm	Sm	Matthey R., 1965. "Mammalia", 29: 228-249.
<i>Golunda ellioti</i> Gray	52	-	-	-	-	Matthey R., 1956. "Arch. Julius Klaus-Stift. Vererb Forsch.", 31: 294-306.
	50	-	-	-	-	Mittal O.P., Kaul B., 1974. "Mammal. Chrom. Newsl.", 15: 12.

1	2	3	4	5	6	7
<i>Golunda ellioti</i> Gray	54	54	Sm	A	C	Rao K.S., Aswathanarayana N.V., 1977. "Curr.Sci.", 47: 70-71.
	50+0- -4B	50+B	Sm	A	G.C	Rao K.S. et al., 1979. "Mammal.Chrom. Newsl.", 15: 12.
<i>Pelomys campanae</i> Huet	48	50	A	A		Matthey R., 1963 (cit.).
<i>P.dybowskii</i> Pous	42	48	A	St		Matthey R., 1970. "Mammalia", 34: 459-466.
<i>Lemniscomys barbarus</i> L.	54	60	-	-		Matthey R., 1954. "Caryologia", 6: 1-44.
<i>L.striatus</i> L.	48	(52)	-	-		Matthey R., 1959 (cit.).
( Берег Слоновой Кости )	44	68	M	M		Van der Straeten E., Verheyen W.N., 1978. "Bull.Carnegie Mus.Nat.Hist.", 6: 41-47.
<i>L.bellieri</i> Van der Stra- eten	56	74	Sm	M		Tam же
<i>Rhadomys pumilio</i> Sparr- mann	48	56	-	-		Matthey R., 1954 (cit.).
<i>Hybomys univittatus</i> Peters	48	-	-	-		Matthey R., 1958. "Arch.Julius Klaus-Stift.Vererb Forsch.", 33: 253-297.
<i>Millardia meltada</i> Gray	50	-	-	-		Matthey R., 1956 (cit.).
( Индия: Варанаси )	50	54	Sm	A		Sharma T., Rajiva R., 1971. "Mammal.Chrom.Newsl.", 12: 112-115.
( Ю.Индия: Колар-Голд- Филдс )	25,26	24	A	A		Prakash S.K.L., Aswathanarayana N.V., 1971. "Mammal.Chrom.Newsl.", 12: 85
<i>Thallomys moggi</i> leomboen- sis Roberts	48	-	-	-		Matthey R., 1959. "Rev.suisse zool.", 66: 175-209.

									Там же
<i>T. praedulcus</i> Sundevall	48	-	-	-	-	-	-	-	Painter T.S., 1926. "Science", 64: 336.
<i>Rattus norvegicus</i> Berkenhout	42	-	-	-	-	-	-	-	Hungerford D.A., Nowell T.C., 1963. "J.Morphol.", 113: 275-286.
( Лабораторные линии )	42	62	62	A	A	A	A	A	Yosida T.H., Amano K., 1965. "Chromosoma", 16: 658-667.
	42	62,64	62	A	A	A	A	A	Bianchi N.O., Molina O., 1966. "J.Hered.", 57: 231-232.
	42	58,62	62	A	A	A	A	A	Удалова Л.Д., 1968. "Цитология", 10: 733-742.
	42	60	60	A	A	A	A	A	Kennedy J.A., 1969. "Austral.J.Zool.", 17: 465-471.
( Австралия )	42	62	62	A	A	A	A	G	Yosida T.H., Segai T., 1971. "Annu.Rept. Nat.Inst.Genet." (Jap.), 22: 38-39.
<i>R.n.saraco</i> Pallas	42	62	62	A	A	A	A	A	Kral B., 1971. "Zool.listy", 20: 331-347.
<i>R.n.ssp.</i> ( Индия )	42	60	60	A	A	A	A	A	Raman R., Sharma T., 1977. "J.Sci.Ind. Res.", 36: 385-404.
( Юго-Восточная Азия )	42	62	62	A	A	A	A	C	Yosida T., 1975. "Proc.Jap.Acad.", 51: 659-663.
( Испания )	42	60-62	62	A	A	A	A	G,C	Guardia D.R. et al., 1981. "Genetica", 56: 93-97.
( Лабораторная колония )	42	60	60	A	A	A	A	G,C,AgNOR	Lee M.R., Martin L.K., 1980. "Cytogenet. Cell Genet.", 28: 95-103.
<i>R.rattus</i> ssp. L. ( Австралия )	38	58	58	A	A	A	A	A	Yosida T.H. et al., 1969. "Jap.J.Genet.", 44: 89-91.
<i>R.r.alexandrinus</i> Geoffroy ( Италия )	38	58	58	A	A	A	A	A	Capanna E., Civitelli M., 1969. "Mammal. Chrom.Newslet.", 10: 220-222.

1	2	3	4	5	6	7
R.r.ssp. (Аргентина)	38	58	A	A		Bianchi N.O. et al., 1969. "Experientia", 25: 1111-1112.
R.r.rattus L. (Бразилия)	38	60	A	A		Paulete-Venrell J., 1970. "Mammal. Chrom.Newsl.", 11: 99-101.
	38	58	A	A		Yosida T.H., 1973. "Chromosoma", 40: 285-297.
	38	58-60	A	A	G,Q	Kasahara S., Yonenaga Y.Y., 1981. "Experientia", 37: 31-32.
(Египет)	38	58	A	A		Badr F.M., Badr R.S., 1970. "Chromosoma", 30: 465-475.
(Австрия, Швейцария)	38	58	A	A	G,C	Gamperl R., 1980. "Genetica", 52/53:87-92.
R.r.ssp. (Индия)	38+1- -2B	56+B	A	A		Prakash S.K.L., Aswathanarayana N.V., 1973. "Mammal.Chrom.Newsl.", 14: 151-154.
	38+4B	56+B	A	A		Там же
R.r.ssp. (Сев.США)	38	58	A	A	G	Yosida T.H. et al., 1974. "Experientia", 30: 742-744.
R.r.rufescens Gray (Индия)	38	60	A	A	G,C	Yosida T.H., Sagai T., 1975. "Chromosoma" 50: 283-300.
	38+2B	56+B	A	A	C	Yosida T.H., 1977. "Cytogenet.Cell Genet.", 18: 149-159.
	38+1- -5B	56+B	A	A	C	Manjibatha K.R., Aswathanarayana N.V., 1980. "Eur.J.Cell.Biol.", 22: 110.
R.r.rattus L. (Австралия, Иран, США)	38	60	A	A	C	Yosida T.H., Sagai T., 1975 (cit.).
R.r.wroughtoni	38	60	A	A		Raman R., Sharma T., 1977. "J.Sci.Md. Rec.", 38: 386-404.



	38+1-	60+B	A	A	C	Manjinatha K.R., Aswathanarayana N.V., 1980 (cit.).
	-3B					
R.r.frugivorus Rafines- que (Испания)	38+1-	58+B	A	A	G	Pretel M.A., Guardia G.R.D., 1978. "Experientis", 34: 325-328.
	-3B					Guardia R.D. et al., 1980. "Genetica", 51: 103-106.
R.r.ssp. (О.Маврикий)	38-44	58	A	A	G,C	Yosida T.H. et al., 1979. "Chromosoma", 75: 51-62.
R.r.kandianus (Шри-Ланка)	40	60	A	A	G,C	Yosida T.H., Sagai T., 1975 (cit.).
	40+1B	60+B	A	A	C	Yosida T.H., 1977 (cit.).
R.r.alexandrinus Geoff- roy	42	54	A	A		Yosida T.H. et al., 1965. "Chromosoma", 16: 70.
R.r.thai (Таиланд)	42	54	A	A		Gropp A. et al., 1970.
	42+2B	54+B	A	A		Там же
	42+4B	54+B	A	A		" "
	42+6B	54+B	A	A		" "
R.r.diardi Jentink (Малайзия)	42	58	A	A		Yong H.-S., 1969. "Chromosoma", 27: 245.
R.r.rattus L. (Египет)	42+2B	60+B	A	A	G,C	Yosida T.H., Sagai T., 1975 (cit.).
	42	60	A	A		Badr F.M., Badr R.S., 1970 (cit.).
	42+8-	60+B	A	A		Там же
	-14B					
R.r.jalorenensis Bonhote	42	62	A	A		Yong H.-S., 1969 (cit.).
=R.tiomanicus jalo- rensis (Малайзия)	42	54	A	A	C	Yosida T.H., 1975. "Proc.Jap.Acad.", 51: 659-663.
	42	54,56	A	A		Markvong A. et al., 1973. "Mammal. Chrom.Newsl.", 14: 91-99.
R.r.sladeni (Гонконг)	42	68	Sm	A		Yong H.-S., 1969 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
<i>R.r.sladeni</i>	42	68	St или A	A		Markvong A., 1972. "Mammal.Chrom. Newsl.", 13: 16-20.
<i>R.r.tanezumi</i> ( Япония )	42	54-60	A	A	G,C	Yosida T.H. et al., 1965 (cit.).
					AGNOR	Yosida T.H., Sagai T., 1975 (cit.).
						Yosida T.H., 1978. "Proc.Jap.Acad.", B 54: 353-358.
	42,41	54	A	A	G,C	Yosida T.H., 1978 (1979). "Annu.Rept. Nat.Inst.Genet." (Jap.). 29: 49-50.
	42+1B	54+B	A	A		Yosida T.H., 1977. "Cytogenet.Cell Genet.", 18: 149-159.
<i>R.r.flavivectus</i> ( Гонконг )	42	54	A	A	G,C	Yosida T.H., Sagai T., 1975 (cit.).
<i>R.r.mindanensis</i> ( Филиппины )	42	58	A	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 377.
					G,C	Yosida T.H., Sagai T., 1975 (cit.).
<i>R.r.saraburi</i>	42	56	A	A		Markvong A. et al., 1973. "Mammal.Chrom.Newsl.", 14: 91-99.
						Там же
<i>R.r.bangkok</i>	42	57	A	A		" "
<i>R.r.robsoni</i>	42	56	A	A		" "
<i>R.r.brunneusculus</i> Hodgson	42+1B	60+B	A	A		Raman R., Sharma T., 1977. "J.Sci.Md.Res.", 36: 385-404.
	42+1-	60+B	A	A		Там же
<i>R.r.bhotia</i> Hinton	-2B					
	42	60	A	A		" "
<i>R.r.arboreus</i> Horsfield	42	60-62	A	A		Ray-Chaudhury S.P., Pathak S., 1970. "Mammal.Chrom.Newsl.", 11: 135.

										Tam xe
R.r.rufescens	Gray	42	60	A	A	A				
R.r.wroughtoni	Hinton	42	60	A	A	A				" "
R.r.brunneus	Hodgson	42+1-	60+B	A	A	A				" "
		-2B								
R.r.molliculus		42	58-60	A	A	A				Duncan J.F., Van Peenen P.F.D., 1971. "Caryologia", 24: 331.
R.r.germaini		42	60	A	A	A				Duncan J.F. et al., 1970. "Caryologia", 23: 175-181.
R.annandalei	Bonhote	42	56	A	A	A				Yong H.-S., 1969. "Chromosoma", 27: 245-267.
										Yosida T.H., 1975. "Proc.Jap.Acad.", 51: 659-663.
R.argentiventer	Robinson	42	58	Sm	A	A				Yong H.-S., 1969 (cit.).
	( Малайзия )	42	60	A	A	A				Duncan J.F., Van Peenen P.F.D., 1971 (cit.).
	( ТАИЛАНД )	42	58	A	A	A				Markvong A. et al., 1973. "Mammal.Chrom. Newsl.", 13: 91-99.
		42	58	St	St	St				Yosida T.H., 1975 (cit.).
R.exulans	Peale	42	60	A	A	A				Yosida T.H. et al., 1968. "Annu.Rept. Nat.Inst.Genet.", 18: 9-13.
	( Ю.Вьетнам )	42	58	A	A	A				Yosida T.H., 1973. "Chromosoma", 40: 285-297.
										Yosida T.H., 1975 (cit.)
										Yosida T.H., Sagai T., 1972 (cit.).
										Kodama Y. et al., 1978. "CIS", 26: 30-32.
		42	56	A	A	A				Duncan J.F. et al., 1970. "Caryologia", 23: 173-181.

1	2	3	4	5	6	7
R.tiomanicus Miller	42	62	A	A		Yong H.-S., 1969 (cit.).
ssp. tiomanicus						Yong H.-S. et al., 1972. "Cytologia", 37: 507.
И jalorensis					0	Yosida T.H., 1975 (cit.).
ssp. tengolensis						Там же
И perhentianus	42	64	A	A		" "
R.nitidus Hodgson	42	60	A	A		Sharma T., Rajiva R., 1971. "Mammal. Chrom.News1.", 12: 112-115.
R.losea Swinhoe	42	-	-	-		Makino S., 1949. "Cytologia", 15: 153-160.
R.l.exiquus	42	60	A	A		Duncan J.F., Van Peenen P.F.D., 1971.(cit.)
	42	58	A	A		Markvong A. et al., 1973 (cit.).
	42	50	A	A		Markvong A., 1972. "Mammal.Chrom.News1.", 13: 16-20.
R.rattooides Hodgson (Индия)	42	60	A	A		Raman R., Sharma T., 1977 (cit.).
(Непал)						
(Афганистан)	42	62	St	A		Niethammer V.J., Martens J., 1975.
	42	68	St	A		"Z.Säugetierk.", 40: 325-355.
R.turkestanicus Satunin	42	66	St	A		Kral B., 1971. "Zool.listy", 20: 331-347.
R.lutreolus Gray (Тасмания)	42	60	A	A		Dartnall J.A., 1970. "Pap.Proc.Roy.Soc. Tasmania", 104: 79-80.
(Австралия)	42	56	A	A		Kennedy J.A., 1969. "Austral.J.Zool.", 17: 465-471.
	42	60	A	-		Baverstock P.R. et al., 1977. "Chromosoma", 61: 227-244.

<i>R. chrysocomus</i> Hoffman	42	56	A	d	Duncan J.F., 1976. "Cytologie", 41: 481-486.
<i>R. hoffmani</i> Matschie	42	56	A	d	Tam же
<i>R. marmorosus</i> Thomas	42	58	A	d	" "
<i>R. tunnei</i> (Австралия)	42	58	A	-	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 480.
<i>R. fuscipes</i> Waterhouse	38	56	A	A	Kennedy J.A., 1969 (cit.). Yosida T.H., 1975. "Proc.Jap.Acad.", 51: 659. C
	38	60	A	A	Yosida T.H., Sagai T., 1972. "Annu.Rept. Nat.Inst.Genet." (Jap.), 23: 45-46. G
	38+1- -2B	56+B	A	A ИЛИ St	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 479.
<i>R. sordidus sordidus</i> Gould	32	58	A	A	Baverstock P.K., et al., 1977 (cit.).
<i>R. s. coletti</i>	42	60	A	A	Tam же
<i>R. r. ssp.</i> (О. Новая Гвинея)	32	56	A	A	Dennis E., Menzies J.I., 1978. "Austral.J.Zool.", 26: 179-206.
<i>R. conatus</i> Thomas	32	58	A	A	Yosida T.H., et al., 1968. "Annu.Rept. Nat.Inst.Genet." (Jap.), 19: 9-13. G
	32	56	A	A	Yosida T.H., Sagai T., 1972 (cit.). C Yosida T.H., 1975. "Proc.Jap.Acad.", 51: 659-663.
	32	56	A	A	Baverstock P.K. et al., 1975. "Austral. J.Zool.", 23: 293-295.
<i>R. vericundus</i> Gould	32	56	A	A	Dennis E., Menzies J.I., 1978 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
R. ruber Jentink	32	56	St	A		Dennis E., Menzies J.I., 1978 (cit.).
R. niobe Thomas	32	56	A	A		Tam we Yosida T.H., 1973. "Chromosoma", 40: 285.
R. leucopus Gray ssp.	34	56	A	A		Baverstock P.R. et al., 1977 (cit.).
R. l. cooktownensis	36	60	A	A		Rao S.R.V., Lakjotia S.C., 1972. "J.Hered.", 63: 44-47.
R. blanfordi Thomas	36	34	A	St	G,C,Q	Sharma T., Gadi I.K., 1977. "Genetica", 47: 77-80.
R. gestroi Dennis et Menzies	44	56	A	A		Dennis E., Menzies J.I., 1978 (cit.).
R. villosissimus Waite	50	56	-	-		Kennedy J.A., 1969. "Austral.J.Zool.", 17: 465-471.
	50	58	A	A		Baverstock P.R. et al., 1977 (cit.).
					G	Yosida T.H., 1979. "Proc.Jap.Acad.", B55, N10: 497-501.
R. sp.	46	62	A	A		Ray-Chaudhuri S.P., Pathak S., 1970. "Mammal.Chrom.Newsl.", 11: 135-136.
R. confucianus culturosus Thomas	46	-	-	-		Makino S., 1949. "Cytologia", 15: 153-160.
R. remotus Robert et Kloss	42	63	A	A		Markvong A. et al., 1973. "Mammal.Chrom.Newsl.", 13: 91-99.
R. assimilis Gould	38	58	-	-		Kennedy J.A., 1969 (cit.).

								Martin J.H.D., 1969. "Qd.J.Agr.Anim. Sci.", 26: 125-141.
R.berdmorei Blyth ( ГОНКОНГ )	40	70	Sm	A	A			Yong H.-S., 1969. "Cytologia", 34: 394-398.
R.b.magnus ( Ю.Вьетнам: КОНСОН )	40	70	Sm	-	-			Duncan J.F. et al., 1970. "Caryologia",
R.b.ssp.	40	64	A	A	A			Markvong A., 1972. "Mammal.Chrom. Newsl.", 13: 16-20.
R.greyii Thomas	38	58	-	-	-			Kennedy J.A., 1969 (cit.).
R.everetti Günther	42	68	A	A	A			Tabuena A.L.A., 1977. "Philipp.Agr.", 61: 70-74.
R.bowersii Anderson	40	66	A	A	A			Yong H.-S., 1968. "Cytologia", 33: 174.
R.mülleri Jentink	42	60	Sm	A	A			Yong H.-S., 1968 (cit.). Yosida T.H., Sagai T., 1972. "Annu. Rept.Nat.Inst.Genet." (Jap.), 23: 45-46.
R.sabanus Thomas ( Таиланд )	42	54	A	A	A			Yosida T.H., 1975 (cit.). Yong H.-S., 1968 (cit.).
( Малайзия )	42	56	A	A	A			Duncan J.F., Van Peenen P.F.D., 1971. "Caryologia", 24: 331.
R.edwardsii Thomas	42	54	A	A	A			Yosida T.H., 1973. "Chromosoma", 40: 285-297. Yong H.S., 1969 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
R.surifer Miller	52	62	M	Sm		Yong H.-S., 1969. "Chromosoma", 27: 245-267.
R.moi	52	70	M	M		Yong H.-S., 1969 (cit.).
R.inas Bonhote	42	(80)	M	A		Tam xe
R.rajah Thomas	36	52	M	Sm.		" "
R.whiteheadi Thomas	36	68	M	St		" "
R.canus Miller	46	60	Sm	A		" "
	42	60	A	A		Yosida T.H., 1973. "Chromosoma", 40: 285-297.
R.legatius Thomas	44	54	-	-		Tsuchiya K., Yosida T.H., 1970. "Annu. Rept.Nat.Inst.Genet." (Jap.), 21: 54-55.
R.hellwaldi Jentink	34	52	Sm	-		Duncan J.F., 1976. "Cytologia", 41: 481-486.
R.cremoriventer cremoriventer Miller	46	52	A	A		Yong H.-S., 1968 (cit.).
R.o.cretaceiventer Robert et Kloss	46	58	A	A		Duncan J.F. et al., 1974. "Cytologia", 39: 225.
R.huang Bonhote	46	58	St	A		Yong H.-S., 1969. "Cytologia", 34: 394-398.
R.fulvescens Gray	46	54	A	A		Yosida T.H., 1973 (cit.).
ssp.cameroni						Yong H.-S., 1969. "Chromosoma", 27: 245-267.
M mekongis						Markvong A., 1972. "Mammal.Chrom.News1.", 13: 16-20.



R.f.lepturus Jentink	46	50	A	A	Duncan J.F. et al., 1974 (cit.).
R.f.ssp.					Ray-Chaudhuri S.P., Pathak S., 1970. "Mammal.Chrom.News.", 11: 135-136.
R.f.ssp.	46	52	A	A	Markvong A. et al., 1973 (cit.).
R.niviventer Hodgson	46	52	A	A	Yong H.-S., 1969. "Chromosoma", 27: 245-267.
ssp.bukit					
M condorensis					Duncan J.F. et al., 1970. "Caryologia", 23: 173-181.
R.n.temmincki Kloss M	46	58	A	A	Duncan J.F. et al., 1974 (cit.).
ssp.treubii Robinson et Kloss					
R.bartelsii Jentink	48	68	A	A	Tam xe
R.rapit Bonhote	42	52	A	A	" "
R.outchicus Wroughton	36	34	A	A	Sharma T., Rajiva R., 1971. "Mammal.Chrom.News.", 12: 112-115.
Aethomys chrysohilus de Winton	44	48	A	A	Matthey R., 1964. "Mammalia", 28: 403-418.
A.kaiseri Noack	50	48	Sm	Sm	Tam xe
A.bocagei Thomas	50	48	Sm	Sm	" "
A.granti Wroughton	32	38	A	A	" "
A.namaquensis Smith	24	32	A	A	" "
Praomys stella Thomas	46	70	Sm	A	Matthey R., 1963. "Mammalia", 27:157-176.
P.coucha Smith	36	(38)	Sm	St	Matthey R., 1958. "Acta tropica", 15: 97-117.

1	2	3	4	5	6	7
<i>P. erythroleucus</i> Temminck	38	(42)	Sm	St		Matthey R., 1965. "Mammalia", 30: 105-109.
<i>P. sp.</i>	32	54	Sm	St		
	38	51, 52	Sm	St		
<i>P. natalensis</i> Smith (ЮАР)	36	56	M	St	G, C, AgNOR	Huang C.C., Strong L.C., 1962. "J. Hered.", 53: 95-99. Lee M.R., Martin L.K., 1980. "Cytogenet. Cell Genet.", 28: 95-103. Matthey R., 1966. "Mammalia", 30: 105-119. Там же " "
(Центральноафриканская Республика) (Чад)	36	52	M	St		Gordon D.H., 1978. "J. Zool.", 186: 397-401
(Замбия)	36	52, 54	M	St		Lyons N.F. et al., 1980. "Genetica", 54: 209-212.
(Зимбабве)	32	52-54	M	St		Gordon D.H., 1978 (cit.).
(Замбия)	32	-	-	-		Lyons N.F. et al., 1977. "Heredity", 38: 197-200.
	32	52-54	M	A	G	Gordon D.H., 1978 (cit.).
	36	-	-	-		Matthey R., 1966 (cit.).
	36	52	M	St	G	Kral' B., 1971. "Zool. listy", 20: 39-49.
<i>P. sp.</i> (Берег Слоновой Кости)	38-	-	-	-		Там же " "
<i>P. sp.</i> (Конго)	38	50	M	St		
<i>P. sp.</i> (ЮАР)	36	56	M	St		
	36, 34	56, 54	Sm	St		
<i>P. sp.</i> (ЮАР)	34	32	Sm	Sm		Matthey R., 1970. "Mammalia", 34: 459-466.
<i>P. sp.</i>	42	40	Sm	M		Matthey R., 1963. "Mammalia", 27: 157-176.

P. blamei Ellerman	32	54	M	Sm	Matthey R., 1966. "Mammalia", 30: 105-119.
P. tullbergi Thomas	34	34	A	A	Matthey R., 1958. "Acta tropica", 15: 97-117.
P. morio Trouessart	42	62	Sm	A	Matthey R., 1965. "Mammalia", 29: 228-249.
P. taitae Heller	48	54	Sm	-	Tam xe
P. verreauxi Smith	42	(48)	M	Sm	" "
P. huberti	32	52	-	-	Matthey R., 1955. "Rev. suisse zool.", 62: 163-206.
P. hartwigi	34	-	-	-	Eisenbraut M., 1968. "Bonn. Zool. Beitr.", 19: 1-14.
P. lukolelae	42	-	-	-	Petter F., 1975. "Mammalia", 39: 51-56.
Pseudomys higginsii Trouessart	48	50	A	A	Dartnall J.A., 1970. "Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania", 104: 79-80.
P. minnie Troughton	48	56	A	St	Kennedy J.A., 1969. "Austral. J. Zool.", 17: 465-471.
Melomys littoralis Lönnb (Австралия: Кернс; Квинсленд)	52	-	-	-	Yosida T.H. et al., 1968. "Annu. Rept. Nat. Inst. Genet." (Jap.), 19: 9-13.
	54	58	A	A	Martin J.H.D., 1969. "Qd. J. Agr. Anim. Sci.", 26: 125-134.
	48	50	A	St	Beverstock P.R. et al., 1977. "Chromosoma", 61: 95-125.
M. cervinipes Gould	52	-	-	-	Yosida T.H. et al., 1969. "Mammal. Chrom. Newsl.", 10: 217-219.

1	2	3	4	5	6	7
(Австралия: Квин- сленд; Северная Терри- тория)	48 48+12В 48	52 52+В 52	А А А	А - А	А - С	Martin J.H.D., 1969 (cit.). Baverstock P.R. et al., 1977 (cit.). Baverstock P.R. et al., 1980. "Austral. J.Zool.", 28: 553-574.
M.sp.	48	56	-	-	-	Baverstock P.R. et al., 1977 (cit.).
M.burtoni Ramsay	1: 48 2: 48+8В	50 50+В	А А	А А	С С	Baverstock P.R. et al., 1980 (cit.). Там же
Uromys caudimaculatus Krefft (о. Новая Гвинея)	54	-	-	-	-	Yosida T.H. et al., 1969 (cit.).
(Сев.Квинсленд)	46	50	А	А	С	Baverstock P.R. et al., 1976. "Chromoso- ma", 57: 397-403.
(Ю.Квинсленд)	46+6- -9В	50+В	А	А	С	Там же
Malacomys edwardsii Rochebr	46+2- -12В	50+В	А	А	С	Baverstock P.R. et al., 1982. "Chromo- soma", 84: 517-533.
Mus musculus vagneri Eversmann	48	48	Sm	Sm	А	Matthey R., 1958. "Acta tropica", 15: 97-117; Van der Straeten E., Verheyen W.N., 1979. "Rev.zool.afri.", 93: 10-35.
M.musculus L. ssp.	40	-	-	-	-	Masui K., 1923. "J.Coll.Agr.Imp.Univ. Tokio", 8: 207.
M.m.molossinus Temminck	40	-	-	-	-	Cox E.H., 1926. "J.Morphol.", 43: 45. Oguma K., 1935. "J.Fac.Sci.Hokkaido Univ.", V/4: 35-37.
	40	38	А	А	С, Q	Dev V.G. et al., 1975. "Chromosoma",



1	2	3	4	5	6	7
низовье р. Но- гибридная зона)	25,32, 36,38	38	A	A		Capanna E., Riscassi E., 1978 (cit.).
M. poshiavinus Fatio	26	38	A	A		Gropp A. et al., 1970. "Cytogenetics", 9: 9-23. Capanna E. et al., 1975 (cit.). Gropp A. et al., 1972 (cit.).
M. shortridgei Thomas	46-48	46-48	A	A		Markvong A. et al., 1973. "Mammal. Chrom. Newsl.", 13: 91-99. Marshall J.T., 1975. "Mammal. Chrom. Newsl." 16: 19-25.
	46-49	46	A	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal. Chrom.", 9: 424.
M. pahari Thomas	48	46	A	A		Markvong A. et al., 1973 (cit.).
M. cervicolor Hodgson	40	38	A	A		Markvong A. et al., 1973 (cit.). Hsu T.C. et al., 1978 (cit.).
M. cookii Ryley	40	38	A	A	G,C	Markvong A. et al., 1973 (cit.). Hsu T.C. et al., 1978 (cit.).
M. platythrix Bennett	26	24	A	A	G	Tsuchiya K., Yosida T.H., 1971. "Annu. Rept. Nat. Inst. Genet." (Jap.), 22: 51-52. Yosida T.H., 1979. "Proc. Jap. Acad.", B55, N 6: 270-274.
					G,C, AgNOR	Yosida T.H., 1980. "Cytologia", 45: 753-762.
M. p. bahadur Wroughton	30	28	A	M		Marshall J.T., 1975 (cit.).

M. saxicole gurkha	22	24	Sm	A	Pathak S., 1970. "Mammal.Chrom.Newsl.", 11: 105.
M.s.sadhu Dinanda et al.	24-26	-	Sm	A	Tam æ Rishi K.K., Puri U., 1978. "Caryologia", 31: 104-107.
M.s.ssp.	22	24	Sm	A	Marshall J.T., 1975 (cit.).
M.thai Kloss	24-26	24-26	Sm	A	Yosida T.H. et al., 1968. "Annu.Rept. Nat.Inst.Genet." (Jap.), 19: 9-13.
M.booduga Gray	40	-	-	-	Matthey R., Petter F., 1968. "Rev. suisse zool.", 75: 463-498.
	40	38	A	A	Sharma T., Garg G.S., 1975. "Genet.Ses.", 25: 189-191.
M.dunni Wroughton	40	45-48	M	A	Matthey R., Petter F., 1968 (cit.).
	40	(46)	M	A	Marshall J.T., 1975. "Mammal.Chrom. Newsl.", 16: 19-25.
	40	(58)	M	A	Sharma T., Garg G.S., 1975 (cit.).
	40	(76)	Sm	A	Markvong A. et al., 1975. "Cytogenet. Cell Genet.", 14: 116.
	40	(38)	A	A	Hsu T.C. et al., 1978 (cit.).
M.fulvidiventrīs Blyth	40	38	Sm	A	Markvong A. et al., 1975 (cit.).
M.(Leggada) haussa Thomas et Hinton	32-34	36	A	A	Matthey R., 1967. "Genetica", 38: 211-226.
M.(L.) bufo Thomas	36	34	A	A	Matthey R., 1967. "Experientia", 23:135.
M.(L.) sp.1.	36	34	A	A	Matthey R., 1964. "Arch.biol.", 75: 169-206.

1	2	3	4	5	6	7
M.(L.) indutus Thomas =deserti	36	34	A	A		Matthey R., 1964 (cit.).
M.(L.) matthey Petter	36	34	A	A		Matthey R., 1966. "Genetica", 37:171-180.
M.(L.) setulosus Peters	36	34	A	A	G,C,Q AGNOR	Matthey R., 1964 (cit.). Jotterand-Bellomo M., 1981. "Genetica", 56: 217-227.
M.(L.) tenellus Thomas	32-34	34	A	A		Matthey R., 1967. "Genetica", 38: 211-226.
M.(L.) sp.3.	36♀ 35♂	36	X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub> -♀♀; XY-♂♂			Matthey R., 1965 (cit.).
M.(L.) sp.10.	18♀ 19♂	36	XX -♀♀, XY <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> -♂♂			Matthey R., 1970. "Experientia", 26: 102.
M.(L.) minutoides Smith	18,19	32	M	A		Matthey R., 1963. "Cytogenetics", 2: 290-322.
M.(L.) sp.6.	18	32	M	Sm		Matthey R., 1963. "Rev.suisse zool.", 70: 173-189.
M.(L.) sp.4.	32	32	M	-		Jotterand M., 1972. "Rev.suisse zool.", 79: 287-359.
M.(L.) bellus Thomas	30	28	M	A		Matthey R., 1967. "Arch.Julius Klaus-Stift.Vererb.Forsch.", 42: 21-30. Matthey R., 1963. "Cytogenetics", 2: 290-322. Jotterand M., 1972 (cit.).



	16-19	26	Sm	St	Там же
M.(L.) gundae Petter			Sm	St	" "
M.(L.) oubanguii Petter	28	26-30	Sm	St	
M.(L.) triton Thomas (КОНГО) (ТАНЗАНИЯ)	32	30	Sm или A	A	Matthey R., 1964 (cit.). Jotterand M., 1972 (cit.). Matthey R., 1963 (cit.). Jotterand M., 1972 (cit.)
Myomys daltoni Thomas	36	34	Sm	Sm	Matthey R., 1964. "Mammalia", 28: 403-418.
Leggedina hermannsburgensis Weite	48	52	M	A	Matthey R., 1968. "Experientia", 24: 1160. Kennedy J.A., 1969. "Austral.J.Zool.", 17: 465-571.
L.delicatulus Gould	48	52	Sm	St	Там же
L.forresti Thomas	48	50	-	-	Baverstock P.R. et al., 1976. "Trans. Roy.Soc.S.Austral.", 100: 109-112.
L.lakedownensis Watts	48	48	-	-	Там же
Lophuromys aquilus True	70	-	-	-	Matthey R., 1967. "Mammalia", 31: 281-287.
L.sikapusi Temminck	60	64	M	Sm	Matthey R., 1958. "Acta tropica", 15: 97-117. Matthey R., 1967 (cit.).
L.flavopunctatus Thomas	70	-	-	-	Dieterlen F., 1976. "Stuttgarter Beitr. Naturk.", Ser.A, 285: 1-96.

1	2	3	4	5	6	7
L.woosnami Thomas	42	-	-	-		Dieterlen F., 1976 (cit.).
L.nudicaudus Heller	56	98	-	-		Verheyen W.N., Van der Straeten E., 1980. "Rev.Zool.afr.", 94: 311-316.
Notomys alexis Thomas	48	(68)	M	M		Kennedy J.A., 1969 (cit.).
	48	50,52	St→M	Sm→M	C	Baverstock P.R. et al., 1977. "Chromosoma", 61: 95-125.
N.cervinus Gould	48	(68)	M	M		Kennedy J.A., 1969 (cit.).
	48	(80)	Sm→M	M	C	Baverstock P.R. et al., 1977 (cit.).
N.mitchelli Ogilby	48	(60)	St	Sm	C	Tam xE
N.fuscus	48	46-48	Sm→M	St→Sm	C	" "
Mastacomys fuscus Thomas	48	56	Sm	A→Sm	C	" "
	48+1B	56+B	A→Sm	A→Sm	C	" "
Acomys ignitus Dollman	50	66-68	-	-		Matthey R., 1956. "Arch.Julius Klaus-Stift Vererb.Forsch.", 31: 294-306.
A.cahirinus Desmarest	38	-	-	-		Wahrman J., Zahavi A., 1953. "Bull. Res.Counc.Israel.", 3: 265.
A.c.nesiotes Bate	38	66-68	-	-		Zahavi A., Wahrman J., 1956. "Bull. Res.Counc.Israel.", 5: 316.
A.c.ssp.	36,38.	68	A	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 6: 278.
A.airensis	42	68	A	A		Tranier M., 1975, "Mammalia", 39: 704-705.

A.minous Bate	38	64	A	A	Matthey R., 1963. "Chromosoma", 14: 468-497.
	39	66	A	A	TAM же
	40	66	A	A	" "
A.seurati Bals	38	66	A	A	Matthey R., Baccar H., 1967. "Rev. suisse zool.", 74: 546-547.
A.subspinosus Waterhouse	64	68	M	A	Matthey R., 1965. "Rev.suisse zool.", 72: 119-144.
A.selousi de Winton	60	68-70	M	A	TAM же
A.russatus Wagner	66	66	-	-	Wahrman J., Zahavi A., 1953 (cit.).
A.percevali Dollman	36	68	-	-	Matthey R., 1968. "Mammalia", 32: 621-627.
A.wilsoni Thomas	60	76	-	-	TAM же
Uranomys ruddi Dollman	52	(74)	Sm	Sm	Matthey R., 1970. "Mammalia", 34: 459-466.
Bandicota bengalensis Gray	42	-	-	-	Matthey R., 1956. "Arch.Julius Klaus-Stift.Vererb.Forsch.", 31: 294-306.
(ИИИИЯ)	42	56	A	M	Sharma T., Rajiva R., 1971. "J.Hered.", 62: 384-387.
(ТАИИИИИ)	41♀	56	♀:XO		Markvong A., 1972. "Mammal.Chrom.Newsl.", 13: 16-20.
	44	80	St	A	
B.nemorivaga Hodgson	44	-	-	-	Yosida T.H. et al., 1969. "Mammal. Chrom.Newsl.", 10: 217-219.
B.indica indica Bechstein	42	52	Sm	Sm	Ray-Chaudhuri S.P. et al., 1968.

1	2	3	4	5	6	7
B.i.setifera Horsf	42	-	-	-		"Mammal.Chrom.News1.", 9: 82-84.
- B.i.ssp. ( Таиланд )	44	84	St	A		Matthey R., 1956 (cit.).
B.i.ssp.	46	68	St	A		Markvong A., 1972 (cit.). Markvong A. et al., 1973. "Mammal.Chrom. News1.", 14: 91-99.
B.savillei Thomas	44	58	A	A		Там же
Nesokia indica Gray et Hardwick ( Индия )	42	-	-	-		Matthey R., 1953. "Rev.suisse zool.", 60: 225-283.
N.i.satunini Nehring ( СССР: Туркмения )	42	54	Sm	Sm		Kral B., 1971. "Zool.listy", 20: 331- 347.
И ssp.huttoni Blyth ( Таджикистан )	42	56	Sm	A→St, Sm→M		Jhanwar S.C. et al., 1971. "Mammal. Chrom.News1.", 12: 82-83.
N.i.ssp. ( Индия )	42	54	M	Sm→M, A		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 425.
N.nemorivaga taiwanus Tokuda	46	-	-	-		Makino S., 1944. "Cytologia", 13: 237- 245.
Saccostomus campestris Peters	44	-	-	-		Ford C.F., Hamerton J.L., 1956. "Nature", 177: 140-141.
S.mearnsi Heller	46	(50)	Sm	-		Matthey R., 1957. "Acta tropica", 15: 97-117.
	40-42	44	Sm	-		Hubert B., 1978. "Bull.Carnegie Mus. Nat.Hist.", 5: 48-52.

<i>Cricetomys gambianus</i> Waterhouse	78	-	Sm	-	Matthey R., 1954. "Caryologia", 6: 1-44.
Dendromurinae					
<i>Dendromus insignis</i> Thomas	48	96	-	-	Matthey R., 1967. "Mammalia", 31: 281-287.
<i>D. melanotis</i> Smith	36	(60)	Sm	Sm	Matthey R., 1970. "Mammalia", 34: 459-466.
<i>D. mystacalis</i> Heuglin	38	40	Sm	Sm	Tam же
<i>Malacothrix typica</i> Smith	38	76	-	-	Allenbach M., 1964. "Bull. Soc. Vand. Sci. Nat.", 68: 493-494.
<i>Steatomys pratensis</i> Peters	68	70-76	-	-	Matthey R., 1954. "Caryologia", 6: 1-44.
Otomyinae					
<i>Otomys unisulcatus</i> Cuvier (описан как <i>O. irroratus</i> Brents)	28	48	A	A	Matthey R., 1965. "Mammalia", 28: 403-418.
<i>O. angoniensis</i> Wroughton	56	54	A	A	Tam же
Phloemyinae					
<i>Pogonomys lorlae</i> Thomas	46	50	A	A	Dennis E., Menzies J.I., 1979. "J. Zool." 189: 315-332.
<i>P. sylvestris</i> Thomas	46	50	A	A	Tam же
<i>Chiruromys forbesi</i> Thomas	44	46	Sm	-	" "

1	2	3	4	5	6	7
C.vates Thomas	44	50	Sm	-		Dennis E., Menzies J.I., 1979 (cit.).
Hydromyinae						
Hydromys chrysogaster Geoffroy	48	52	-	-		Kennedy J.A., 1969. "Austral.J.Zool.", 17: 465-471.
	48	50	A	A		Dartnall J.A., 1970. "Pap.Proc.Roy. Soc.Tasmania", 104: 79-80.
Xeromys myoides Thomas	48	(56)	St	A		Baverstock P.R. et al., 1977. "Chromo- soma", 61: 95-125.
Gliridae						
Glis glis L.	62	-	-	-		Renaud P., 1938. "Rev.suisse zool.", 45: 349-383.
	62	120	Sm	d		Dulic B. et al., 1971. "Caryologia", 24: 299.
Muscardinus avellanarius L.	48	-	-	-		Renaud P., 1938 (cit.).
	46	90	-	-		Savic I., Soldatovic B., 1972. "Arh. biol.nauka", 24: 7-8.
Eliomys quercinus L.	52	-	-	-		Renaud P., 1938 (cit.).
	50	(74)	Sm	A(d)		Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 313.
E.q.sardus (Италия)	50	86,88	M	d		Cristaldi M., Canipari R., 1976. "Mammalia", 40: 475-488.
E.q.pallidus	48	86	M	d		Там же

(Италия)

*E. q. quercinus* L. 52 82 M d " "  
(Италия) 54 88 M d " "  
(Испания) 48 86 M A(d) G Diaz de la Guardia R.S., Ruiz G.M., 1980. "Genetica", 51: 107-109.

*E. q. lusitanicus* и Там же  
*ssp. valverdei*  
(Испания)

*E. q. munbyanus* 46 84 - - Delibes B.M. et al., 1980. "Säugetierk. Mitt.", 28: 289-292.  
(Центр. Марокко)

*E. q. ssp.* 50 (90) Sm A C, Q, R Dutrillaux B. et al., 1979. "Ann. genet.", 22: 21-24.

*E. tunetæ* Thomas 46 86 M A(d) Tranier M., Petter F., 1978. "Mammalia", 42: 349-353.

*Dryomys nitedula* Pallas 48 78-84 - - Renaud P., 1938 (cit.).  
(СССР: Дагестан) 48 92 Sm Sm Дзуев Р.И., Темботова Ф.А., 1980. В кн.: Грызунь. Материалы Всесоюз. совещания. Саратов. М.: Наука.

*Glirulus japonicus* Schinz 46 88 Sm Sm Tsuchiya K., 1979. "Proc. Jap. Acad.", B55, N4: 191-195.

Zapodidae

*Sicista betulina* Pallas 32 60 St A Walknowska J., 1960. "Folia biol.", 8: 65-70.

*S. subtilis* Pallas 32 - - Matthey R., 1956. "Chromosoma", 7: 670-692.

1	2	3	4	5	6	7
<i>S. tianschanica</i> Salensky	32	56	A	A		Соколов В.Е. и др., 1982. "Зоол.ж.", 61: 102-103.
<i>S. caudata</i> Thomas	50	48	A	A		Там же
<i>S. pseudonapaea</i> Strautman	44	50	A	A(d)		" "
<i>S. napaea</i> Hollister	42	50	A	A		Vorontsov N.N., Malygina N.A., 1972. "Сагуология", 26: 193-212.
<i>S. caucasica</i> Vinogradov	32	46	A	A		Соколов В.Е. и др., 1930. В кн.: Грызуны. Материалы Всесоюз. совещания. Саратов. М.: Наука.
<i>S. kluchorica</i> sp.n.	24	42	A	A		Там же
<i>Zapus hudsonius</i> Zimmermann	72	80	A	A(d)		Meulan A., 1968. "Rev. suisse zool.", 75: 691-696.
<i>Z. princeps</i> J. Allen	72♂ 71♀	80	A	?		Там же
<i>Napaeazapus insignis</i> Miller	70, 72?	80?	A	-		" "
Dipodidae						
<i>Euchoreutes naso</i> Sclater	48	92	-	-		Соколов В.Е. и др., 1978. "Зоол.ж.", 57: 625-628.
<i>Cardiocranius paradoxus</i> Satunin	48	92	M	Sm		Малыгина Н.А., Орлов В.Н., 1974. "Зоол.ж.", 53: 658-660.



<i>Salpinctes crassicauda</i> Vinogradov	46	86	Sm	Sm(d)	Воронцов Н.Н. и др., 1971. "Зоол.ж.", 50: 1353-1360.
<i>Allactaga jaculus</i> Pallas	48	92	Sm	Sm	Там же
<i>A.severtzovi</i> Vinogradov	48	92	Sm	Sm	" "
<i>A.saltator</i> Eversmann	48	92	Sm	M	" "
<i>A.bullata</i> G.Allen	48	92	Sm	Sm	Орлов В.Н. и др., 1978. В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. Н.:Наука.
<i>A.elater</i> Lichtenstein	48	92	Sm	d	Воронцов Н.Н., и др., 1971 (цит.).
<i>A.euphratica</i> Thomas	48	92?	-	-	Matthey R., 1956. "Chromosoma", 7: 670-692.
<i>Allactodipus bobrinskii</i> Kolesnikov	48	88	Sm	Sm	Воронцов Н.Н. и др., 1971 (цит.).
<i>Allactagulus pugnax</i> Pallas (СССР: Ю. Туркмения) (МОНГОЛИЯ)	48	88	Sm	Sm	Там же
<i>Pygerethmus zhitkovi</i> Kuznetsov	48	90	Sm	Sm	Орлов В.Н. и др., 1978 (цит.).
<i>P.platyurus</i> Lichtenstein	48	88	Sm	Sm	Воронцов Н.Н. и др., 1971 (цит.).
<i>P.vinogradovi</i> Vorontzov	48	88	Sm	Sm	Там же
<i>Dipus sagitta</i> Pallas ssp.lagopus Lichtenstein	48	92	Sm	Sm	" "
<i>D.s.sowerbi</i> Thomas (МНР)	48	90	Sm	Sm	Орлов В.Н. и др., 1978 (цит.).

1	2	3	4	5	6	7
<i>D.s.zaisanensis</i> Selev	48	90	Sm	Sm		Малыгина И.А., 1973. "Зоол.ж.", 52: 1586-1589.
	(1♀)47	88	Sm	-		Там же
<i>D.s.sowerbi</i> Thomas (СССР: Тува)	48	90	Sm	Sm		Воронцов Н.Н. и др., 1971 (цит.).
<i>Scirtopoda telum</i> Lichtenstein ( СССР: Астраханская обл.)	58	88	Sm	d		Орлов В.Н., и др., 1978 (цит.).
<i>Jaculus turkmenicus</i> Vinogradov et Bondar	48	88	Sm	d		Воронцов Н.Н. и др., 1971 (цит.).
<i>J.jaculus</i> L.	48	-	-	-		Meulan A., 1968. "Rev.suisse zool.", 75: 691-695.
<i>Eremodipus lichtensteini</i> Vinogradov	48	88	Sm	-		Воронцов Н.Н. и др., 1971 (цит.).
<i>Paradipus stenodactylus</i> Vinogradov	48	90	Sm	-		Там же
Hystricomorpha						
Hystricidae						
<i>Hystrix cristata</i> L.	60	102	Sm	St		Renzoni A., 1967. "Mammal.Chrom.Newsl.", 8: 11-12.
	66	102	M	-		Wurster D.H. et al., 1971. "Cytogenetics", 10: 153-170.

H. indica Kerr  
 66 - - -  
 Sharma T., Rajiava R., 1971. "Mammal. Chrom. Newsl.", 12: 112-115.

Erethizontidae

Erethizon dorsatum L.  
 42 78 Sm Sm  
 Benirschke K., Kessler D., 1967. "Mammal. Chrom. Newsl.", 8: 17.

Caviidae

Cavia porcellus L.  
 64 88-90 Sm St  
 Cohen M.M., Pinsky L., 1966. "Cytogenetics", 5: 120.  
 64 92 Sm Sm  
 Awa I. et al., 1959. "Jap. J. Zool.", 12: 257-265.

64 (92) Sm St  
 Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal. Chrom.", 2: 73.

64 92 Sm St C  
 Bianchi N.O., Ayres J., 1971. "Chromosoma", 34: 254-260.

C. cobaya Pallas  
 64 - - -  
 Makino S., 1947. "J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.", 6: 345-357.

64 (90) Sm A  
 Jagiell G.M., 1969. "Chromosoma", 27: 95-101.

Zenzes M.T. et al., 1977. "Cytogenet. Cell Genet.", 19: 368-372.

C. aperea Erxleben  
 64 (124) Sm Sm  
 George W. et al., 1972. "J. Zool.", 168: 81-82.

C, Q, AgNOR

	1	2	3	4	5	6	7
Galea musteloides Meyen		68	(132)	Sm	M		<b>George W. et al., 1972 (cit.).</b>
Dolicahotis patagona		64	100	M	Sm		Wurster D.H. et al., 1971 (cit.).
Zimmermann		64	124	M	Sm(d)		Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 327.
Hydrochoeridae							
Hydrochoeris hydrochoeris L.		66	104	M	A		Wurster D.H. et al., 1971 (cit.).
Dasyproctidae							
Cuniculus paca L.		74	90	M	.Sm		Fredga K., 1966. "Mammal.Chrom.News1.", 20: 45-46.
C.taczanowskii Stolz		42	80	-	-		Gardner A.L., 1971. "Experientia", 27: 1088-1089.
Dasyprocta aguti L.		64	(100)	Sm	M		Fredga K., 1966 (cit.).
		64	(118)	Sm	M		Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal.Chrom.", 2: 14.
D.variegata Bengs		64	(116)	-	-		Hungerford D.A., Snyder R.L., 1964. "Amer.Natur.", 98: 125-127.
Myoprocta acouchy Erxleben		62	(114)	Sm	A		Fredga K., 1966 (cit.).
Chinchillidae							

Lagostomus maximus Desma- rest	56	106-108	Sm	A	Wurster D.H. et al., 1971 (cit.).
Chinchilla langier Molina	64	-	-	-	Makino S., 1953. "Experientia.", 9:213. Galton M. et al., 1965. "Chromosoma", 16: 668-680.
Capromyidae					
Capromys pilorides Say	40	62	Sm	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 6: 282.
Geocapromys brownii Fischer	88	132	A	M	George W., Weir B.J., 1972. "Nat.New Biol.", 236 (68): 205-206.
Myocastoridae					
Myocastor coypus Molina	42	-	-	-	Makino S., 1947 (cit.). Fredga K., 1966 (cit.). Кулиев Г.К. и др., 1975. В кн.: Систе- матика и цитогенетика млекопитающих Материалы Всесоюз.симп. М.:Наука.
Octodontidae					
Octodon degus Molina	58	-	-	-	Donoso R.P., 1966. "Biologica", 38: 30-37. Fernandez R., 1968. "Arch.Biol.Med. Exp.", 5: 53-37.

1	2	3	4	5	6	7
	58	(112)	Sm	Sm		George W., Weir B.J., 1972. "Chromosoma", 37: 53-72.
<i>Octodontomys gliroides</i>	38	64	M	Sm		TAM xe
Gervais et D'Olbigny						
<i>Spalacopus cyanus</i> Molina	52	-	-	-		Reig O.A. et al., 1972. "Biol.J.Lin-nean Soc.", 4: 29-38.
<i>Ctenomyidae</i>						
<i>Ctenomys talarum</i> Thomas	48	86	Sm	A		Reig O.A., Kiblisky P., 1969. "Chromosoma", 28: 211-244.
<i>C.torquatus</i> Lichtenstein	68	92	M	St		TAM xe
<i>C.tuconax</i> Thomas	61	122	-	-		Reig O.A., Kiblisky P., 1969 (cit.).
<i>C.minutus</i> Nehring	50	-	-	-		Cacheiro N. et al., 1964. "Mammal.Chrom.News.", 14: 67-68.
<i>C.cf.minutus</i> Nehring	50	72	M	A		Reig O.A., Kiblisky P., 1969 (cit.).
<i>C.porteouisi</i> Thomas	48	80	M	A		TAM xe
<i>C.australis</i> Rusc	46	72	M	A		" "
<i>C.azarae</i> Thomas	48	-	-	-		" "
<i>C.latro</i> Thomas	42	46	M	M		" "
<i>C.magellanicus</i> Bennett	36	64	M	M		Cacheiro N. et al., 1964. "Mammal.Chrom.News.", 14: 67-68.

<i>C. tucumanus</i> Thomas	28	42	M	St	Reig O.A., Kiblicky P., 1969 (cit.).
<i>C. opimus</i> Wagner	26	46	M	Sm	Tam xe
<i>C. occultus</i> Thomas	22	38-40	Sm	Sm	" "
Echimyidae					
<i>Proechimys guyannensis</i> E. Geoffroy	46	70	-	-	Reig O.A. et al., 1970. "Experientia", 26: 201-202.
	46	70	St	Sm	George W., Weir B.J., 1973. "Mammalia", 37: 330-332.
	40	54	-	-	Reig O.A. et al., 1979. "Mammalia", 43: 501-505.
<i>P. trinitatis</i>	62	80	-	-	Reig O.A. et al., 1980. "Genetica", 51: 153-158.
<i>P. iheringi</i> Thomas	62+2- -4B	116+B	Sm	Sm	Yonenaga Y., 1975. "Caryologia", 28: 269-286.
<i>P. urichi</i>	62	88			Benado M. et al., 1979. "Genetica", 50: 29-97.
<i>P. "quairae"</i> Thomas	1) 62	74			Tam xe
	2) 50	72			" "
	3) 48	72			" "
	4) 46	72			" "
<i>P. semispinosus</i> Tomes	30	52	A	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 426.
<i>P. cuvieri</i> Petter	28	50	-	-	Reig O.A. et al., 1979 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
Euryzomatomys guiaree = spinosus Fischer	46	82	Sm	A		Yonenaga Y., 1975 (cit.).
Olyomys laticeps Thomas	34	60	A	A		Tam'xe
Echimys sp.	90	112	-	-		" "
Thryonomyidae						
Thryonomys swinderianus Temminck	44	84	M	St		Marszynska B., Pigoh H., 1971. Mammal. Chrom. Newsl., 12: 79-81.
Bathyergidae						
Georychus capensis Pallas	54	-	-	-		Matthey R., 1956. "Chromosoma", 7: 670-692.
Heterocephalus glaber Rüppell	60	82	Sm	M		Capanna E., Merani M.S., 1980. "Monit. zool. ital.", 13, suppl.: 45-51.
Otenodactylidae						
Otenodactylus joleaudi Heim de Balsac	40	-	-	-		Matthey R., 1956 (cit.).
<u>Cetacea</u>						
Platanistidae						



<i>Stenella plafidon</i> Cope	44	-	-	-	-	Arnason U., 1972. "Hereditas", 70:113-118.
<i>S.dubia</i> G.Cuvier	44	76	M	A(d)	G,C	Arnason U., 1974. "Hereditas", 76: 179-226.
<i>S.attenuata</i> Cope	44	76	Sm	d	G	Stock A.D., 1981. "Cytogenet.Cell Genet." 31: 91-100.
<i>S.longirostris</i> Gray	44	76	M	d	G,C,AgNOR	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 490.
<i>S.clymene</i> Gray	44	76	Sm	A(d)	G,C	Stock A.D., 1981 (cit.). Stock A.D., 1981 (cit.).
<i>Delphinus delphis</i> L.	44	76	M	A(d)		Arnason U. et al., 1980. "Cytogenet. Cell Genet.", 28: 71-78.
<i>D.bairdii</i> Dall	44	74	Sm	A(d)		Kulu D.D. et al., 1971. J.Mammal.", 52: 828-832.
<i>Tursiops truncatus</i> Montagu	44	74	M	d		Arnason U., 1972 (cit.).
<i>T.gilli</i> Dall	44	76	M	-	G,C	Walen K.H., Madin S.H., 1965. "Amer. Natur.", 99: 349-354.
<i>Lissodelphis borealis</i> Peale	44	74	Sm	A	G	Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 331.
<i>Legenorhynchus obliquidens</i> Gill	44	74	Sm	A		Arnason U., 1974 (cit.). Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 489.
						Duffield D.A. et al., 1967. "Nature", 213: 189-190.

1	2	3	4	5	6	7
<i>L.albistrotris</i> Gray	44	76	Sm	-	G,C	Arnason U., 1980. "Hereditas", 92: 179-187. Arnason U., 1981. "Hereditas", 95: 269-275.
<i>Orcinus orca</i> L.	44	82	Sm	-	AgNOR	Carr D.H. et al., 1966. "Mammal. Chrom.Newsl.", 22: 208. Kulu D.D. et al., 1971 (cit.). Arnason U. et al., 1980 (cit.). Arnason U., 1981 (cit.).
<i>Globicephala scammoni</i> Cope	44	-	-	-		Walen K.H., Madin S.H., 1965 (cit.).
<i>G.macrorhyncha</i> Gray	44	76	M	-	C	Arnason U., 1974 (cit.).
	44	74	Sm	A	G	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 487.
<i>Phocoena phocoena</i> L.	44	76	Sm	A(d)	C	Arnason U., 1974 (cit.). Arnason U., 1980 (cit.).
<i>Phocoenoides dalli</i> True	44	-	-	-	G,C	Makino S., 1948. "Chromosoma", 3:220-231. Kulu D.D. et al., 1971 (cit.).
Platanistidae						
<i>Inia geoffrensis</i> Blanville	44	74	Sm	A		Tam xe
	44	74	Sm	M(d)	G	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 491.

Monodontidae

Delphinapterus leucas Pallas 44 74 Sm M Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 492.  
 G,C,AgNOR Jarrell G.H., Arnason U., 1981. "Hereditas", 95: 37-41.  
 Monodon monoceros L. 44 78 M d Andrews J.C. et al., 1973. "Can.J. Genet.Cytol.", 15: 349-353.

Physeteridae

Kogia breviceps Blanville 42 80 M M G Arnason U., Benirschke K., 1973. "Hereditas", 75: 67-74.  
 Physeter catodon L. 42 80 M Sm Atwood R.P., Kazavi L., 1965. "Nature", 207: 328-329.  
 G Arnason U., Benirschke K., 1973 (cit.).  
 G,C,AgNOR Arnason U., 1981. "Hereditas", 95: 277-281.

Ziphiidae

Mesoplodon carlhubbsi Moore 42 74 Sm - Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 493.  
 G,C Arnason U. et al., 1977. "Hereditas", 87: 189-200.

M.europaeus Gervais 42 74 Sm - G,C Tam xe

	1	2	3	4	5	6	7
<b>M. europaeus</b>						AGNOR	Arnason U., 1981. "Hereditas", 95:269-275.
<i>Ziphius cavirostris</i> G.Cuvier	42	70	Sm	-		C	Benirschke K., Kumamoto A., 1978. "Mammal.Chrom.News1.", 19: 70-72.
<b>Balaenidae</b>							
<i>Balaena mysticetus</i> L.	42	74	M	M		G	Jarrell G.H., 1979. "J.Mammal.", 60: 607-610.
<b>Eschrichtiidae</b>							
<i>Eschrichtius gibbosus</i>	44	76	M	-			Arnason U., 1974 (cit.).
<i>Erleben</i>						Q	Duffield D.A., 1974. "Mar.Fish.Rev.", 36, N 4: 25-28.
						G,C,AGNOR	Arnason U., 1981. "Hereditas", 95: 269-275.
<b>Balaenopteridae</b>							
<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	44	76	M	Sm		C	Arnason U., 1974 (cit.).
<i>Lacépède</i>						G,C	Arnason U. et al., 1977. "Hereditas", 87: 189-200.
						AGNOR	Arnason U., 1981. "Hereditas", 95: 269-275.

B. borealis Lesson	44	76	Sm	M		Arnason U., 1970. "Hereditas", 64: 291. Arnason U., 1974 (cit.).
B. physalus L.	44	76	St	M	G, C, Q	Arnason U., 1969. "Hereditas", 62: 273-284. Arnason U., 1974 (cit.). Arnason U., 1981. "Hereditas", 95: 269-275.
B. musculus L.	44	74	Sm	M	C	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal. Chrom.", 10: 486.
<u>Carnivora</u>						
Canidae						
Nyctereutes viverrinus Temminck	42	-	-	-		Minouchi O., 1939. "Cytologia", 1: 88-108. Wurster D.H., 1969. In: Comparative Mammalian Cytogenetics (K. Benirschke, ed.). New-York.
N. procyonoides Gray	56	64	Sm	A(d)		Mäkinen A., 1974. "Hereditas", 78: 150-152.
Canis latrans Say	78	76	Sm	d		Benirschke K., Iow R.J., 1965. "Mammal. Chrom. Newsl.", 15: 102. Wurster D.H., Benirschke K., 1968. "Chromosoma", 25: 152-171.

1	2	3	4	5	6	7
<i>C. aureus</i> L.	78	76	Sm	St		Ranjini P.V., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl." 19: 5.
<i>C. lupus</i> L.	78	76	M	St(d)		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.). Hangerford D.A., Snyder K.L., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 20: 72. Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<i>C. niger</i> Bartrem	78	76	Sm	Sm		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 21: 155-159.
<i>C. mesomelas</i> Schreber	78	76	Sm	Sm		Wallace C., 1977. "Koedoe", 71: 193-195.
<i>C. antarcticus</i> Kerr	78	76	Sm	M		Walenti C., Levy L., 1965. "Mammal.Chrom.Newsl.", 18: 147. Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<i>C. familiaris</i> L.	78	-	-	-		Minouchi O., 1928. "Jap.J.Zool.", 1: 255-268. Moore W., Jr., Lambert P.D., 1963. "J.Hered.", 54: 273. Gustavsson I., 1964. "Hereditas", 51:187. Pathak S., Wurster-Hill D.H., 1977. "Cytogenet.Cell Genet.", 18: 245-254. Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1981. "Генетика", 17: 1500-1503.
<i>Alopec lagopus</i> L.	50	(86)	-	A(d)		Kopp E. et al., 1982. "J.Hered.", 73:73. Lande O., 1960. "Nature", 188: 170.
	48	90	M	Sm		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.)

	49,50	92	Sm	A(d)		Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 333.
	48-50	92	Sm	d	C	Mäkinen A. et al., 1981. "Hereditas", 94: 277-279.
					G	Switonski M., 1981. "Genet.pol.", 22: 463-474.
						Графодатский А.С., Раджабли С.И. 1981 (цит.).
<i>Vulpes vulpes</i> L.	38	-	-	-		Makino S., 1947. "J.Fac.Sci.Hokkaido Univ.", 4: 345-357.
	38	64+4B	Sm	Sm		Gustavsson I., 1964. "Nature", 201: 950-951.
	(34+4B)					Gustavsson I., Sundt C.O., 1967. "J. Hered.", 58: 75.
	34+1-	64+B	Sm	Sm		Renzoni A.A., Omodeo P., 1972. "Cytozoologia", 25: 173-187.
	-3B					Ellenton J.A., Basrur P.K., 1980. "Can. J. Genet. Cytol.", 22: 553-567.
	34+0-	64+B	Sm	Sm		Графодатский А.С., Раджабли С.И. 1981 (цит.)
	-4B				AgNOR	Графодатский А.С., Раджабли С.И. 1981. "Генетика", 17: 1504-1507.
<i>V. velox</i> Say	50	96	M	St		Thornton W.A., Creel G.C., 1975. "Tex. J. Sci.", 26: 127-136.
<i>V. rüppelli</i> Schinz	40	-	-	-		Matthey R., 1954. "Mammalia", 18: 225-230.
<i>V. bengalensis</i> Shaw	60	68	M	St		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<i>V. macrotis</i> Merriam	50	96	M	-		Thornton W.A., Creel G.C., 1975 (cit.).

1	2	3	4	5	6	7
V. corsac L.	36	72	-	-		Thornton W.A., Creel G.C., 1975 (cit.).
Fennecus zerda Zimmermann	64	66	M	d		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
Urocyon cinereoargenteus Schreber	66	66	Sm	M(d)		TAM №
Dusicyon vetulus Lund	74	72	Sm	d		" "
D. griseus Gray	74	72	Sm	d		TAM №
Atelocynus microtis Selater	74+0- -2B	72+B	Sm	Sm		Gallardo M., Formas J.R., 1975 "Expe- rientia", 31: 639-640.
Cerdocoyon thous L.	74	72	Sm	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 178.
Chrysocyon brachyurus Illiger	76	76	M	St		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.). Wurster-Hill D.H., 1973. "J.Mammal.", 54: 753-760.
Cuon alpinus Pallas	78	76	Sm	M		Newnham R.E., Davidson W.M., 1966. "Cytogenetics", 5: 152-153.
Lycaon pictus Temminck	78	76	M	M		Benirschke K., Kumamoto A.T., 1982. "CIS", 29: 22-24.
Speothos venaticus Lund	74	72	Sm	Sm		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.). Wurster D.H., 1969 (cit.).
Otocyon megalotis Desmarest	72	(96)	Sm	M		Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mammal.Chrom.", 3: 122.





1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

## Procyonidae

- Bassariscus astutus* 38 (70) Sm A Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966. "Mammal. Chrom.Newsl.", 21: 155-160.
- Lichtenstein G Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975. "Cytogenet.Cell Genet.", 15: 306-331.
- C Pathak S., Wurster-Hill D.H., 1977 (cit.).
- Procyon lotor* L. 38 (66) Sm St Benirschke K. et al., 1966. "Mammal. Chrom.Newsl.", 21: 149.
- 38 (68) Sm - G Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
- 38 (70) Sm A C Pathak S., Wurster-Hill D.H., 1977 (cit.).
- Nasua nasua* L. 38 66 Sm St Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966 (cit.).
- Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
- N.narica* L. 38 - - Todd N.B., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 21: 153.
- Potos flavus* Schreber 38 70 Sm Sm(d) Predga K., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 21: 145-151.
- Bassaricyon gabbii* J.Allen 38 64 M St Wurster D.H., Benirschke K., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 8: 195.
- B.sp. 38 70 Sm - G Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
- Ailurus fulgens* Cuvier 36 66 Sm A Todd N.B., 1968. "Carn.Genet.Newsl.", 5: 105-108.
- Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 182.

	38	72	Sm	A	G	Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.)
<i>Ailuropoda melanolcuca</i>	42	78	-	-		Newham R.E., Davidson M.W., 1964.
David	42	72	Sm	A	G,C	"Mammal.Chrom.Newsl.", 14: 52-53. Wurster-Hill D.H., Bush M., 1980. "Cytogenet.Cell Genet.", 27: 147-154.
Mustelidae						
<i>Martes americana</i> Turton	38	66	Sm	M		Wurster D.H., Benirschke K., 1968. "Chromosoma", 24: 336-382
<i>M.foina</i> Erxleben	38	-	-	-		Ehrlich I., 1949. "Rev.suisse zool.", 56: 621-626.
<i>M.flavigula</i> Boddaert	40	(68)	M	St		Графодатский А.С. и др., 1982. "Зоол. ж.", 61(10): 1607-1608.
<i>M.pennanti</i> Erxleben	38	64	M	Sm		Fredga K., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 21: 146-151.
<i>M.zibellina</i> L.	38	66	Sm	M		Benirschke K., Yong E., 1966. "Mammal. Chrom.Newsl.", 21: 150. Орлов В.Н., Малыгин В.М., 1969. В кн.: Млекопитающие (Н.Н.Воронцов, ред.), Новосибирск.
<i>M.melampus</i> Wagner	38	68	Sm	A		Tsuchiya K., 1979. "Proc.Jap.Acad.", B55, N4: 191-195.
<i>M.martes</i> L.	38	-	-	-		Wurster D.H., Benirschke K., 1967. "Mammal.Chrom.Newsl.", 8: 195.

1	2	3	4	5	6	7
<i>M. martes</i> L.	38	64	Sm	Sm	G, C, AGNOR	Графодатский А.С. и др., 1982. "Зоол. ж.", 61(2): 313-314.
<i>Gulo gulo</i> L.	42	64	M	A		Wurster D.H., Benirschke K., 1967 (cit.).
<i>Mustela erminea</i> L.	44	60	Sm	d		Meulan A., 1967. "Can.J.Genet.Cytol." 9: 569-574. Графодатский А.С. и др., 1976. "Зоол. ж.", 55: 1704-1709. Графодатский А.С., и др., 1977. "Генетика", 13: 2123-2128.
(1 экз. из Ю. Швеции)	43	60	Sm	d	G	Mandahl N., Fredga K., 1980. "Hereditas", 93: 75-83. Там же
<i>M. frenata</i> Lichtenstein	42	60	Sm	Sm	AGNOR	Basgur P.K., 1968. "Can.J.Genet.Cytol.", 10: 390-394.
<i>M. nivalis</i> L.	42	(68)	Sm	M		Omodeo P., Renzoni A., 1966. "Caryologia", 19: 219-226. Графодатский А.С. и др., 1977 (цит.).
<i>M.rixosa</i> Bangs	42	(68)	Sm	M	G, C, AGNOR	Mandahl N., Fredga K., 1980 (cit.). Fredga K., Mandahl N., 1973. "Nobel Symp. 1973.", 23: 104-107. Stockholm.
<i>M. putorius putorius</i> L.	40	64	Sm	M		Fredga K., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 21: 146-151. Графодатский А.С. и др., 1976 (цит.). Графодатский А.С. и др., 1977 (цит.).

- Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1980.  
"Генетика", 255: I487-I489.
- Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966. "Mammal.  
Chrom.Newsl.", 21: 155-158.
- Rathak S., Wurster-Hill D.H., 1977.  
"Cytogenet.Cell Genet.", 18: 245-254.
- Волобуев В.Т. и др., 1974. "Зоол.ж.",  
53: I738-I740.
- Графодатский А.С. и др., 1976 (цит.).  
Графодатский А.С. и др., 1977 (цит.).  
Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1980 (цит.)
- Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966 (cit.).
- Volobuev V.T., Ternovsky D.V., 1973.  
"Mammal.Chrom.Newsl.", 14: 15.
- Графодатский А.С. и др., 1976 (цит.).  
Графодатский А.С. и др., 1977 (цит.).  
Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1980 (цит.)
- Kang Y.S., Kim Y.J., 1964. "Zoologica",  
3: 21-32.
- Волобуев В.Т. и др., 1975. "Зоол.ж.",  
54: I46-I47.
- Графодатский А.С. и др., 1976 (цит.).  
Графодатский А.С. и др., 1977 (цит.).  
Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1980 (цит.)
- AgNOR
- 40 64 M A(d) G
- M.p.furo L.
- 38 64 Sm Sm(d) G
- M.eversmanni Lesson
- 38 - - - C
- M.nigripes Audubon et Bachman
- 44 74 Sm d AgNOR
- M.altaica Pallas
- 38 (64) M Sm G
- M.sibirica Pallas
- 38 58 Sm d C
- AgNOR

1	2	3	4	5	6	7
M. itatsi Temminck	38	-	-	-	-	Makino S., 1947. "J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.", 6: 345-357.
M. vison Schreber	38	-	-	-	AGNOR	Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1980 (цит.). Landa O., 1957. "Hereditas", 43: 578-582. Волобуев В.Т., Терновский Д.В., 1974. "Зоол.ж.", 53: 1579-1580. Mandahl N., Fredga K., 1975. "Hereditas", 81: 211-220.
M. lutreola L.	38	58	Sm	M(d)	AGNOR	Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1980 (цит.). Volobuev V.T. et al., 1974. "Mammal. Chrom. Newsl.", 15: 6.
Vormela peregusna Güldenstaedt	38	(74)	-	-	G C AGNOR	Графодатский А.С. и др., 1976 (цит.). Графодатский А.С. и др., 1977 (цит.). Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1980 (цит.). Raicu P., Duma D., 1971. "Mammal. Chrom. Newsl.", 12: 81-82.
Eira barbara L.	38	70	Sm	d	G, C, AGNOR	Графодатский А.С. и др., 1982. "Зоол.ж.", 61: 464-467.
Grison vittatus Schreber	38	72	Sm	d	Sm	Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966. "Mammal. Chrom. Newsl.", 21: 150-160.
Meles meles L.	44	66	M	Sm	St	Fredga K., 1966. "Mammal. Chrom. Newsl.", 21: 145-150.
Taxidea taxus Schreber	32	50	-	-	-	Omodeo P., Renzoni A., 1966 (cit.). Wurster D.H., Benirschke K., 1969,

		32	46	M	Sm		"Mammal.Chrom.Newsl.", 10,(7): 20. Wurster-Hill D.H., 1973. "J.Mammal.", 54: 753-760.
<i>Melogale moschata</i> Gray		38	(70)	M	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 383.
<i>Mephitis mephitis</i> Schreber		50	92	Sm	A(d)		Wurster D.H., Benirschke K., 1967. "Mammal.Chrom.Newsl.", 8: 195.
<i>Spilogale putorius</i> L.		64	70	Sm	d		Fredga K., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 21: 145-150.
<i>S.gracilis</i> Merriam <i>ssp.latifrons</i> <i>ssp.phenax</i>		60	70	M	A(d)		Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 28.
<i>Lutra canadensis</i> Schreber		64	74	M	A		Hsu T.C., Mead R.A., 1969. In: Com- parative Mammalian Cytogenetics (K.Benirschke, ed.). New-York.
<i>L.perspicillata</i> Geoffroy		38	66	-	-		Benirschke K. et al., 1966. "Mammal. Chrom.Newsl.", 21: 148-149.
<i>Aonyx (Amblonyx) cinerea</i> Illiger		38	64	Sm	A		Manna G.K., Talukdar M., 1965. "Mammal. Chrom.Newsl.", 17: 78.
<i>Enhydra lutris</i> L.		38	66	Sm	A		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966. "Mammal. Chrom.Newsl.", 21: 155-159. Wurster D.H., Benirschke K., 1968. "Chromosoma", 24: 336-382.
							Rausch V.R., Feltz E.T., 1971. "Mammal. Chrom.Newsl.", 12: 47.

1	2	3	4	5	6	7
<i>Hydrictis maculicollis</i> Lichtenstein	40	64	Sm	M		Davis J.A. et al., 1979. "CIS", 26: 11-13.
Viverridae						
<i>Genetta genetta</i> L.	54	90	Sm	M		Matthey R., 1965. "Mammal.Chrom.News1.", 17: 74.
<i>G.g.neumannii</i> Metschie	52	96	Sm	A		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<i>G.tigrina</i> Schreber	50	96	M	A	G	Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975. "Cytogenet.Cell Genet.", 15: 306-331.
<i>Viverricula indica</i> Desmarest	36	66	Sm	A	G	Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.). Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
<i>Viverra zibetha</i> L.	38	60	Sm	A		Pathak S., 1971. "Mammal.Chrom.News1.", 12:61. Todd N.B., 1967. "Carn.Genet.News1.", 3: 49-51.
<i>V.(Civettictis) civetta</i> Schreber	38	-	-	-		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.). Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
<i>Prionodon linsang</i> Hardwicke	34	62	Sm	M	G	Todd N.B., 1967. "Carn.Genet.News1.", 3: 49-51. Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
<i>Nandinia binotata</i> Gray	38	(70)	M	St	G	Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.). 54: 753-760.
<i>Arctogalidia trivirgata</i> <i>stigmatica</i> Gray	40	62	Sm	Sm.		Ray-Chaudhuri S.P. et al., 1966.
<i>Paradoxurus hermaphroditus</i>	42	(62)	Sm	d		



Pallas								"Experientia", 22: 740-741.
Paguma larvata Hamilton-Smith	44	(66)	M	Sm	G			Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.). Wurster D.H., Benirschke K., 1967. "Mammal.Chrom.Newsl.", 8: 195-196. Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
Arotiotis binturong Raffles	42	62	Sm	St	G			Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966 (cit.). Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
Fossa fossa Schreber	42	68	M	A(d)	G			Wurster D.H., Benirschke K., 1967 (cit.). Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
Hemigalus derbyanus Gray	42	(66)	M	St	G			Wurster D.H., Benirschke K., 1967 (cit.). Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
Cynogale bennetti Gray	42	68	Sm	Sm	G			Wurster-Hill D.H., 1973 (cit.).
Galidia elegans I.Geoffroy	44	62	M	Sm	G			Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.). Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
Suricata suricata Schreber	36	68	St	A(d)	G			Todd N.B., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 21: 134-155. Fredga K., 1972. "Hereditas", 71: 1-74.
Herpestes ichneumon L.	43♂ 44♀	64	X <sub>1</sub> -M X <sub>2</sub> -St	A				
H.auropunctatus Hodgson	35♂ 36♀ 35♂ 36♀	64	X <sub>1</sub> -M X <sub>2</sub> -A M	A O (transl.)				Fredga K., 1964. "Hereditas", 52: 411-420. Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 4: 185. Sen S., Sharma T., 1979. "Genetica", 50: 221-226.

1	2	3	4	5	6	7
H. sanguineus Ruppel	41♂ 42♀	64	X <sub>1</sub> -Sm X <sub>2</sub> -St	A		Fredga K., 1972 (cit.).
H. pulverulentus Wagner	39♂ 40♀	72	X <sub>1</sub> -Sm X <sub>2</sub> -St	A		Tam xe
H. edwardsi Geoffroy	35♂ 36♀	64	X <sub>1</sub> -M X <sub>2</sub> -A	A		" "
	35♂ 36♀	64	M (transl.)	O	C	Fredga K., 1973. "Nobel.Symp.1973", 23: 104-117. Stockholm Parida B.B., Moharana S., 1976. "Prak- rutti Utkal.Univ.J.Sci.", 11: 1-9. Sen S., Sharma T., 1979 (cit.).
H. fuscus Waterhouse	35♂ 36♀	64	X <sub>1</sub> -M X <sub>2</sub> -A	A		Fredga K., 1972 (cit.).
H. brachyurus Gray	35♂ 36♀	68	M (transl.)	O		Tam xe
H. urva Hodgson	35♂ 36♀	66	M (transl.)	O		" "
H. urva Hodgson	35♂ 36♀	66	M (transl.)	O		" "
H. javanicus Geoffroy	35♂ 36♀	68	M	O		Todd N.B., 1966 (cit.).
Helogale parvula Sundevall	36	68	M	A		Fredga K., 1972 (cit.).
Atilax paludinosus G.Cuvier	35♂	68	M	O		Todd N.B., 1967. "Mammal.Chrom.News1.",

	36♀	(transl.)	8: 21-22.
Mungos mungo Gmelin	36	68 M A	G Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
Crossarchus obscurus G.Cuvier	36	68 M A	C Pathak S., Wurster-Hill D.H., 1977. "Cytogenet.Cell Genet.", 18: 245-254.
Ichneumia albicauda G.Cuvier	36	62 M Sm	Wurster D.H., Benirschke K., 1967 (cit.).
Bdeogale sp.	36	62 St Sm	Fredga K., 1972. (cit.) Tam æ
Cynictis penicillata G.Cuvier	36	68 M Sm	G Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.). Wurster D.H., Benirschke K., 1968. (cit.).
Cryptoprocta ferox Bennet	42	66 M St	Wurster D.H., Benirschke K., 1967 (cit.). Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.).
Hyaenidae			
Crocota crocuta Erxleben	40	70 M Sm	Wurster D.H., Gray C.W., 1967. "Mammal. Chrom.News.", 8: 197.
Hyaena hyaena L.	40	68 M Sm?	Wurster D.H., et al., 1970. "Int.Zoo Yearbook", 10: 143-144. Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966. "Mammal. Chrom.News.", 21: 155-160.
H.brunnea Thunberg	40	66 Sm A	Wurster-Hill D.H., 1973. "J.Mammal.", 54: 753-760.

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Proteles cristatus</i> Sparrman	40	68	M	M			Wurster D.H., et al., 1968. "Mammal. Chrom. Newsl.", 9: 4-5.
<i>Felidae</i>							
<i>Panthera leo</i> L.	38	70	M	Sm			Makino S., Tateishi S., 1952. "J. Morph.", 90: 93-102. Wurster D.H., Benirschke K., 1968. "Chromosoma", 24: 336-382. Pathak S., Wurster-Hill D.H., 1977. "Cytogenet. Cell Genet.", 18: 245-254.
<i>P. tigris</i> L.	38	68	Sm	Sm			Hsu T.C., Benirschke K., 1965. "Chromosoma", 16: 365-371.
<i>P. pardus</i> L.	38	68	Sm	St			Hsu T.C., 1960. "Mammal. Chrom. Newsl.", 3: 4.
<i>P. onca</i> L.	38	68	M	Sm			Wurster-Hill D.H., 1973 (cit.).
<i>Uncia uncia</i> Schreber	38	68	Sm	Sm			Makino S., Tateishi S., 1953 (cit.). Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<i>Felis bengalensis</i> Kerr	38	70	Sm	Sm			TAM xE
<i>F. viverrina</i> Bennett	38	70	Sm	Sm			
<i>F. iriomotensis</i> Imaizumi	38	74	Sm	A			Tsuchiya K., 1979. "Proc. Jap. Acad.", B55, 4: 191-195.

<i>F. planiceps</i> Vigors et Horsfield	38	68	Sm'	Sm	G	Centerwall W.R. et al., 1977. "Amer. J.Vet.Res.", 38: 1893-1894.
<i>F. marmorata</i> Martin	38	68	Sm	St	G	Wurster-Hill D.H., 1974. "Mammal.Chrom. Newsl.", 15: 14.
<i>F. temmincki</i> Vigors et Horsfield	38	68	M	-	.	Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<i>F. aurata</i> Temminck	39	68	M	-	.	Malouf N., Schneider T.G., 1965. "Mammal. Chrom.Newsl.", 15: 107.
<i>F. pardalis</i> L.	36	66	Sm	St	G	Hsu T.C., 1962. "Mammal.Chrom.Newsl.", 8: 4.
<i>F. wiedi</i> Schinz	36	66	Sm	Sm	G	Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975. "Cytogenet.Cell Genet.", 15: 306-331.
<i>F. colocolo</i> Molina	36	68	M	Sm	G	Hsu T.C., 1962 (cit.).
<i>F. geoffroy</i> D'Orbigni et Gervais	36	68	M	M(d)		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.). Tam xe
<i>F. tigrina</i> Schreber	36	68	M	Sm		Leyhausen P., 1967. "Mammal.Chrom. Newsl.", 8: 287.
<i>F. yagouarundi</i> Geoffroy	38	72	Sm	M		Hsu T.C., Luquette G.F., 1963. "Amer. Natur.", 97: 225-234.
<i>F. chaus</i> Gldenstaedt	38	68	M	Sm		Manne G.K., Talukdar M., 1965. "Mammal. Chrom.Newsl.", 17: 77.

1	2	3	4	5	6	7
<i>F. silvestris</i> Schreber	38	68	Sm	St		Jotterand M., 1971. "Rev. suisse zool.", 78: 1248-1251.
Tam xe						
<i>F. libyca</i> Forster	38	68	Sm	Sm		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<i>F. serval</i> Schreber	38	68	M	sm		Berirschke K. et al., 1966. "Mammal. Chrom. Newsl.", 21: 148-149.
<i>F. lynx</i> L. (= <i>Lynx canadensis</i> Kerr)	38	68	M	Sm		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<i>F. rufus</i> Schreber	38	68	Sm	Sm		Hsu T.C., Arrighi F.E., 1966. "Mammal. Chrom. Newsl.", 21: 155-160.
<i>F. caracal</i> Schreber	38	68	M	Sm		Pathak S., Wurster-Hill D.H., 1977 (cit.)
<i>F. nigripes</i> Burchell	38	68	M	M	C	Jotterand M., 1971 (cit.).
<i>F. margarita</i> Loche	38	68	M	Sm	G	Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.)
<i>F. manul</i> Pallas	38	68	Sm	Sm	C	Pathak S., Wurster-Hill D.H., 1977 (cit.). Schauenberg P., Jotterand M., 1975. "Rev. suisse zool.", 82: 425-429.
<i>F. oncolor</i> L.	38	68	Sm	A		Pathak S., Wurster-Hill D.H., 1977 (cit.). Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal. Chrom.", 9: 431.
	38	70	Sm	Sm		Hsu T.C., 1960. "Mammal. Chrom. Newsl.", 2:4.
					G	Wurster-Hill D.H., Gray C.W., 1975 (cit.)



1	2	3	4	5	6	7
<i>A. pusillus</i> Schreber	36	68	Sm	M	G, C	Arnason U., 1977. "Hereditas", 87:227-242. Arnason U., 1981. "Hereditas", 94: 29-34.
<i>Callorhinus ursinus</i> L.	36	68	Sm	A(d)	AGNOR	Fay F.H. et al., 1967 (cit.). АНОИДер Е.М., 1975 (ИИТ.). Arnason U., 1977 (cit.).
Odobenidae						
<i>Odobenus rosmarus</i> L.	32	60	Sm	A(d)	G, C	Fay F.H. et al., 1967 (cit.). Arnason U., 1974 (cit.). Arnason U., 1977 (cit.). Arnason U., 1981 (cit.).
Phocidae						
<i>Phoca vitulina</i> L.	32	60	Sm	d	G, C, Q	Fay F.H. et al., 1967 (cit.). Pfitzer P., Bessing M.H., 1969 (cit.). Arnason U., 1974 (cit.).
<i>P. largha</i> Pallas	32	60	Sm	d	AGNOR	АНОИДер Е.М., 1975. "БЮЛ. МОДЯ", 5: 69-71. Arnason U., 1981 (cit.).
<i>Pusa hispida</i> Schreber	32	60	M	M	G, C, Q	Corfman P.A., Richard R.M., 1964. "Nature", 204: 502-503. Arnason U., 1974 (cit.).



<i>P. caspica</i> Gmelin	32	60	M	M(d)	Ано́ндер Е.М., 1971. "Цитология", 13:341-347.
<i>P. sibirica</i> Gmelin	32	60	M	M	Arnason U., 1974 (cit.).
<i>Histriophoca fasciata</i> Zimmermann	32	60	Sm	Sm	Arnason U., 1977 (cit.).
<i>Pagophilus groenlandicus</i> Erleben	32	60	Sm	M	G, C G Arnason U., 1974 (cit.).
<i>Halichoerus grypus</i> Fabricius	32	60	M	M	Arnason U., 1970. "Hereditas", 64:237-242. G Arnason U., 1974 (cit.).
<i>Erignathus barbatus</i> Erleben	34	62	M	St	Fay F.H. et al., 1967 (cit.). G, C, Q Arnason U., 1974 (cit.).
<i>Monachus schauinslandi</i> Matschie	34	62	M	M	Arnason U., 1974 (cit.). G, C Arnason U., 1977 (cit.).
<i>Lobodon carcinophagus</i> Homborn et Jacquinet	34	62	M	M	Seal U.S. et al., 1970. In: Sympos. Antarctic and Water Masses, I cc. Tokyo.
<i>Ommatophoca rossii</i> Gray	34	-	-	-	Arnason U., 1974 (cit.).
<i>Hydrurga leptonyx</i> Blainville	34	-	-	-	Arnason U., 1974 (cit.).
<i>Leptonychotes weddelli</i> Lesson	34	62	M	M	Fay F.H. et al., 1967 (cit.). Arakaki D.T., Kennedy D.W., 1970. "Mammal.Chrom.News", 11: 34.
<i>Cystophora cristata</i> Erleben	34	62	M	M	G, C AGNOR Pfitzer P., Blessing M.H., 1969 (cit.). Arnason U., 1974 (cit.). Arnason U., 1981 (cit.).

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Mirounga angustirostris</i> Gill	34	62	M	-			Annason U., 1974 (cit.).
<i>M.leonina</i> L.	34	62	Sm	St			Robinson T.J., Condy P.R., 1979. "Cytogenet. Cell Genet.", 23: 157-162.
<u>Tubulidentata</u>							
Orycteropodidae							
<i>Orycteropus afer</i> Pallas	20	36	M	M(d)			Benirschke K. et al., 1970. "Chromosoma", 31: 68-78.
					G,C		Pathak S. et al., 1980. "Experientia", 36: 547-548.
Proboscidea							
Elephantidae							
<i>Elaphas maximus</i> L.	56	66	Sm	St			Sasaki M., Veomett R., 1963. "Mammal. Chrom.Newsl.", 11: 124.
							Norberg H.S., 1969. "Hereditas", 63: 279-281.
<i>Loxodonta africana</i>	56	(60)	Sm	A			Hungerford D.A. et al., 1966 (cit.).
Blumenbach							"Cytogenetics", 5: 243-246.

Hyracoidea

Procaviidae

Procavia capensis Pallas	54	62	Sm	Sm	Hungerford D.A., Snyder R.L., 1969. "Experientia", 25: 870.
					Soma H. et al., 1977. "CIS", 23: 18-19.

G

Sirenia

Trichechidae

Trichechus inunguis

Natterer

	56	(78)	Sm	A	Longman W.D. et al., 1970. "Int.Zoo Yearbook", 10: 151.
--	----	------	----	---	---

T.manatus L.

	48	70	Sm	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 496.
--	----	----	----	---	--

Artiodactyla

Suidae

Sus scrofa L.

	36,38	60	Sm	M	Gropp A. et al., 1969. "Experientia", 25: 778.
--	-------	----	----	---	--

	36-38	60	Sm	M	Тихонов В.Н. и др., 1972. "Изв. СО АН СССР". Серия биол.наук, 2 (10):87-93.
--	-------	----	----	---	---

				G	Восма А.А., 1976. "Genetica", 46: 391-399.
--	--	--	--	---	--

1	2	3	4	5	6	7
<i>S.s.domestica</i> L.	38	60	Sm	M		Gimemel-Martin G. et al., 1962. "J.Hered.", 53: 281-290. Hageltorn M. et al., 1973. "Hereditas", 75: 147-151. Hansen K.M., 1972. "Cytogenetics", 11: 286-294. Veijalainen P. et al., 1978. "Hereditas", 88: 276-279. Czaker R., Mayr B., 1980. "Experientia", 36: 1356-1357.
<i>S.oristatus</i> Wagner	38	60	Sm	M		Ray-Chaudhuri S.P. et al., 1968. "Mammal. Chrom.Newsl.", 9: 82-84.
<i>S.vittatus</i> leucomystax Temminck et Schlegel	38	60	Sm	-		Muramoto J., Makino S., 1966. "Mammal. Chrom.Newsl.", 20: 69.
<i>Phacochoerus aethiopicus</i> Pallas	34	58	Sm	M		Wallace C., Fairall N., 1967. "S.Afr. J.Med.Sci.", 32: 51.
<i>Potamochoerus porcus</i> L.	34	60	Sm	M		Bosma A., 1978. "Genetica", 49: 14-19. Melander Y. et al., 1980. "Hereditas", 92: 283-289.
<i>Hylchoerus meinertzhageni</i> Thomas	32	64	-	-	C, AgNOR	Tam xe "

<i>Babyrussa babyrussa</i> L.	38	64	M	St	G, Q	Bosma A.A., Haan N.A., 1981. "Acta zool. pathol. antverpien.", 76: 17-27.
<i>Tayassuidae</i>						
<i>Tayassu tajacu</i> L.	30	-	-	-	-	Krallinger H.F., 1936. "Z.Zellforsch.", 24: 1-10.
	30	44	M	Sm		Spalding J.F., Berry R.O., 1956. "Cytologia", 21: 81-84.
						Pirtle E.C., 1967. "Mammal.Chrom.News.", 8: 16.
<i>T.albirostris</i> Illiger	26	46	St	A	G	Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 388.
( Вост.Бразилия )	26	46	A	A	G	Giannoni M.A. et al., 1981. "Rev.brasill. genet.", 4: 117-134.
( Зап.Бразилия )	26	46	St	A	G	
<i>Hippopotamidae</i>						
<i>Hippopotamus amphibius</i> L.	36	68	Sm	A	C	Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 507.
<i>Cervidae</i>						
<i>Moschus moschiferus</i> L.	58	56	St	A		Соколов В.Е. и др., 1980. В кн.: Коштные фауны СССР. Экол., морфол., использование и охрана, тез. докл. II Всесоюз. совещание. М.

1	2	3	4	5	6	7
<i>Hydropotes inermis Swinhoe</i>	70	68	A	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 345.
					G	Ryan P.M., Soukup P., 1977. "Mammal.Chrom.News1.", 18: 122-123.
<i>Muntiacus reevesi Ogilby</i>	46	44	A	A		Wurster D.H., Benirschke K., 1967. "Mammal.Chrom.News1.", 8: 226-229.
					G, C, AgNOR	Liming S. et al., 1980. "Cytogenet.Cell Genet.", 26: 22-27.
<i>M.muntjak Zimmermann</i>	7♂	8	Sm	Y <sub>1</sub> -A		Wurster D.H., Benirschke K., 1970. "Science", 168: 1364.
	6♀			Y <sub>2</sub> -A	Q	Fredga K., 1971. "Hereditas", 68: 332-337.
	8♀	10	M	-		Wurster D.H., Atkin N.B., 1972. "Experientia", 28: 972-973.
	7♂	8	Sm	Y <sub>1</sub> -A	C	Kato H. et al., 1974. "Can.J.Genet.Cytol.", 16: 273-280.
	6♀			Y <sub>2</sub> -A	G, Q, R, AgNOR	Ved B.S. et al., 1979. "Cytogenet.Cell Genet.", 24: 201-208.
<i>Capreolus capreolus L.</i>	70	68	Sm	St	G, C, AgNOR	Liming S. et al., 1980 (cit.).
						Gustavsson I., 1965. "Mammal.Chrom.News1.", 18: 149.
<i>C.c.capreolus L.</i>	70	68	Sm	A		Соколов В.Е. и др., 1978. "Зоол.ж.", 57: II09-III2.
<i>C.c.pygargus Pallas</i>	70+4B	68+B	Sm	A		Там же
<i>Odocoileus hemionus Rafinesque</i>	70	70	Sm	Sm		Wurster D.H., Benirschke K., 1967 (cit.).

O.virginianus Zimmermann	70	70	Sm	M		Taylor K.M. et al., 1969. In: Comparative Mammalian Cytogenetics (K.Benirschke, ed.). New-York.
Mazama americana Erxleben	68	68	Sm	M		Jorge W., Benirschke K., 1977. "Cytologia", 42: 711-721.
M.a.temana	49,50	67,68	M	M	G,C,R	Spotorno O., Fernandes-Donoso R., 1975. "Mammal.Chrom.Newsl.", 16: 17.
Pudu pudu Molina	70	70	M	A		Aula P., Kaarliäinen I., 1963. "Hereditas", 51: 274-278.
Alces alces L.	68	70	Sm	A		Wurster D.H., Benirschke K., 1967 (cit.).
A.a.americanus Clinton	70	70	Sm	A		Nes N. et al., 1965. "Nord.Veterinärmed", 17: 589-593.
Rangifer tarandus L.	70	70	M	A		Fracarro M. et al., 1968. "Cytogenetics", 7: 196-211.
Elaphurus davidianus Milne-Edwards	68	68	A	M		Hösl P., Lang E.M., 1970. "Schweiz. Arch.Tierheilkunde", 112: 359-396.
Cervus (Axis) porcinus	68	68	A	A	G,C	Buckland R.A., Evans H.J., 1978. "Cytogenet.Cell Genet.", 21: 42-71.
C.(A.) axis Erxleben	66	68	A	A	C	Wurster D.H., Benirschke K., 1967 (cit.). Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10: 498.
						Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 390.

1	2	3	4	5	6	7
C. nippon Temminck	64-68	68	A	Sm		Gustavsson I., Sundt C.O., 1969. "Chromosoma"; 28: 245-254.
C. (Dama) dama L.	68	68	A	Sm		Gustavsson I., Sundt C.O., 1968. "Hereditas"; 60: 233-248.
C. (Recevus) duvauceli Cuvier	56	68	A	M		Chadra H.S. et al., 1967. "Chromosoma", 21: 211-220.
C. unicolor Kerr	58	68	A	A		Tam же
	64,65	68	A	A		Hsu T.C., Benirschke K. 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 344.
C. elephus L.	68	68	A	M		Gustavsson I., Sundt C.O., 1968 (cit.).
C. canadensis Erxleben	68	68	A	A	G	Ryan P.M., Soukup P., 1977. "Mammal.Chrom.News1.", 18: 122-123.
Girafidae						
Okepia johnstoni Sclater	45	56	Sm	A		Hösli P., Lang E.M., 1970. Mammal.Chrom.News1.", 11: 109-110.
Giraffa camelopardalis L.	30	54	Sm	A		Wallace C., Fairnall N., 1965. "J.Sci. Res.Nat.Park.S.Afr.", 8: 97-103; Hösli P., Lang E.M., 1970. (cit.). Abe Syuiti, 1974. "CIS", 17: 4-5. Buckland R.A., Evans H.J., 1978 (cit.).
Antilopepridae						
Antilocapra americana Ord	56	58	A	St		Wurster D.H., Benirschke K., 1967. "Mammal.



	58	58	A	St	Chrom.News1.", 8: 226-228.
					Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mammal.Chrom.", 3: 136.
<b>Bovidae</b>					
Cephalophus sylvicultor	60	58	Sm	A	Hsu T.C., Benirschke K., 1970. "Atlas Mammal.Chrom.", 5: 242.
Afselius					
O.niger Gray	60	58	Sm	A	Hard W.L., 1969. "Mammal.Chrom.News1.", 10: 216-217.
					Tam xe
C.dorsalis Gray	60	58	M	-	" "
C.rufilatus Gray	60	58	M	-	" "
C.maxwelli H.Smith	60	58	A	A	" "
C.jentinki Thomas	60	58	Sm	-	Koullischer L. et al., 1967. "Acta zool. path." (Antwerp.), 43: 135-141.
C.grimmii L.	60	58	M	Sm	Bogart M.H. et al., 1977. "CIS", 23: 17-18.
C.zebra Gray	58	58	Sm	A	Chandra H.S. et al., 1967. "Chromosoma", 21: 211-220.
Rhynchotragus kirki Günther	46	48	-	-	Ryan P.M., Soukup P., 1977 (cit.).
					Wurster D.H., Benirschke K., 1968. "Chromosoma", 25: 152-171.
Raphicerus campestris	30	56	A	Sm	Wurster D.H., Benirschke K., 1967 (cit.).
Thunberg					
Tetraceros quadricornis	38	36	A	M	
De Blainville					

1	2	3	4	5	6	7
<i>Boselaphus tragocamelus</i> Pallas	46	76	Sm	A		Chandra H.S. et al., 1967. "Chromosoma", 21: 211-220.
	46	56	Sm	A	G	Ryan P.M., Soukup P., 1977 (cit.).
<i>Tragelaphus strepsiceros</i> Pallas	31♂ 32♀	55♂ 56♀	A	M(tr) <sup>1)</sup>		Wallace C., Fairall N., 1969. "Mammal. Chrom.Newsl.", 10: 11-12.
					G,C	Buckland R.A., Evans H.J., 1978. "Cyto- genet.Cell Genet.", 21: 42-71.
<i>T. speki</i> Sclater	30♀	54	Sm	-		Wurster D.H. et al., 1968. "Chromosoma", 23: 317-323.
	30(♂,♀)	54	M	M		Hsu T.C., Benirschke K., 1973. "Atlas Mammal.Chrom.", 7: 343.
	33♂ 32♀	56	Sm	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	G	Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 395.
<i>T. angasi</i> Gray	55♂	56	A	A?		Wurster D.H., Benirschke K., 1968. (cit).
<i>T. scriptus</i> Pallas	33♂ 34♀	58	A	M(tr)		Wallace C., 1977. "Cytogenet.Cell Genet.", 18: 50-56.
<i>T. imberbis</i> Blyth	38	56	M	St	G,C,AgNOR Q	Benirschke K. et al., 1980. "Cytogenet. Cell Genet.", 26: 85-92.
<i>T. (Boocerus) euryceros</i> Ogilby	33♂ 33♂ 34♀	56♂ 55♂ 56♀	Sm M	M(tr) M(tr)		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.). Wallace C., 1978. "Genetica", 48: 75-80.
<i>T. (Taurotragus) oryx</i> Pallas	31♂ 32♀	55♂ 56♀	A	M(tr)		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).

Addax nasomaculatus De Blainville	58	58	A	St	G,C	Buckland R.A., Evans H.J., 1978 (cit.). Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
Kobus ellipsiprymnus Ogilby	50	58	M	St		TAM же
K.kob Erxleben	50	58	A	Sm		Taylor K.M., et al., 1967. "Mammal. Chrom.Newsl.", 8: 233-234.
K.megaceros Fitzinger	52	60	-	-		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
K.lèche Gray	48	58	A	A(d)		Hsu T.C., Benirschke K., 1977. "Atlas Mammal.Chrom.", 10:505.
Aepiceros melampus Lichtenstein	58-60	58	A	M		TAM же
Hippotragus niger Harris	60	58	A	A(d)		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
Damaliscus dorcas Pallas	38	58	A	A		TAM же
Alcelaphus buselaphus Pallas	39,40	56-58	A	A		Hsu T.C., Benirschke K., 1971. "Atlas Mammal.Chrom.", 6: 293.
Connochaetes gnou Zimmermann	58	58	A	A	G,C	Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.). Buckland R.A., Evans H.J., 1978 (cit.).
C.taurinus Burchell	58	58	A	A	G,C	Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.). Buckland R.A., Evans H.J., 1978 (cit.).

1) Y-хромосома транслоцирована на аутосому.

1	2	3	4	5	6	7
<i>Antelope cervicapra</i> L.	30	56	Sm	-		Wurster D.H., Benirschke K., 1967. "Mammal.Chrom.Newsl.", 8: 226-229. Hsu T.C., Benirschke K., 1974. "Atlas Mammal.Chrom.", 8: 392. Effron M. et al., 1976. "Genetica", 46: 419-444.
<i>Antidorcas marsupialis</i> Zimmermann	56	58	A	Sm		Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal.Chrom.", 2: 89. Effron M. et al., 1976 (cit.).
<i>Procapra gutturosa</i> Pallas (МОНГОЛИЯ)	58	58	A	A		Орлов В.Н. и др., 1978. В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М.:Наука.
(Китай)	60	58	A	A		Some H. et al., 1979. "Proc.Jap.Acad.", 55B: 6-9. Soma H. et al., 1980. "Proc.Jap.Acad.", 56B: 273-277.
<i>Gazella subgutturosa</i> Güldenstaedt	30♀	56	Sm	-		Wurster D.H., 1972. "Cytogenetics", 11: 197-207. Effron M. et al., 1976 (cit.).
<i>G.thomsoni</i> Günther	31♂	56	Sm	Y <sub>1</sub> -A Y <sub>2</sub> -A	G,C	Wurster D.H., Benirschke K., 1967 (cit.). Hsu T.C., Benirschke K., 1969. "Atlas Mammal.Chrom.", 2: 93. Effron M. et al., 1976 (cit.).
<i>G.dorcas</i> L.	58	56	Sm	M		
	58	60	Sm	M		
	58	(60)	Sm	A	G	
	31♂	56	A	Y <sub>1</sub> -M		Wurster D.H., 1972 (cit.).



1	2	3	4	5	6	7
<i>Oreamnos americanus</i> De Blainville	42	58	A	d		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<i>Rupricapra rupricapra</i> L.	58	58	A	M(d)		Gropp A., Giers D., 1969. "Mammal.Chrom. Newsl.", 10: 19.
<i>Budorcas taxicolor</i> Hodgson	52	58	A	M	G,C	Bogart M., Benirschke K., 1975. "Mammal. Chrom.Newsl.", 16: 18.
<i>Ovibos moschatus</i> Zimmermann	48	58	A	M		Heck H. et al., 1968. "Z.Säugetierk.", 33: 172-179.
<i>Hemitragus jemlahicus</i> H.Smith	48	60	-	-		Chandra H.S. et al., 1967. "Chromosoma", 21: 211-220.
<i>Capra ibex</i> L.	60	58	A	M(d)	G,C	Bunch T.D., Nadler C.F., 1980. "J.Hered.", 71: 110-116.
<i>C.falconeri</i> Wagner	60	58	A	Sm	G,C	Hauschteck-Jungen E., Muli R., 1967. "Chromosoma", 21: 198-210.
<i>C.aegargus</i> Erxleben	60	58	A	A		Buckland R.A., Evans H.J., 1978 (cit.).
	60	58	A	d	G	Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<i>C.a.aegargus</i> Erxleben	60	58,60	A	M		Кулиев Г.К., Мамедов Т.О., 1974. "Изв. АН АЗССР". Серия биол. наук, 5-6: 88-93.
<i>C.a.blythi</i>	60	58	A	M		Nadler C.F. et al., 1974. "Experientia", 30: 744-746.
						Nadler C.F., Lay D.M., 1975. "CIS", 18: 28-31.

Там же

<i>C. caucasica</i> Gldenstaedt et Pallas	60	58	A	A	Кулиев Г.К., Мамедов Т.О., 1974 (цит.)
<i>C. sibirica</i> Pallas	60	58	A	A	Орлов В.Н. и др., 1978. В кн.: География и динамика растительного и животного ми- ра МНР. М.: Наука.
<i>C. hircus</i> L.	60	-	-	-	Makino S., 1943. "Cytologia", 13: 39-54 Basrur P.K., Coubrough R.I., 1964. "Cytogenetics", 3: 414. Hansen K.M., 1973. "Hereditas", 75:119-130. Evans H.J. et al., 1973. "Chromosome", 42: 383-402.
<i>Pseudois naycur</i> Hodgson	54	-	-	-	Henderson L.M., Bruere A.N., 1979. "Can. J. Genet. Cytol.", 21: 1. Hard W., 1969. "Mammal. Chrom. Newsl.", 10: 216-217.
<i>Ammotragus lervia</i> Pallas	58	58	A	d	Bunch T.D., Nadler C.F., 1980 (cit.). Wurster D.H., Benirschke K., 1967. "Mammal. Chrom. Newsl.", 8: 226-229. Nadler C.F. et al., 1974 (cit.). Buckland R.A., Evans H.J., 1978 (cit.). Henderson L.M., Bruere A.N., 1979 (cit.).
<i>Ovis ammon cycloceros</i> Hutton	58	58	A	M	Schmitt J., Ulbrich F., 1968. "Z. Sgeti- erk.", 33: 180-186.
<i>O. a. laristenica</i> Nasonov	54	58	A	M(d)	Там же
<i>O. a. vignei</i> Blyth	58	58	A	A	Воронцов Н.Н. и др., 1972. "Зоол. ж.", 51: 1109-1112.

1	2	3	4	5	6	7
<i>O. a. nigrimontana</i> Severtsov	56	58	A	M(d)	G	Nadler C.F. et al., 1974 (cit.).
<i>O. a. przhewalskii</i> Nasonov	56	58	A	d		Schmitt J., Ulbrich F., 1968 (cit.).
<i>O. a. "erskinei"</i> Lyddekker	56	58	A	A		Воронцов Н.Н. и др., 1972 (цит.).
( Гибрид между <i>vignei</i> и <i>orientalis</i> ? )						Там же
<i>O. a. orientalis</i> Gmelin	54	58	A	d		Manna G.K., Talukdar K., 1965. "Mammal. Chrom. Newsl.", 17: 78.
<i>O. a. musimon</i> Pallas	54	58	A	M(d)	G	Nadler C.F., Bunch T.D., 1977. "Cytoge- net. Cell Genet.", 19: 108-117.
<i>O. a. ries</i> L	54	-	-	-	G	Schmitt J., Ulbrich F., 1968 (cit.).
(Новая Зеландия)	52, 53	58	A	M(d)	G	Nadler C.F., Bunch T.D., 1977 (cit.).
						Berry J.H., 1941. "J. Hered.", 32: 261-267.
						Borland R., 1964. "J. Hered.", 55: 61-64.
						Bruere A.N. et al., 1972. "Cytologia", 11: 233-246.
					G, C	Evans H.J. et al., 1973. "Chromosoma", 42: 383-402.
					Q	Hansen K.M., 1973. "Hereditas", 75: 233- 240.
<i>O. canadensis</i> Shaw	54	58	A	A	AgNOR	Henderson L.M., Bruere A.N., 1979 (cit.).
						Wurster D.H., Benirschke K., 1968. "Chromosoma", 25: 152-171.
<i>O. c. nivicola</i> Eschscholtz	52	58	A	A(d)	G	Nadler C.F., Bunch T.D., 1977 (cit.).
					G	Там же



Bubalus arnee Kerr	50	58	A	A	Fischer H., Ulbrich F., 1968. "Z.Tierzucht.und Züchtungsbiol.", 84: 110-114.
B.bubalis Pallas	48	-	-	-	Makino S., 1944. "Cytologia", 13: 247-264.
	48	56	A	A	Fischer H., Ulbrich F., 1968 (cit.).
				C, R, AGNOR	Di Berardina D., Jannuzzi L., 1981. "J.Hered.", 72: 183-188.
	50	58	A	A	Chandra H.S. et al., 1968. "Mammal.Chrom.Newsl.", 9: 231.
Anoa depressicornis H.Smith	48	58	A	A	Nelson-Rees W.A. et al., 1968. "Mammal.Chrom.Newsl.", 9: 87-89.
				C, R, AGNOR	Di Berardina D., Jannuzzi L., 1981 (cit.).
Syncerus caffer Sparrmann (КОНО) ) (КЕНЯ )	54	58	A	A	Wurster D.H., Benirschke K., 1967. "Mammal.Chrom.Newsl.", 8: 226-229.
	52	58	A	A	Ulbrich F., Fischer H., 1966. "Z.Tierzucht.Zücht.Biol.", 83: 219-223.
	53	58	A	A	Buckland R.A., Evans H.J., 1978 (cit.).
Bos mutus Przewalskii	60	58	M	Sm	Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
B.taurus L.	60	-	-	-	Makino S., 1944. "Cytologia", 13: 247-264.
	60	58	Sm	M	Hsu T.C., Benirschke K., 1967. "Atlas Mammal.Chrom.", 1: 44.
	58-60	58	Sm	M	Gustavsson I., 1969. "Hereditas", 63: 68-169.
	60	58	Sm	M	Hansen K.M., 1972. "Hereditas", 70: 225-234.
				Q	

1	2	3	4	5	6	7
<b>B. taurus L.</b>					C G,C,Q	Hansen K.M., 1973. "Hereditas", 73: 65-70. Evans H.J. et al., 1973. "Chromosoma", 42: 383-402. Mayr B., Ozaker R., 1981. "Experientia", 37: 564-565.
<b>B. indicus L.</b>	60	-	-	-	AGNOR	Makino S., 1944 (cit.). Hsu T.C., Benirschke K., 1968. "Atlas Mammal.Chrom.", 2: 90. Pinheiro L.E.L.: et al., 1980. "Caryolo- gia", 33: 25-32.
<b>B. gaurus H. Smith</b>	58	58	Sm	M(d)	G,C	Heck L. et al., 1968. "Z.Säugetierk.", 33: 172-179.
<b>B. javanicus banteng Raffles</b>	60	58	Sm	-		Wurster D.H., Benirschke K., 1968 (cit.).
<b>Bison bonasus L.</b>	60	58	M	Sm	G	Melander Y., 1959. "Hereditas", 45: 649- 664. Орлов В.Н., Чудиновская Г.А., 1979. В кн.: Зурь . М.: Наука.
<b>B. bison L.</b>	60	58	Sm	Sm		Basrur P.K., Moon Y.S., 1967. "Amer.J. Vet.Res.", 28: 1319. Buckland R.A., Evans H.J., 1978 (cit.).

Tylopoda

Camelidae

Camelus bactrianus L.	74	(92)	Sm	A	ИЛИ - Sm	Hungerford D.A., Snyder R.L., 1966. "Mammal.Chrom.Newsl.", 20: 71. Графодатский А.С., Шарипов И.К., 1980. "Цитол.и генет.", 14, №4: 54-56.
C.dromedarius L.	74	(96)	Sm	A	A	Taylor K.M. et al., 1968. "Cytogenetics", 7: 8-15.
Lama huanacus Molina	74	(110)	Sm	-	-	Hungerford D.A., Snyder R.L., 1966 (cit.).
	72	(84)	Sm	A	A	Capanna E., Civitelli M.V., 1965. "Mammal.Chrom.Newsl.", 17: 75.
L.vicugna Molina	74	112	Sm	St	St	Taylor K.M. et al., 1968. (cit.).
L.glama L.	74	(86)	Sm	A	A	Там же
L.pacos L.	72	(92)	Sm	A	A	" "

Perissodactyla

Equidae

Equus quagga Gmelin ssp.bochmi Matschie	44	76	Sm	d	d	Benirschke K., Mo-Feeley R.A., 1963. "Mammal.Chrom.Newsl.", 10: 82.
E.burchelli Grey	44	76	Sm	d	G,Q	Hansen K.M., 1975. "Hereditas", 81: 133-140. Ryder O.A. et al., 1978. "Cytogenet. Cell Genet.", 20: 323-350.

1	2	3	4	5	6	7
E. zebra L.	32	56	Sm	d		Benirschke K., 1967. "Mammal.Chrom. Newsl.", 8: 231-232. Ryder O.A. et al., 1978 (cit.).
E.grevyi Oustalet	46	76	M	M(d)	G,C	Mutton D.E. et al., 1964. "Mammal.Chrom. Newsl.", 13: 7-9. Ryder O.A. et al., 1978. (cit.).
E.asinus L.	62	(98)	Sm	A	G,C	Trujillo J.M. et al., 1962. "Chromosoma", 13: 243-248. Eldridge F., Blazak W.F., 1976. "J.Hered.", 67: 361-367. Ryder O.A. et al., 1978 (cit.).
E.hemionus Pallas ssp.onager Boddaert	56	100	Sm	d	G,C	Benirschke K., Malouf N., 1967. "Equus" N 1-2: 253-254. Ryder O.A., 1978. "Cytogenet.Cell Genet.", 21: 177-183.
?	54,55	100	Sm	d	G,C	Tam xe
E.caballus L.	64	(88)	Sm	A	G,C AGNOR	Trujillo J.M. et al., 1962 (cit.). Ryder O.A. et al., 1978 (cit.). Kopp E. et al., 1981. "J.Hered.", 72: 357-358.
E.przewalskii Poljakov	66	(98)	Sm	A	Q,C	Benirschke K., 1965. "Science", 148: 382-383. Ryder O.A., Hansen S.K., 1979. "Chromo-

soma", 72: 115-129.  
 Ryder O.A. et al., 1978. (cit.).

G,C

Tapiridae

Tapirus terrestris L. 80 84 - - Nelson-Rees W.A. et al., 1967. "Mammal. Chrom.Newsl.", 8: 229-230.  
 80 80 Sm A C Hsu T.C., Benirschke K., 1975. "Atlas Mammal.Chrom.", 9: 436.

Rhinocerotidae

Rhinoceros unicornis L.

82 (102) Sm A Wurster D.H., Benirschke K., 1968. "Experientia", 24: 511.

Diceros bicornis L.

84 (90) - - Hungerford D.A. et al., 1967. "Amer. Natur.", 101: 357-358.

Ceratotherium simus

82 (96) Sm A Wurster D.H., Benirschke K., 1968. "Experientia", 24: 511.

Burchell

Hansen K.M., 1976. "Hereditas", 82: 205-208.

Q

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ . . . . .	3
ВВЕДЕНИЕ . . . . .	4
Глава I. МОРФОЛОГИЯ КЛЕТОЧНОГО ЯДРА . . . . .	7
1. Общие принципы организации генома эукариот . . . . .	7
2. Размеры геномов млекопитающих . . . . .	7
3. Эухроматин и гетерохроматин . . . . .	8
4. Значения $2n$ . . . . .	10
Глава II. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕТАФАЗНЫХ ХРОМОСОМ . . . . .	11
1. Стадии клеточного цикла . . . . .	11
2. Морфология метафазной хромосомы . . . . .	12
3. Классификация хромосом по положению центромеры . . . . .	15
4. Хромосомный набор соматической клетки . . . . .	16
5. Морфология дифференциально окрашенной хромосомы . . . . .	17
6. Мейотические метафазные хромосомы . . . . .	19
Глава III. МЕТОДЫ КАРИОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ . . . . .	21
1. Приготовление хромосомных препаратов . . . . .	22
2. Способы окраски метафазных хромосом . . . . .	29
3. Анализ хромосомных препаратов . . . . .	32
Глава IV. ХРОМОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ КАРИОТИПА МЛЕКОПИТАЮЩИХ . . . . .	35
1. Хромосомные мутации . . . . .	35
2. Перестройки хромосом в культуре . . . . .	40
3. Структурные изменения хромосом . . . . .	40
4. Гипотеза тандемных слияний хромосом . . . . .	46
5. Вариации аутосомального гетерохроматина . . . . .	49
6. Эволюционные преобразования половых хромосом млекопитающих . . . . .	51
Глава V. КАРИОТИП КАК ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК . . . . .	71
1. Каритип и адаптация . . . . .	73
2. Подверженность параллелизмам . . . . .	74
3. Дискретный характер кариологических различий . . . . .	76
4. Изменчивость каритипа . . . . .	78
5. Цитогенетические различия как изолирующий механизм . . . . .	91
6. Виды-двойники млекопитающих . . . . .	97
7. О происхождении видов-двойников млекопитающих и возможности симпатрического видообразования . . . . .	99
Глава VI. КАРИОЛОГИЯ В ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ . . . . .	101
1. Мутационный метод реконструкции филогенеза . . . . .	101
2. Эволюционные взаимоотношения приматов . . . . .	106
3. О происхождении домашних животных в свете кариологических данных . . . . .	107
4. О кариологических связях голарктических млекопитающих . . . . .	115

Глава VII. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЦИТОГЕНЕТИКА ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ . . . . .	119
Отряд Insectivora . . . . .	119
Отряд Macroscelidea . . . . .	123
Отряд Chiroptera . . . . .	124
Отряд Lagomorpha . . . . .	126
Отряд Rodentia . . . . .	127
Отряд Carnivora . . . . .	141
Отряд Perissodactyla . . . . .	145
Отряд Artiodactyla . . . . .	145
ЛИТЕРАТУРА . . . . .	150
Приложение, ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И КРАТКИЕ МОРФОЛОГИЧЕС- КИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КАРИОТИПОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ . . . . .	171



**Виктор Николаевич Орлов**  
**Нина Шамильевна Булатова**

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЦИТОГЕНЕТИКА  
И КАРИОСИСТЕМАТИКА МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

*Утверждено к печати  
Институтом эволюционной морфологии  
и экологии животных  
им. А.Н. Северцова Академии наук СССР*

Редактор издательства *Э.А. Вишнякова*  
Художественный редактор *М.В. Версоцкая*  
Технический редактор *Г.И. Астахова*  
Корректор *В.Н. Пчелкина*

ИБ № 27318

Подписано к печати 10.06.83. Т – 09946  
Формат 60x90 1/16. Бумага офсетная № 1  
Печать офсетная. Усл.печ.л. 25,5 + 0,3 вкл.  
Усл.кр.-отг. 26,1. Уч.-изд.л. 27,0  
Тираж 1000 экз. Тип.зак. 401  
Цена 4 р. 20 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7,  
Москва, В-485, Профсоюзная ул., д. 90  
Ордена Трудового Красного Знамени  
1-я типография издательства "Наука"  
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12



## В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ "НАУКА"

готовятся к печати:

**Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях — 20 л.**

В книге рассмотрены факторы и условия генетической устойчивости и эволюции популяций. Значительное внимание уделено биологическому значению наследственного полиморфизма белков. Обсуждаются генетические аспекты проблемы "Человек и биосфера". Монография построена, в основном, на результатах многолетних исследований автора и его сотрудников. Для генетиков, селекционеров, зоологов, специалистов в области сельского и рыбного хозяйства.

**Гинатулин А.А. Структура, организация и эволюция генома позвоночных — 15 л.**

В книге обобщены современные данные по исследованию генома позвоночных, касающиеся содержания различных групп нуклеотидных последовательностей, их организации и функциональной значимости в геноме. Рассмотрены особенности организации генома в разных классах позвоночных. В сравнительно-эволюционном аспекте проанализированы данные по организации генетического материала других представителей эукариот. Для генетиков, специалистов по молекулярной биологии, молекулярной и общей генетике.

**Лебедева К.В., Меняйло В.А., Пятнова Ю.Б. Феромоны насекомых — 20 л.**

Обобщены методы выделения и идентификации феромонов на примере чешуекрылых. Показаны успехи микроаналитической техники, связанной с разными методами хроматографии, спектрометрии и некоторых специальных приемов исследования микроколичеств биоактивного материала. Обсуждены сведения об основных методах синтеза феромонов и проанализированы пути практического использования этих методов. Для зоологов, энтомологов, работников сельского и лесного хозяйства.

Нейфах А.А., Лозовская Е.Р. Гены и развитие организма — 10 л.

В книге рассказывается о проблеме развития животных и о том, как гены управляют этим процессом. Несколько глав посвящены образованию иммунной защиты организма, формированию клеток крови, методам гибридизации целых организмов и гибридизации клеток. Обсуждаются последние данные о строении и функционировании генетического аппарата в клетке и в развивающемся организме. Большое внимание уделяется таким направлениям, как начало и переключение работы генов, изменение генома в развитии. Для биологов, генетиков, врачей, физиков, химиков.

*Заказы просим направлять по одному из перечисленных адресов магазинов "Книга — почтой" "Академкнига":*

480091 Алма-Ата, 91, ул. Фурманова, 91/97; 370005 Баку, 5, ул. Джапаридзе, 13; 320093 Днепропетровск, проспект Ю. Гагарина, 24; 734001 Душанбе, проспект Ленина, 95; 252030 Киев, ул. Пирогова, 4; 277012 Кишинев, проспект Ленина, 148; 443002 Куйбышев, проспект Ленина, 2; 197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7; 220012 Минск, Ленинский проспект, 72; 117192 Москва, В-192, Мичуринский проспект, 12; 630090 Новосибирск, Академгородок, Морской проспект, 22; 620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137; 700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6; 450059 Уфа, 59, ул. Р. Зорге, 10; 720001 Фрунзе, бульвар Дзержинского, 42; 310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87.



