

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ИНСТИТУТ

**ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ.
МАКРОЭВОЛЮЦИЯ**

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ВЛАДИВОСТОК
1984

Понятие макроэволюции кроме таксонов включает представление о направленности, периодичности эволюции, адаптивной релаксации, морфофункциональных и генетических палеобразований. Показана необходимость нового макроэволюционного синтеза, включающего негравитационные решения этих проблем на основе современных достижений эволюционной биологии, молекулярной биологии. Дана критика панмикционистских представлений об адаптации. Направленность эволюции в отдельных группах животных и растений прослежена на палеонтологическом и цитогенетическом материале. Выдвинута алама эволюционных преобразований у кораллов с позиций теории информации. Обсуждается применимость теории Гёделя к биологической классификации и роль обратных связей в развитии систем органов.

Книга адресована всем биологам, интересующимся общими проблемами теории эволюции.

Издано по решению

Редакционно-издательского совета
Дальневосточного научного центра АН СССР

Ответственный редактор
д-р геол.-минер. наук В. А. Краснов

Рецензенты: д-р биол. наук И. М. Левинцова,
д-р геол.-минер. наук Е. В. Краснов

Evolutionary studies, Macroevolution. Vladivostok: Far-eastern scientific centre USSR, 1984, 164 p.

Macroevolutionary studies are concerned not only with taxogenesis but also with such topics as directiveness, periodicity, adaptive radiation, major morphological and genetical novelties. A new evolutionary synthesis would comprise nonconventional solutions of these problems based on modern developments in ecology, palaeontology and molecular biology. Panmixionistic concepts of adaptation are criticized. Evolutionary progress in several groups of plants and animals (conifers, bony fishes, rodents) is studied on palaeontological or cytogenetical material. Evolution in corals is related to the information theory. Application of the theorems by Gödel in biological classification is discussed as well as the meaning of a feedback in the morphological evolution.

Editor: V. A. Krassinov

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ КАРИОТИПА ПЕСЧАНОК ПОДСЕМЕЙСТВА GERBILLINAE ALSTON, 1878 (RODENTIA, CRICETIDAE)

К. В. КОРОВИЦЫНА, И. В. КАРТАВЦЕВА

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Вопросам эволюции кариотипа позвоночных, решаемым как на частных примерах, так и с привлечением обширных обзорных сравнений, за последнее десятилетие посвящено немало работ. Перечень возможных хромосомных перестроек, участвующих в эволюционных преобразованиях кариотипа, для современного уровня знаний в этой области обширнее, и мы не станем его повторять. В ряде работ, демонстрирующих участие в эволюции транслокаций Робертсоновского типа, обсуждается соотношение уменьшения или, напротив, увеличения числа хромосом в процессе их эволюционных преобразований. Возможность разделения двулучечных хромосом с образованием акроцентрических не исключал сам В. Робертсон [Robertson, 1916], однако авторы ряда последующих работ все же отдавали предпочтение слияниям, полагая, что возникновение новых центромер маловероятно [White, 1969; Wurster, 1969; Sarappa, Merani, 1981; Schmidtke et al., 1981; Yosida, 1981a, 1982]. В качестве доказательства приводились примеры корреляций прямитивности или большей древности видов с присутствием значительной доли акроцентрических хромосом в их кариотипах [Боронцов, 1966; Графодатский, Раджабали, 1976]. Вместе с тем были известны случаи, когда объяснение направленной эволюции только с позиции уменьшения числа хромосом было невозможно, так как виды, ранее других отошедшие от филогенетического ствола, обладали кариотипами с большим числом двулучечных хромосом [Павлинов, 1982а, б]. Появились локальные примеры эволюции путем диссоциации хромосом у хищных, непарно- и парнокопытных [Todd, 1970а, б, 1976]. Была признана равная вероятность как увеличения, так и уменьшения числа хромосом в эволюции и некоего модального числа, равного приблизительно 48 [Matthey, 1973, 1976]. Тем не менее слияния хромосом многие авторы называли основной эволюционной тенденцией, а разделения их допускали как редкие варианты [Раджабали, Графодатский, 1977; Fredga, Bergstrom, 1970; Hansen, 1975; Bianchi et al., 1979; Yosida et al., 1979].

Истинная значимость тех или иных процессов, определяющих направленность эволюции в конкретных группах млекопитающих, недостаточно ясна, и уточнение ее нуждается в дополнительных фактах. Для расширения наших представлений о закономерностях эволюции кариотипа мы привлечем сведения по сравнительной кариологии песчанок подсемейства Gerbillinae (Cricetidae).

Материалом для настоящей работы послужили основные на

облачной окраске хромосом, сведения о карิโอטיפах песчанок рода *Gerbillus*, *Tatera s. lato* (*Tatera s. str.* + *Gerbilliscus*), *Taterillus*, *Desmodillus*, *Ammodillus*, *Pachyromys*, *Psammomys*, поперкнутые из литературных источников, а также собственные данные о родах *Mergiones* и *Rhombomys* (включающие дифференциальную окраску хромосом), дополненные для сравнения литературными.

Песчанки — геологически молодая группа палеоценового [Громов, Туреев, 1961; Schaub, 1958; Агалджанин, 1961] или среднего миоценового [Павлинов, 1981] возраста. Вместе с тем это широко распространенная как по видовому составу, так и по территории распространения (Африка, Юг Палеарктики, Индия) группа с высоким уровнем морфологического разнообразия [Павлинов, 1982b; Petter et al., 1972; Wassif et al., 1969].

В филогении и систематике песчанок пока достаточно белых пятен. Система их далека от совершенства, и подтверждение тому — существенные вариации числа признаваемых разными авторами родов и видов в этом подсемействе (табл. 1).

Список родов, число признаваемых разными авторами видов в подсемействе *Gerbillinae* и его карбиологическая изученность

Род	Ellerman, 1941	Ellerman, Morrison, Scott, 1961*	Роббинсон, 1977**	Павлинов, 1982	Карбиологическое изучение видов
1. <i>Gerbillus</i>	52	—	19	25—32	23—26
2. <i>Microdillus</i>	1	—	—	1	—
3. <i>Monodillus</i>	—	—	2	3	—
4. <i>Dipodillus</i>	—	—	—	—	—
5. <i>Tatera</i>	42	—	11	8—10	14—15
6. <i>Gerbilliscus</i>	—	—	16	7—9	6
7. <i>Taterillus</i>	16	—	—	4	—
8. <i>Gerbillurus</i>	1	—	1	1	1
9. <i>Desmodillus</i>	1	—	1	1	1
10. <i>Pachyromys</i>	1	—	1	1	1
11. <i>Mergiones</i>	25	13	13	13—15	11—12
12. <i>Ammodillus</i>	2	—	1	1	1
13. <i>Sokelamys</i>	2	—	1	1	1
14. <i>Brachiones</i>	2	—	1	1	1
15. <i>Psammomys</i>	1	—	1	1	1
16. <i>Rhombomys</i>	1	—	1	2	1
Итого родов/видов	12/145	?	13/69	17/72—85	11/59—64

Примечание. * — приведены данные для родов, населяющих Палеарктику и Индию; ** — проведена ревизия только одного рода.

За годы прошедшие с момента появления первого полного списка всего подсемейства [Ellerman, 1941], неоднократно предпринимались ревизии на внутри- и надродовом уровнях. Первые неизменно вели к политинизации видов, вторые — наоборот, к большому количеству подсемейств, т. е. выделению новых родов.

Тенденция к более широкому пониманию объема вида особенно хорошо заметна на примере единственного целого палеарктического рода *Mergiones*, для которого в первом списке грызунов мира указывалось 25 видов [Ellerman, 1941]; в последующем списке для Палеарктики и Индии [Ellerman, Morrison-Scott, 1951] — 13.

С появлением возможности изучать еще один систематический признак — кариотип — стало очевидным, что сторонники политинизации комбинировали в этом подсемействе не всегда оказывавшиеся

М. Например, в роде *Tatera*, разделенном позднее на два: *Tatera* и *Gerbilliscus* [Павлинов, 1981], число видов было сведено до 9—11. В карбиологически дифференцируемых видах уже сейчас описано 14—15. Та же ситуация может сложиться и в роде *Gerbillus*, где число видовых форм сокращено до 19—32, а уже сейчас карбиологически подтверждено существование 23—26 видов, хотя сведения о хромосомных наборах многих центрально- и южноафриканских представителей рода отсутствуют.

Скудость палеонтологических свидетельств истории подсемейства не способствовала выяснению его филогении. Поэтому не удивительно, что с появлением методов карносистематики многие исследователи этой группы обратились к ним. К сегодняшнему дню накопился значительный объем данных о карбиологии гербилин.

Мы постарались составить максимально полную сводку известных для подсемейства хромосомных чисел (табл. 2), но целью настоящей работы, однако, была не ревизия с применением дополнительной критерия, а попытка проследить эволюцию такого признака, как кариотип, и там, где это представляется возможным, попытаться воссоздать эволюцию отдельных звеньев подсемейства. При составлении таблицы использованы система подсемейства и родовые группы родовки видов, приведенные в сводке Эллермана 1941 г., а для палеарктического рода *Mergiones* — его же и Моррисон-Скотта 1951 г. Из всех последующих попыток внести изменения в данную классификацию нами учтены лишь те, которым сопутствовало выделение новых видов на основе существующих карбиологических отличий (за редким исключением: *Taterillus rugatus*).

Мы не ставили целью перечислить все существующие описания хромосомных характеристик. Для каждого вида даны сведения о карбиотипах по их первоописаниям, а также всем дальнейшим исследованиям, когда первые не содержали данных о морфологии хромосом. Кроме того, мы упоминаем дублирующиеся локалитеты, но только в тех случаях, когда особи, отловленные в них, отличаются новыми карбиологическими характеристиками. В ряде работ [Wassif et al., 1969; Matthey, Petter, 1970; Matthey, Jotterand, 1972; Lay et al., 1975] при подсчете чисел плеч (NF) не учтены плечи половых хромосом, т. е. даны числа плеч аутосом, однако без дополнительных пояснений в тексте. В таких случаях даваемые авторами NF мы записали в скобках. С целью же исключения путаницы («кажущийся» полиморфизм чисел плеч), внесенная единообразия в цифровые значения, а также для большей сравнимости и легкости их прочтения мы сами подсчитывали истинное NF, когда представлялось возможным это сделать по приводимым кардиограммам. Эти цифры даны рядом со скобками и обозначены звездочкой. Аналогичным образом мы поступали с численными характеристиками групп M+SM (метацентрические + субметацентрические хромосомы) и A+ST (акроцентрические + сублоцентрические), если авторы цитированных работ не включали в них половые хромосомы.

При первом же взгляде на таблицу хромосомных характеристик обращает на себя внимание их крайняя неоднородность. Для всего подсемейства, что, по всей видимости, согласуется с большим его морфологическим разнообразием.

Огромная дистанция, разделяющая крайние значения как 2n (18—74), так и NF (31—104) всего подсемейства, в несколько меньшей степени присуща каждому из политинизированных родов в отдельности. Однако и здесь она достаточно велика. То обстоятельство, что порядок этих различий мало чем отличается от рода и каждый из них от всего подсемейства в целом, не позволяет с достаточным основанием утверждать, что между родами, используя для этого лишь числен-

ные характеристики, хотя некоторая тенденция к снижению или, напротив, повышению разнообразия от рода к роду прослеживается.

	2n (дистанция)	NF (дистанция)
<i>Gerbillus</i>	34—74 (40)	60—104 (44)
<i>Tatera</i>	18—72 (54)	31—82 (51)
<i>Taterillus</i>	22—54 (32)	40—68 (28)
<i>Meriones</i>	38—72 (34)	70—91 (21)
Все подсемейство	18—74 (56)	31—104 (73)

Частотное распределение величины 2n и NF позволяет составить общее представление о частоте встречаемости того или иного значения в каждом из полипloidических родов (рис. 1 А, Б, В, Г) и всем подсемейству (рис. 2). Однако и картина распределения частот, и сравнение амплитуды колебаний 2n и NF оказываются мало информативными и совершенно непригодными для выяснения родственных взаимоотношений внутри подсемейства.

Значительно больше информации для решения поставленной задачи можно извлечь из соотношения 2n и NF. Диаграмма рассеяния этих характеристик создают представление о преобладании тех или иных хромосомных перестроек, определяющих эволюцию кариотипа в каждом полипloidическом роде и всем подсемействе в целом. Становится весьма наглядным внутрисемейственное многообразие путей преобразования кариотипа (рис. 3) и внутривидовое их своеобразие (рис. 4—7).

Попытка проследить пути эволюции кариотипа песчанок осложняется как значительным видовым разнообразием хромосомных характеристик, так и параллельным их сходством для многих видов. Возможности оценки лишь характеристик 2n и NF для эволюционных построений весьма ограничены. Обоснованно говорить об эволюции кариотипа можно лишь имея в своем распоряжении сведения об индивидуальной маркировке хромосом на основании их дифференциальной окраски, позволяющей по рисункам исчерченности «узнавать» каждую хромосому и в ряде случаев прослеживать эволюционную судьбу отдельных из них. К сожалению, в литературе отсутствуют данные о С- и G-окраске хромосом большинства видов песчанок, включая *Meriones*, поэтому мы прибегнем к попытке филогенетических построений только для *Meriones*. Указать, какой из процессов — уменьшение или увеличение числа хромосом — сопровождал эволюцию кариотипа в остальных родах, у нас нет оснований. Поэтому, говоря о робертсоновских транслокациях, мы умышленно не станем уточнять, слияния или разделения хромосом имеют место в виду.

Известно, что геном всех, за редким исключением, видов песчанок, сведения о С-окраске для которых имеются, содержит относительно большую долю гетерохроматина. Это, по-видимому, характерное для песчанок в целом свойство, поэтому мы легко допускаям протекающие по гетерохроматинному материалу. В таком случае вклад перичентрических инверсий в эволюцию кариотипа гербилий должен рассматриваться как несущественный. Это необходимо учитывать каждый раз, когда упоминаются перичентрические инверсии.

Род *Gerbillus*

Частотное распределение диплоидных чисел в этом роде образует два незначительных максимума: в области значения 2n=40 и 2n=76. Крылая раса *Gerbillus* имеет лишь один пик (NF=76), средний суммой высоты

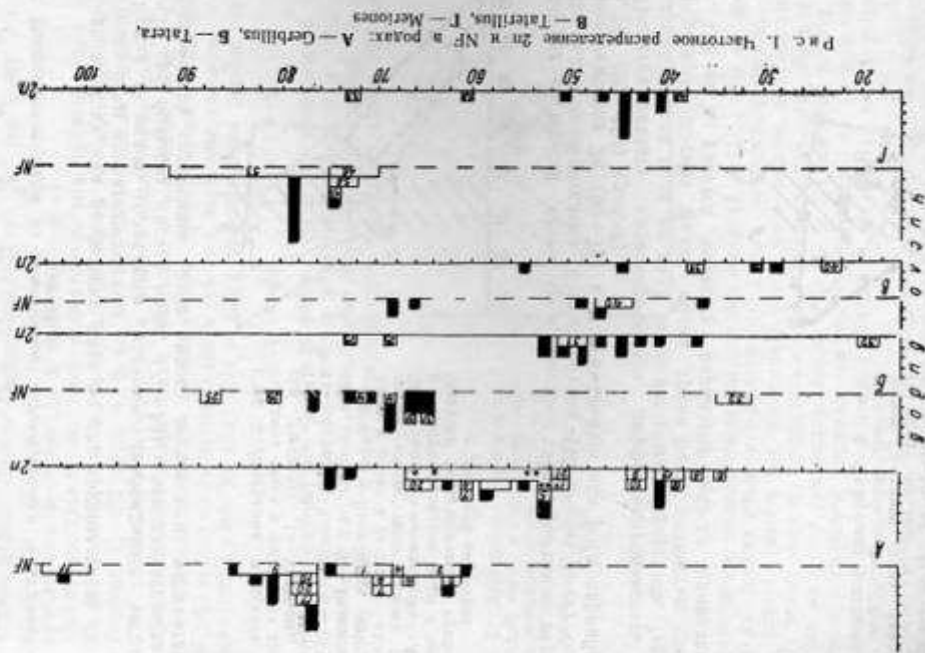


Рис. 1. Частотное распределение 2n и NF в родах: А — *Gerbillus*, Б — *Tatera*, В — *Taterillus*, Г — *Meriones*.

Следующий этап преобразований связан с обособлением предковой формы, давшей начало двум карнотиписким весьма близким видам — *M. vinogradovi* ($2n=44$; $NF=78$) и *M. libycus* ($2n=44$; $NF=74/75$). Эти виды могли произойти одновременно от формы карнотиписки сходной с современной *M. persicus* в результате двух-трех итераций и стольких же разрывов с последующим слиянием с другими акроцентрическими хромосомами. Мы не берем с уверенностью судить, дал ли впоследствии *M. vinogradovi* какие-то виды, но *M. libycus* определенно не стал предшественником ни одного из современных видов. Его карнотип претерпел весьма специфическую перестройку. Перичентрическая инверсия, затронувшая X-хромосому, сделала ее акроцентрической. Подобную черту карнотиписа не несет более ни один из современных видов *Mertiones*.

Наименьшее число сходных черт со всеми остальными млекопитающими видами *Mertiones* имеет карнотип *M. indusculatus* ($2n=44$; $NF=78$). Согласно предположению Н. Я. Павлюнова [1981], он мог произойти от видов, заселивших в свое время пустыни Турана и Казахстана, среди которых называются также, как *M. tamargiscinus*, *M. meridialis*, *M. libycus*. Последний, как мы выяснили, не мог быть его предком. Вряд ли им могли быть и первые две в силу немногочисленности сходных характеристик их карнотиписов. Скорее, в качестве своего предшественника *M. indusculatus* имел форму, карнотиписчески близкую *M. persicus* или *M. vinogradovi* (возможно, через посредство промежуточных, уже вымерших видов). Эта песчанка, следовательно, была либо введена в Центральную Азию непосредственно из среднеазиатского формообразовательного очага [Гентнер, 1940], где обитают ее предпологаемые предшественники, либо ее распространение в прошлом охватывало и пустыни Средней Азии. В первом случае ее вселение в Центральную Азию должно было происходить одновременно с представлением монотипического рода *Brachioptes*, т. е. раньше, нежели предпологает Павлюнов [1982б].

Дальнейшая эволюция карнотиписов видов *Mertiones* могла идти по пути множественных разрывов метацентрических хромосом с образованием акроцентрических. В группу видов, возникших таким путем, входят *M. meridialis* ($2n=50$; $NF=78$), *M. tristrami* ($2n=72$; $NF=74-91$) и, возможно, *M. grassus* ($2n=60$; $NF=72-74$), сведения о G-окраске хромосом которой отсутствуют. Карнотипис первых двух видов, представленные большими членами акроцентрических аутосом, обнаруживают значительное сходство при сравнении G-исчерченности отдельных плеч и одноплечных аутосом. Однако такой характер сходства не дает оснований предполагать существование единого ближайшего предка; каждый из них мог иметь самостоятельную историю.

Таким образом, современный уровень наших знаний о карнотиписе высших песчанок не позволяет однозначно трактовать многокромосомное состояние карнотиписа (с преимущественным содержанием одноплечных элементов) как архаичное для *Mertiones* и *Rhombomys*. Поэтому мы не считаем возможным согласиться с мнением [Belazzo et al., 1982a, b] о предковости для них подобного набора хромосом. Наши данные позволяют, скорее, считать плеоморфным для *Mertiones* и *Rhombomys* карнотип с низким числом хромосом и большой долей двулучечных элементов. Такая трактовка хромосомной эволюции *Mertiones* находится в соответствии с филогенетическими предположениями некоторых исследователей. По мнению Павлюнова [1980], например, ближайшим предком *Mertiones* является род *Sekeetamys* (по принятой в настоящей работе системе — *M. (Sekeetamys) calurus*; $2n=38$; $NF=70-74$; $M+SM=32-36$; $A=6-2$), в то время как *M. tristrami*, имеющий максимальное для рода число хромосом, многие эволюционеры не считают наименее специализированным видом рода.



Рис. 2. Распределение видов по хромосомным характеристикам в подсемействе Gerbillinae

дает предпосылку для разделения рода на две группы видов по их карнотиписким характеристикам.

Первая (9 видов) отличается низкими диплоидными числами (37—43) при больших числах плеч (71—83), что свидетельствует о насыщенности карнотиписов этих видов двулучечными элементами.

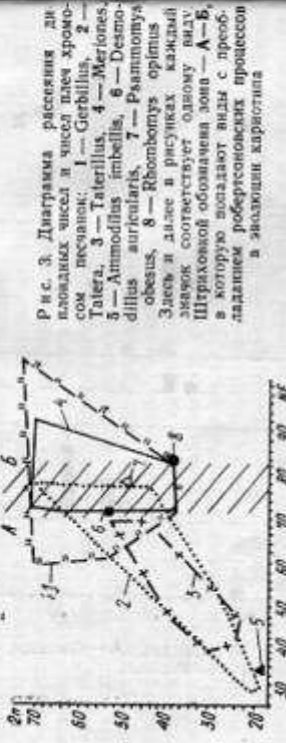


Рис. 3. Диаграмма рассеяния диплоидных чисел и чисел плеч хромосом песчанок: 1 — Gerbillus, 2 — Tatera, 3 — Taterillus, 4 — Mertiones, 5 — Ammodillus imbedilis, 6 — Desmodillus auricularis, 7 — Rhombomys opimus. Здесь и далее в рисунках каждая точка соответствует одному виду. Штриховкой обозначена зона А—В, в которую попадают виды с преобладанием робертсонских процессов в эволюции карнотиписа

Амплитуда колебаний обеих хромосомных характеристик в первой группе видов незначительна. Вторая группа (15 видов) имеет более высокие значения $2n$ (50—74) и максимальную для рода вариабельность NF (60—104) (рис. 4).

Попытка связать карнотипискую дифференцированность со структурой ареала рода не дала положительных результатов. Территории распространения видов обеих групп почти полностью совпадают. Так же не удается провести параллели между привождением

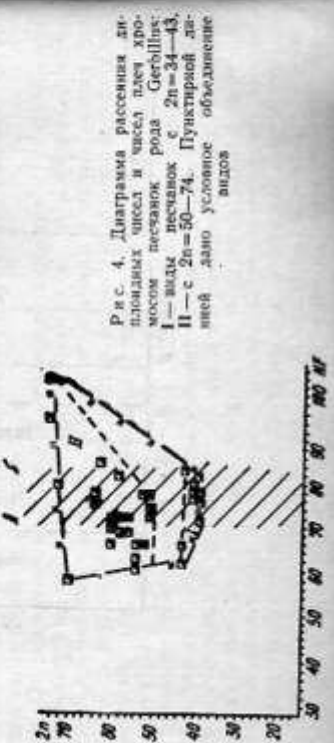


Рис. 4. Диаграмма рассеяния диплоидных чисел и чисел плеч хромосом песчанок рода Gerbillus: 1 — виды песчанок с $2n=34-43$, 2 — с $2n=50-74$. Пунктирной линией дано условное объединение видов

ные с видами *Meriones* элементы. Отсутствие сведений о дифференциальном окрашивании хромосом видов *Gerrhisiscus* делает невозможным предположение о его филогенетических связях.

Род *Taterillus*

Хромосомные числа в этом роде распределены почти равномерно в интервале значений 22—54, тогда как NF укладываются в две локальные зоны с разрывом между ними (рис. 1 В). На основании диаграмм расcеления 2n и NF можно выделить две группы видов: с низкими (I) и высокими (II) NF (рис. 6).



Рис. 6. Диаграмма расcеления диплоидных чисел и чисел плеч хромосом рода *Taterillus*: I — группа видов с низкими числами 2n и NF, II — с высокими

Ареал *Taterillus* имеет разорванную структуру, распадаясь на западно- и восточноафриканский изолированные участки [Роббинс, 1977]. Система этого рода дискуссивна. По-видимому, наиболее вероятной следует считать систему, предложенную Роббинсом [1977], который осуществил ревизию рода с привлечением детального сравнительно-морфологического анализа и кариологических данных. Он признал в составе рода 7 видов, уточнил систематическое положение каждого из них и опроверг мнение Эллермана [Ellerman, 1941] и Роуэра [Rowe, 1969] о конспецифичности западно- и восточноафриканских форм, не устанавливая, однако, дистанции между ними. Основная на кариотипических характеристиках группировка видов строго совпадает с их географической дифференциацией (I группа — западноафриканские, II — восточноафриканские).

Нам кажется, что в данном случае можно обоснованно говорить о двух дифференцированных группах видов. Внутри каждой из них в отдельности кариотипы эволюировали в основном по типу Робертсоновских (и иных) транслокаций, тогда как в эволюции между ними большую роль играли делеции-дупликации, а возможно, перичентрические инверсии.

Роды *Meriones* и *Rhombomys*

Исходя из анализа дифференциально окрашенных хромосом (рисунков G-полос) *Rh. orlatus*, мы сочли целесообразным рассмотреть его с видами *Meriones*.

Meriones — один из наиболее полно кариологически изученных полиципических родов. Из 13—15 признаваемых видов лишь для 3 кариотип неизвестен: *rex*, *arimalius*, *zagidnyi*, *M. arimalius*, по мнению И. Я. Павлинова [1979], может быть включен в состав *M. libycus* (с названием *M. egyptiorius*), а то время как его закавказской форме, в силу значительных различий по строению слухового барабана и слуховых костей, можно присвоить ранг самостоятельного вида *M. saucasius* Brandt, 1855. Не имея кариологических данных, мы не можем высказаться ни за, ни против отнесения *M. arimalius* к *M. libycus*. Что же касается видовой самостоятельности *M. i. saucasius*, то отсутствие существенных кариотипических различий между этим и среднеазиат-

ливого, поэтому в настоящей работе мы рассматриваем его в составе *M. libycus*.

Диплоидные числа внутри рода варьируют от 38—40 до 72. По частоте встречаемости каждого из значений наблюдаются некоторые преобладания 44-хромосомных видов. Заметное смещение значений NF в сторону больших чисел (70—91) указывает на значительную долю двулучных хромосом в кариотипах большинства видов *Meriones* (рис. 1 Г).

Диаграммы расcеления 2n и NF показывают, что при большем разнообразии значений 2n NF изменяется в существенно меньших пределах (рис. 7). Следует учесть, что максимальное для рода от-

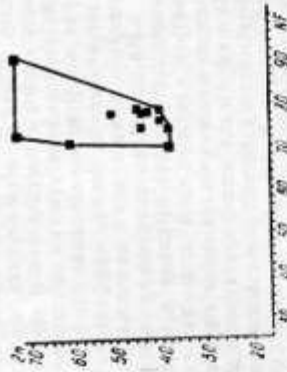


Рис. 7. Диаграмма расcеления диплоидных чисел и чисел плеч хромосом песчанок рода *Meriones*

клонение в сторону больших значений NF дает единственный вид, полиморфный по этому признаку (*M. tristrami*). В этом случае вариант NF возникает в результате присутствия-отсутствия «дополнительных», цепичком гетерохроматинных плеч аутосом [Коробичина, Коробичев, 1978]. Известные варианты кариотипа этого вида, полностью лишены двулучных аутосом [Matthey, 1957], при этом NF = 74. Если приписать в расчет кариотип, образованный одним аутохроматинным плечам, то крайние значения NF для рода могут быть еще более сближены.

Нам был проведен сравнительный анализ дифференциально окрашенных кариотипов *M. vinogradovi*, *M. persicus*, *M. tristrami*, *M. meridianus* из Закавказья, *M. tamariscinus*, *M. libycus*, *Rhombomys orlatus* из Южного Казахстана. Для G- и C-окрашивания были применены методы М. Seabright [1971] и Ф. Е. Arighi [1971]. Сведения о G- и C-исчерченности хромосом *M. unguiculatus* взяты из литературных источников [Gampel, Vistorin, 1980]. К сожалению, мы не смогли привлечь к сравнению данные о дифференциальной окраске (R-полосы) *M. stassus*, *M. tristrami*, *M. persicus*, *M. libycus* [Benazzou et al., 1982a, b], поскольку не считаем возможным достоверно сопоставить рисунки G- и R-исчерченности хромосом.

Кариотипы всех исследованных видов достаточно четко идентифицируются по парам. При C-окраске для всех видов характерно наличие небольших прическроматинных гетерохроматинных блоков и гетероморфной гетерохроматинной пары хромосом. Нам не удалось обнаружить такую же пару у *M. tristrami*, несмотря на большую выборку (более 50 особей). Однако, по свидетельству уже упоминавшихся авторов [Benazzou et al., 1982a], исследовавших лишь одну особь этого вида из Ирана (точная точка отлова не указана), такая парно реплицирующаяся пара хромосом есть и у малайзийской песчанки. У *M. meridianus* имеются четкие интеркалярные гетерохрома-

Как уже говорилось, выше, в карิโอטיפах большинства видов *Megionops* и единственного вида монотипического рода *Rhombomys* преобладают двулучечные элементы. По рисункам G-исчерченности их можно разделить на две группы. В первую из них войдут аутосомы, повторяющиеся у двух и более видов. В свою очередь, внутри этой группы можно выделить одну хромосому, неизменно присутствующую в карิโอטיפах всех 8 анализируемых видов. Для остальных аутосом первой группы отмечена разная частота встречаемости, лежащая в пределах 2—7 видов.

Вторая группа двулучечных элементов состоит из аутосом, маркируемых не более одного вида. Подлежащее большинство этих хромосом образовано различными сочетаниями сходно исчерченных плеч. Почти во всех случаях, когда наблюдается несопадение последовательности чередования и ширины G-полос, удается проследить инвертированные участки или целые плечи. Наравне с плечами метацентрических аутосом, присутствующих в перекрестках участвуют акроцентрические аутосомы, присутствуя в карิโอטיפе то в виде плеча, то в виде самостоятельной однолучечей аутосомы.

На основании изложенного мы предполагаем, что кариотип гипотетического предка *Megionops* и *Rhombomys* изначально содержал несколько пар двулучечных хромосом, часть которых наследовалась каждым из видов, отделившихся от общего филогенетического ствола. На наш взгляд, лишь при этом условии можно логично объяснить присутствие у большинства видов разных комбинаций хромосом перикентрических и независимых слияний одних и тех же акроцентрических хромосом, что, на наш взгляд, маловероятно.

Одна неизменно обнаруживаемая у всех видов хромосома тоже изначально вошла в состав предкового кариотипа и, возможно, обладая неким селективным преимуществом, наследовалась в таком состоянии всеми без исключения видами. Таким же селективным преимуществом была, по-видимому, надсесть и одна из однолучечных аутосом (самая мелкая), имеющаяся почти у всех видов всегда в акроцентрическом состоянии.

Наличие хромосом второй группы указывает на изначальное присутствие в составе кариотипа гипотетического предка и акроцентрических элементов, слияние которых в разных сочетаниях приводило к образованию неповторяющихся двулучечных хромосом. В этот процесс перекрестки вовлекались и плечи разрывающихся предковых двулучечных хромосом.

Не прибегая здесь к поларному сравнению видов по G-исчерченности их хромосом, мы предлагаем следующую схему эволюции кариотипа видов *Megionops* и *Rhombomys*.

От гипотетического предка, имевшего кариотип с подавляющим большинством двулучечных элементов, такими же по морфологии полочками хромосомами и числом хромосом, близким к минимальному для родов, в результате многочисленных перекрестков одновременно и независимо друг от друга получили начало два вида: *Rh. oripinus* (2n=40; NF=78) и *M. tamariscinus* (2n=40; NF=78). Эти виды объединяет такое множество черт кариотипического сходства, что единство их происхождения не вызывает у нас сомнения. Складываясь между собой, нежелательно большей их кариотипической близости, что заставляет нас расширять положение *M. tamariscinus* как не сколько обособленное в роде. По-видимому, почти одновременно от общего ствола отделялся также *M. persicus* (2n=40; NF=78).

Следующий этап преобразования связан с обособлением предковой формы, давшей начало двум кариотипическим весьма близким видам — *M. vinogradovi* (2n=44; NF=78) и *M. ibicus* (2n=44; NF=74/75). Эти виды могли произойти одновременно от формы кариотипически сходной с современной *M. persicus* в результате двух-трех инверсий и стольких же разрывов и последующим слиянием с другими акроцентрическими хромосомами. Мы не беремся с уверенностью судить, дал ли впоследствии *M. vinogradovi* как-то вид, но *M. ibicus* определенно не стал предшественником ни одного из современных видов. Его кариотип претерпел весьма специфическую перестройку. Перикентрическая инверсия, затрагивавшая X-хромосому, сделала ее акроцентрической. Подобную черту кариотипа не несет более ни один из современных видов *Megionops*.

Наименьшее число сходных черт со всеми остальными малохромосомными видами *Megionops* имеет кариотип *M. undulicatus* (2n=44; NF=78). Согласно предположению И. Я. Павлинова [1981], он мог произойти от видов, заселивших в свое время пустыни Турана и Казахстана, среди которых называются такие, как *M. tamariscinus*, *M. meridianus*, *M. ibicus*. Последний, как мы выяснили, не мог быть его предком. Вряд ли им могли быть и первые две в силу немногочисленности сходных характеристик их кариотипов. Скорее, в качестве своего предшественника *M. undulicatus* имел форму, кариотипически близкую *M. persicus* или *M. vinogradovi* (возможно, через посредство промежуточных, уже вымерших видов). Эта песчанка, следовательно, была либо везельцем в Центральную Азию непосредственно из периднеазиатского формообразовательного очага [Гейтнер, 1940], где обитают ее предполагаемые предшественники, либо ее распространение в прошлом охватывало и пустыни Средней Азии. В первом случае ее везение в Центральную Азию должно было происходить одновременно с предельными монотипическими рода *Brachioptes*, т. е. раньше, нежели предполагает Павлинов [1982б].

Дальнейшая эволюция кариотипов видов *Megionops* могла идти по пути множественных разрывов метацентрических хромосом с образованием акроцентрических. В группу видов, возникших таким путем, входят *M. meridianus* (2n=50; NF=78), *M. listrami* (2n=72; NF=74—91) и, возможно, *M. crassus* (2n=60; NF=72—74). Сведения о G-окраске хромосом которой отсутствуют. Кариотипы первых двух видов, представленные большими числами акроцентрических аутосом, обнаруживают значительное сходство при сравнении G-исчерченности отдельных плеч и однолучечных аутосом. Однако такой характер сходства не дает оснований предполагать существование единого ближайшего предка: каждый из них мог иметь самостоятельную историю.

Таким образом, современный уровень наших знаний о кариотипии высших песчанок не позволяет однозначно трактовать многохромосомное состояние кариотипа (с преимущественным содержанием однолучечных элементов) как архаичное для *Megionops* и *Rhombomys*. Поэтому мы не считаем возможным согласиться с мнением [Benzon et al., 1982a, b] о предковости для них подобного набора хромосом. Наши данные позволяют, скорее, считать плезиоморфным для *Megionops* и *Rhombomys* кариотип с низким числом хромосом и большой долей двулучечных элементов. Такая трактовка хромосомной эволюции *Megionops* находится в соответствии с филогенетическими представлениями некоторых исследователей. По мнению Павлинова [1980], например, ближайшим предком *Megionops* является род *Sekketamys* (по принятой в настоящей работе системе — *M. (Sekketamys) calurus*).

Сопоставляя нашу трактовку направления эволюции каротида *Mertiones* и *Rhombomys* с предложенной ранее [Benazzou et al., 1982a, b], мы попытались найти объяснение противоречивости выводов. На наш взгляд, причина заключается в следующем.

Для своих лостросный упомянутые авторы использовали два высокохромосомных вида: *M. tristrami* и *M. glassus* и три низкохромосомных: *M. persicus*, *M. libycus* и *M. undulatus*. Обозначим эти совокупности видов символами **A** и **B** соответственно. Наши данные добавили к **A** один вид — *M. meridianus*, к **B** — два вида *Mertiones* (*vinogradovi*, *tamariscinus*) и один вид близкого к *Mertiones* рода *Rhombomys* (*orpinus*).

Сравнение видов совокупностей **A** и **B** по отдельным плечам показывает высокую степень их сходства, и если учитывать только этот параметр, то преобразования с равным успехом могли идти как по пути слияния плеч, так и по пути разрыва двулучных элементов.

По-иному сложится ситуация, если при сопоставлении видов рассматривать группу сходных двулучных хромосом. Как было сказано выше, из 6 видов совокупности **B** минимальным числом сходных черт обладает *M. undulatus*, поэтому его исключим пока из рассмотрения. В таком случае сходство карнитических черт оставшихся двух из трех изученных этими авторами видов можно было бы объяснить параллельным сходством либо происхождением этих видов от единого предка. Допустить же возможность подобного наследия об одновременном разрыве возникновении всех 5 видов от общего предка идет вразрез с данными эволюционной морфологии [Павлинов, 1982а, б]. Большая общность карнитических характеристик двух именно низкохромосомных видов, принадлежащих разным близким родам, лишь раз подтверждает нашу точку зрения.

Названная карнитическая ортослектей [White, 1975] склонность лишь к определенному типу перестроек, играющему ведущую роль в эволюции, известна для многих групп. Для одних это — надр. [1977]; *Peromyscus* [Patak et al., 1973]; *Onychomys* [Baker et al., 1970]; *Rattus* [Yosida, Sagai, 1972], для третьих — инверсии [Feldjé [Perrótez, 1973]; *Uromys*/*Melomys* [Baverstock, 1977]; *Batomys*, *Neotomodon* [Vates et al., 1979], а для четвертых — сочетание разных типов [Thomomys] [Patton et al., 1982]; *Mesocricetus* [Popescu, Dipaolo, 1980]; *Primates* [Dutrillaux et al., 1982]. Песчанок, по-видимому, следует отнести к последним. Мнение о собственном им разнообразии типов хромосомных изменений, высказанное нами на основе сопоставления диаграмм расщепления 2n и NF (рис. 3), подтверждается и анализом дифференциально окрашенных хромосом (R-белки) нескольких видов разных родов [Benazzou et al., 1982b].

Однако эволюционные пути каждого из родов своеобразны, в них заметна ведущая роль определенных типов перестроек. Представляет-ся возможным предположить следующую группировку карнитических родов, основанную на принципе сходства путей их карнитической эволюции: 1 — *Tatera* s. str., *Gerbilliscus*, *Taterillus*; 2 — *Gerbillus*; 3 — *Mertiones*.

Из монотипических родов к группе «*Tatera*» мы отнесли бы *Ammodillus* согласно его хромосомной характеристике и вероятному сходству пути преобразования каротида. Между

самостоятельным), *Psammomys* и *Rhombomys* следует рассматривать в составе группы «*Mertiones*», признав первый из них предковым для всей группы родов. *Desmodillus*, по-видимому, с равновероятной степенью может быть в составе как первой, так и второй групп.

Дистанция, разделяющие названные группы, не равнозначна. Несмотря на то что от родов группы «*Tatera*» *Gerbillus* отличает заметное возрастание у него доли робертсоновских транслокаций в общей сумме перестроек, он все же тяготеет больше к этой группе, нежели к «*Mertiones*». Обособленное положение последней позволяет провести между ней и остальными группами дополнительную границу, которая, как оказалось, совпадает с делением песчанок на низких и высоких. Принципиальное различие путей карнитической эволюции высших и низших песчанок, видимо, подтверждает мнение о существенно раннем их разделении [Павлинов, 1982а, б].

Половые хромосомы

Мы не касаемся в настоящей работе эволюции половых хромосом по двум причинам: во-первых, объем накопленных знаний мы не находим достаточным для серьезных выводов и, во-вторых, эти вопросы заслуживают самостоятельного обсуждения. Однако считаем необходимым упомянуть малочисленные, но важные сведения о половых хромосомах песчанок, почерпнутые из литературных источников.

У некоторых видов песчанок описано сравнительно редко встречающееся явление — множественные половые хромосомы (см. табл. 2). Выказывалось предположение, что образование комплекса Y₁, Y₂ у *Taterillus gretensis* и *Tat. rugatus* является результатом X-аутосомной транслокации [Matthew, Jøitland, 1972], а у *Gerbillus gerbillus* — фрагментации Y-хромосомы [Matthew, 1953, 1954, b]. Данные дифференциального окрашивания хромосомы 11 видов песчанок из разных родов подтвердили такую точку зрения [Viegas-Requignot et al., 1982] и, кроме того, позволили установить множественные межвидовые изменения X-хромосомы в результате инверсий, аутосомных транслокаций, приобретения гетерохроматина и, возможно, инактивации центромер (приводящей к псевдоцентрической или полицентрической хромосоме).

Внутривидовой хромосомный полиморфизм

Внутривидовая вариабельность каротида — довольно распространенное явление в подсемействе песчанок. Вывод о высокой внутривидовой стабильности их каротида [Коробичина, 1975], основанный на малочисленных в прошлом предварительных данных, следует признать ошибочным. Массовость внутривидового хромосомного полиморфизма и разнообразие его типов у песчанок в совокупности с систематическим разнообразием этой сравнительно молодой группы является, видимо, свидетельством ее нынешнего расцвета.

Суммируя все случаи полиморфизма, мы отнесли к числу сомнительных ту вариабельность чисел плеч, которая следовала из сопоставлений результатов исследований, предпринятых различными авторами. Допуская возможность различий в интерпретации морфологии хромосом типа ST, мы не включили такие виды в число истинно полиморфных. Даже при этом условии около трети изученных видов отличаются нестабильностью каротида. Вместо уменьшения процента полиморфных видов от низких песчанок (35—38%) к высоким (28%). Так же неравнозначна и степень насыщенности отдельных родов полиморфными видами. Она достигает максимума у *Gerbillus* (42—44%), уменьшаясь до 33% у *Mertiones*. Для видов монотипиче-

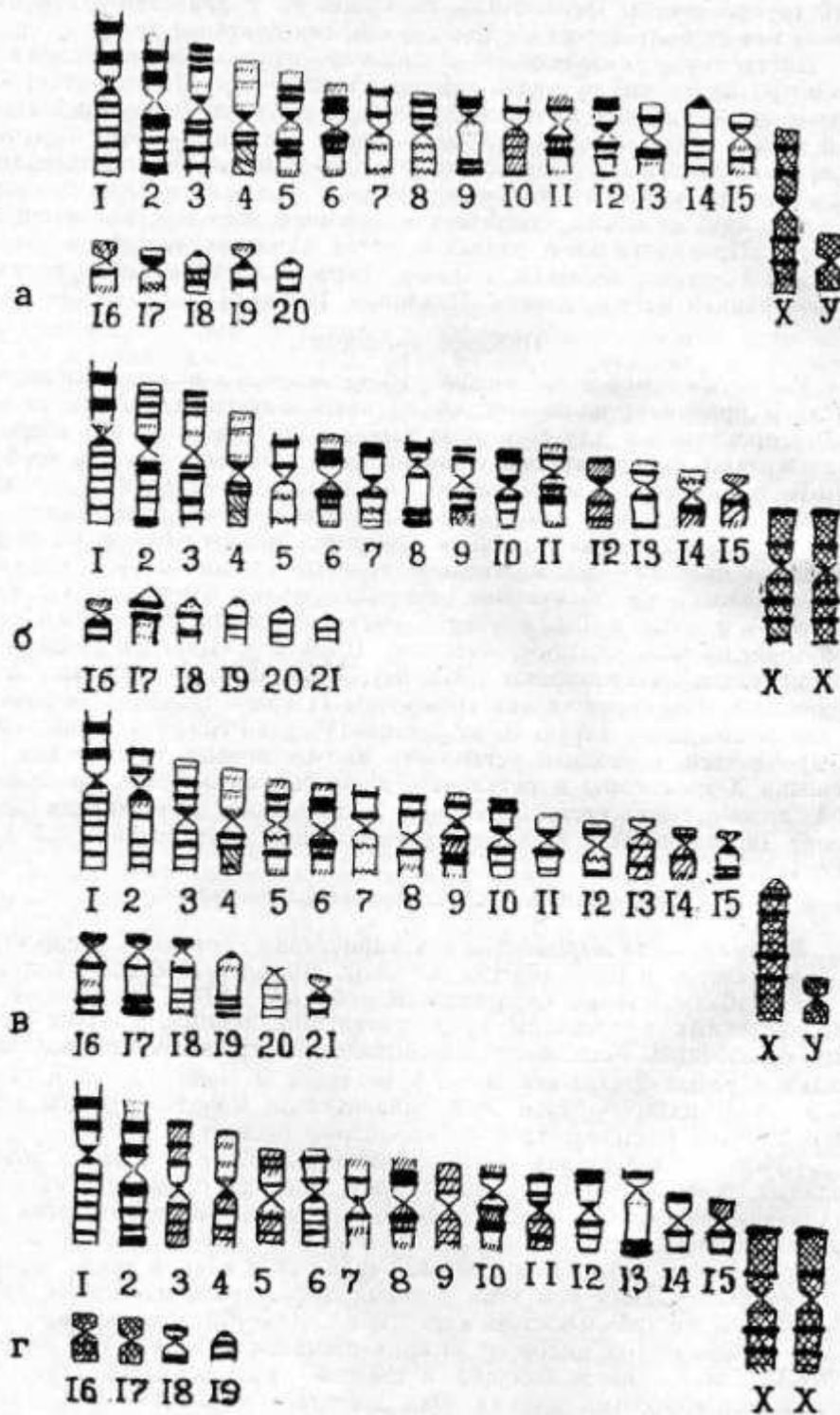
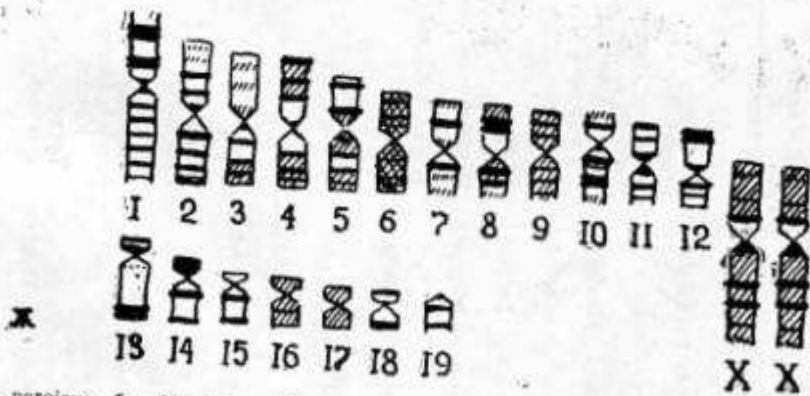
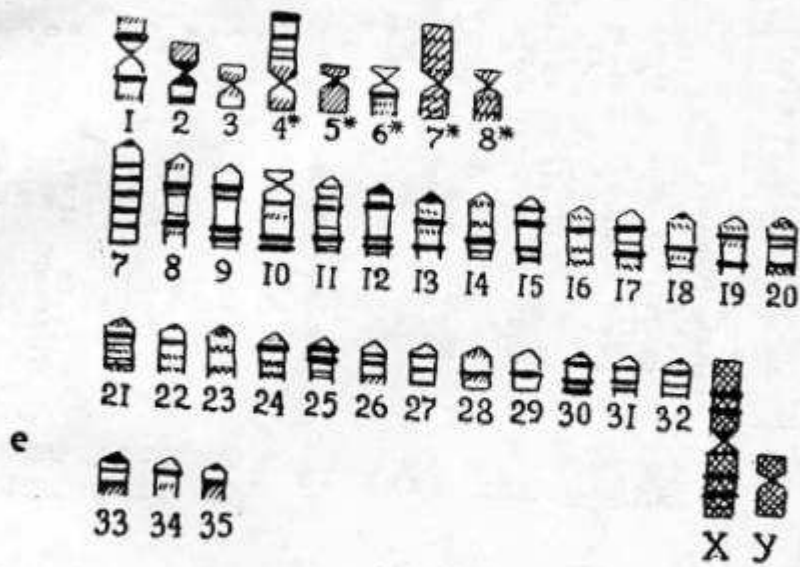
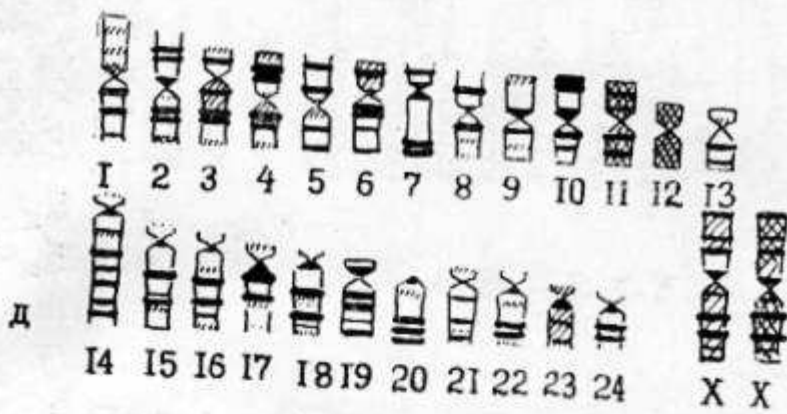


Рис. 8. Схема дифференциально окрашенных хромосом песчанок рода *Meriones*: *ridianus*, б — *M. tristrami* (звездочкой обозначены метацентрические хромосомы, об-



— *M. persicus*, б — *M. vinogradovi*, в — *M. lilybus*, г — *M. tamariscinus*, д — *M. me-*
дованные при помощи гетерохроматиновых блоков), ж — Rh. optimus

Вид	Локалитет	2n	NF	M+SM	A+ST	X	Y	Автор
G. campestris Levaillant, 1857	Аджар	56	?	?	?	SM	SM	Matthey, 1953
	Ермет	56	69-71	13-15	41-43	?	?	Wassif et al., 1969
G. nanus Blanford, 1875	Тывис	56	(68)72*	16	40	SM	SM	Jordan et al., 1974
	Марокко	56-58	68	9-10	44-48	SM	A	Lay et al., 1975
G. karamanlis Lataste, 1881	Иран, Лакстан, Марокко	52	62	(9)10*	42	SM	SM	Lay et al., 1975
	Израиль	52	62-66	(10-14)	(36-40)	?	?	Wahrman, Zahavi, 1955
G. dasyurus Wagner, 1842	Тывис	52	(58)61*	9	43	M	A	Jordan et al., 1974
	Аджар	54	?	?	?	SM	SM	Matthey, 1954a
G. amoenus Winton, 1902	Израиль	60	66-68	6-8	52-54	?	?	Wahrman, Zahavi, 1955
	Ермет	60	69-70	9-10	50-51	?	?	Wassif et al., 1969
G. pusillus Peters, 1878	Израиль (Сараф)	60	68	8	52	M	?	Lay, Nadler, 1975
	Ермет	52	61-62	9-10	42-43	?	?	Wassif et al., 1969
G. gerbilus (Olivier, 1801)	Коман	34	♀64, ♂65	?	?	A	M	Capanna, Merani, 1981
	Ермет	60	(68-69)	8-10	52-50	?	?	Wassif et al., 1969
G. paebe Smith, 1836	?	36	?	?	?	?	?	Matthey, 1959
	Аджар	42 43	?	?	?	?	Y, Y ₂	Matthey, 1954b
G. allenbyi Thomas, 1918	Израиль	42 43	81-83	38-40	?	?	?	Wahrman, Zahavi, 1955
	Ермет	42 43	79-81	39-42	0-3	SM	M, SM	Wassif et al., 1969
G. aureus Setzer, 1956	Марокко	42 43	76-78	(32)34-35*	8	SM	M, SM	Lay et al., 1975
	Синай, Марокко, Ермет	42 43	76-78	32	8	SM	?	?
G. allenbyi Thomas, 1918	Тывис	42 43	(74)78-80*	34 35	8	SM	SM, SM	Lay, Nadler, 1975
	Израиль	40 43	80	(38)40*	0	SM	M, M	Jordan et al., 1974
G. aureus Setzer, 1956	Тывис	74	(92-100)	(20-28)	(52-14)	SM	SM	Wahrman, Zahavi, 1955
	?	?	♀96-104* 22-30* ♂601-96 21-29*	?	52-14* 53-45*	SM	A	Lay et al., 1975 Jordan et al., 1974

G. perpalidus	Setser,	Ermer	40	76	34	4	SM	M	Lay et al., 1975
G. 1959		Mapokko	72	80	(6)8*	64	SM	M	Lay, 1975
G. hoogstraali sp. nov.		Ermer	40	80	(38)40*	—	SM	M?	Wassif et al., 1969
G. andersoni de Winton, 1902		Mapokko	40	80	(38)40*	—	SM	M	Lay et al., 1975
G. occidentalis sp. nov.		Совани	40	76	—	48	SM	M	Lay, 1975
G. dunnii Thomas, 1904		Павектан	74	100	24	—	SM	M	Capana, Meranti, 1981
G. gleadowi Murray, 1886		Ипан	50	76-77	22	28-29	SM	M, Y ₁ , Y ₂	Lay, Nadler, 1975
G. cheestmani Thomas, 1919		Кувелт	38	74	(34)36*	2	M	SM	Bard, Asket, 1980
G. pyramidum pyramidum Geoffroy, 1825		Ermer	38	71-76	33-38	5-0	SM	SM	Lay et al., 1975
(G. pyramidum Geoffroy, 1825)		?	38	76	38	0	SM	M	Wassif et al., 1969
G. p. tarabuli Thomas, 1902		Mapokko	40	78	(36)38*	2	SM	M	Lay et al., 1975
(G. pyramidum Geoffroy, 1825)		Аажуп	40	78	?	2	SM	M	Matthey, 1952
		Тыне	41	78	?	2	SM	M	Wahrman, Zahavi, 1955
		Централ	40	(74)78*	38	2	M	M	Jordan et al., 1974
		Напакань (Тель-Авив)	40	78	38	2	M	M	Hubert, Bohne, 1978
** G. pyramidum Geoffroy, 1825		Напакань (Тель-Авив), сев. парк	52	74-76	22-24	30-28	?	M	Wahrman, Zahavi, 1955
		Напакань (И. реэ)	66	74-78	8-12	54-58	?	?	?
G. floweri Thomas, 1919		Ипан, сев. парк	64-66	75-77	12-10-11	52-56-55	SM	M	Wahrman, Gourévitz, 1973
G. sp? aff. floweri Thomas, 1919		Ипан, сев. парк	50-52	76	20-24	24-28	SM	M	?
Гарбидан зона между юж. и сев. парками 2н = 51, 52, 53, 54, 55, 56, 59, 61		Mapokko	58	(76)82*	(22)24*	34	M	M	Lay et al., 1975
G. hesperinus Cabrera, 1906		?	58	(76)82*	(16)24*	(40)34*	M	?	Berazzou, Genest-Villard, 1980
G. pulvinatus Rhoads, 1896		Эрмер	62	84	22	40	M	SM	Hubert, 1978
G. hanleyi de Winton, 1903		Ermer	52	63-65	11-13	39-41	?	A	Wassif et al., 1969
		Mapokko	52	62-61	(8)	42*	SM	?	Lay et al., 1975
		Ипан	38	76	9*	43*	SM	M	Lay, Nadler, 1975
G. aguilus Schilker et Setzer, 1973		Ипан	38	76	(36)38*	0	SM	M	Lay, Nadler, 1975

Вид	Локалитет	2n	NF	M+SM	A+ST	X	Y	Автор
<i>T. indica indica</i> Hardwick, 1807	?	72	Tatera Latasle, 1882 (80)	?	?	?	?	Matthey, 1953
<i>T. ind. cuvieri</i> Waterhouse, 1838	Индия	68 68	(80) 80*	?	?	SM M	A	Rao et al., 1968 Yosida, 1981b
<i>T. ind. ceylonica</i> Wroughton, 1906	?	72	♂ (82)85* ?	(16)17* ?	?	M	A	Sachs, 1952
<i>T. robusta</i> Cretzschmar, 1926	Верхняя Вольта	46	68	22	24	SM	SM	Matthey, Petter, 1970
<i>T. nigricauda bodessaе</i> Frick, 1914	»	40	70	30	10	SM	SM	Matthey, 1969
<i>T. guineae</i> Thomas, 1910	»	50	68	16-17	32-33	M	A	Matthey, Petter, 1970
<i>T. valida</i> Bocage, 1890	Сенегал	52	68	16	36	SM	?	Matthey, 1969
<i>T. nigrita</i> Wroughton, 1906	Центральная-африканская Республика	48	64-66	16-18	30-32	SM	M	Matthey, Petter, 1970
<i>T. cf. nigrita</i> Wroughton, 1906	Беквао, Чад Мондо, Чад	49 50 50	68 71 68	19 21 18	30 29 32	A A M	M M	Tranier, 1974a » »
<i>T. sp. nov.</i>	Нигер	48 48	64 64	16 16	30 32	M A	M	» »
<i>T. brantsi draco</i> Wroughton, 1906	?	18 19 19	32-34 31-33 70-76	4 14-15 ?	4-5 ?	M-SM M-SM ?	Y ₁ Y ₂ M, SM	Tranier, 1974b » Matthey, 1954a
<i>T. afra</i> Gray, 1830	?	44	70-76	?	?	?	?	»
<i>T. schinzi</i> Noack, 1889	?	42	72	?	?	?	?	»
<i>T. kempi</i> Wroughton, 1906	Центральная-африканская Республика	36	66	30	6	SM	SM	Matthey, Petter, 1970
<i>T. hopkinsoni</i> Thomas, 1911	Верхняя Вольта	48	(64)64-66*	16-18*	30-32*	A	A?	»
<i>T. gambiana</i> Thomas, 1910	Сенегал	52	?	?	?	?	?	Hubert et al., 1973

Tat. gracilis Thomas, 1892	Верхняя Вольта	♀ 36 36 ♂ 36 37	46 (46-48)50*	10 12-13	26 24	M M	S.M. M S.M. S.M	Matthey, Pettler, 1970 Matthey, Jotterand, 1972
Tat. pygargus Cuvier, 1838	Сенегал	♀ 36 ? ♂ 36 ?	48 48	? 12	? 24	? S.M	? ?	Benazzou et al., 1982b Роббинс, 1977
(Tat. gracilis, Thomas, 1892)	Сомали	♀ 22 23 ♂ 22 23	? 43-46	? 19-23	? 0-3	? S.M	? M, S.M	Matthey, 1969 Matthey, Jotterand, 1972
Tat. jacustris Thom. et Wroughton, 1907	Камерун	28	48	20	8	M	M	Tranier et al., 1973
Tat. songicus Thomas, 1915	Центральноафриканская Республика	54	68	14	40	S.M	?	Matthey, Pettler, 1970
Tat. harringtoni Thomas, 1906	Чад	54	70	16	38	S.M	S.M	Tranier et al., 1973 Роббинс, 1977
(Tat. emini Thomas, 1892)	Сомали, Эфиопия Центральноафриканская Республика Кения	44 30	(62)66* (36)	? ?	? ?	? M	S.M ?	Robbins, 1973 Роббинс, 1977
Tat. arenarius Robbins, 1977	Мавритания	30	40	10	20	S.M	S.M	Matthey, 1969
Tat. nigeriae Thomas, 1911								
D. auricularis Smith, 1834	?	52	70	? Desmodillus Thomas et Schwann, 1904	? ?	M	M	Matthey, 1954a
A. imbellis de Winton, 1898	Сомали	18	34	16 Ammodillus Thomas, 1904	2	?	?	Capanna, Merani, 1981
P. duprasi	?	54	? Pachyuromys Lataste, 1880	? Meriones Illiger, 1811	? 6-2	? ?	?	Matthey, 1954c Wahrman, Zahavi, 1955
M. calurus Thomas, 1892	?	38	70-74	32-36	6-2	?	?	

Вид	Локалитет	2п	NF	M+SM	A+ST	X	Y	Автор
<i>M. persicus</i> Blandford, 1875	? Закавказье	42	74	32	10	?	?	Matthey, 1953, 1957
		42	78	36	6	SM, M	SM	Воронцов, Коробитина, 1969
<i>M. hirtinae</i> Jerdon, 1867	Иран	42	78	36	6	SM	?	Belazzou et al., 1982a
	Восточный Пакистан	40	(76)78*	(36)38*	2	SM	SM	Nadler, Lay, 1967
<i>M. vinogradovi</i> Heptner, 1931	? Закавказье	44	74	30	14	?	?	Matthey, 1954a
		44	78	34	10	?	?	Nadler, Lay, 1967
		44	78	34	10	SM	M	Воронцов, Коробитина, 1969
<i>M. ismeriscinus</i> Pallas, 1773	Астраханская обл.	40	78	38	2	SM—M	M	
<i>M. tristrami</i> Thomas, 1892 =	? Закавказье	72	74	2	70	?	?	Matthey, 1956a, б, 1957
		72	80—90	8—18	54—64	M—SM	ST	Воронцов, Коробитина, 1969
<i>M. blackleri</i> Thomas, 1903	>	72	80—91	8—19	54—64	M—SM	ST	Korobitsina, Koroblev, 1980
<i>M. unguiculatus</i> Milne-Edwards, 1867	Иран	72	78	6	66	M—SM	ST	Heermann, 1973
		72	82*	(10)	(62)	M	?	Belazzou et al., 1982a
		44	?	?	?	SM	A	Awa et al., 1959
<i>M. u. unguiculatus</i> M.-Edw., 1867	Восточное Забайкалье	44	78	34	10	SM	ST	Nadler, Lay, 1967
		44	78	34	10	SM	SM	Воронцов, Коробитина, 1969
<i>M. u. kozlovi</i> Satunin, 1903	Тува	44	78	34	10	SM	SM	
<i>M. meridianus</i> Pallas, 1773	Иран	50	78	28	22	SM	SM	Nadler et al., 1969
<i>M. m. nogaiorum</i> Heptner, 1927	Калмыкия	50	♀ 78	28	22	SM	—	Воронцов, Коробитина, 1969
		50	♂ 77	27	23	SM	A	
		50	78	28	22	SM	SM	
<i>M. m. heptneri</i> Kuznetsov, 1944	Волго-Уральское междуречье	50	78	28	22	SM	SM	
	Кара-Кумы	50	78	28	22	SM	SM	
	Кызыл-Кумы	50	78	28	22	SM	SM	
	Муыл-Кумы	50	78	28	22	SM	SM	

№	М.	Авторы	Локация	Число	Морфология	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства	Свойства
10	M.	m. dahl	Schidlovsky, 1962	Закавказье	50	78	28	22	SM	SM										
482	M.	m. zhilkovi	Heptner, 1933	Ферганская долина	50	78	28	22	SM	SM										
	M.	shaw	Duvernoy, 1842	Ернет	44	74	30	14	?	?										
	M.	lybicus	Lichtenstein, 1823	Иран	44	74	30	14	?	?										
	(M.)	erythrorurus	Gray, 1842	Кара-Кумы	44	74	30/31	14/3	A	M										
	(M.)	er. eversmanni	Bogdanov, 1873	Кзыл-Кумы	44	74/75	30/31	14/3	A	M										
	(M.)	er. oxianus	Heptner, 1933	Заканкале	44	74/75	30/31	14/3	A	M										
	(M.)	er. caucasicus	Brandt, 1855	Южное Прибалхашье	44	74/75	30/31	14/3	A	M										
	(M.)	er. ssp.?		Ернет	60	74	14	46	SM	SM										
	M.	crassus	Sundevall, 1842	Мадокко	60	74	14	46	SM	SM										
	M.	sacramenti	Thomas, 1922		46	?	?	?	?	?										
	P.	obesus	Cretzschmar, 1828		48	?	?	?	?	?										
					48	74	26	22	M	M										
					48	78	30	18	M	M										
	Rh.	optimus	Wagner, 1841	Кара-Кумы	40	80	?	?	?	?										
				Кзыл-Кумы	40	78	38	2	SM	M										
				Прибалхашье	40	78	38	2	SM	M										

* — подсчитано нами по карнограммам, ** — формы несложной видовой принадлежности.
 П — метанит, Зп — диплоидное число хромосом, NF — число плеч хромосом, М — метацентрические, SM — субметацентрические, А — акроцентрические, ST — субтелоцентрические хромосомы.

с периферическими частями родовых ареалов оказалась безуспешной. Для *Meriones*, в частности, установлено, что такие виды локализованы в центральной части ареала. А у *Gerbillus* краевые части ареала заселены полиморфными и мономорфными видами в равной степени (Северная Африка, Синай, Израиль, Кувейт, Иран, Пакистан — см. табл. 2).

На наш взгляд, представляет интерес сопоставление характерных для песчанок типов хромосомного полиморфизма (табл. 3). Из всех известных для млекопитающих вариантов хромосомной изменчивости лишь один — варибельность добавочных хромосом — не обнаружен у этих грызунов. Мы не учитываем парацентрические инверсии, регистрация которых без G-окраски невозможна. Для видов *Meriones*, проанализированных с использованием этого метода, полиморфизма по парацентрическим инверсиям не отмечено. Из общего списка родов заметно выделяются два: *Gerbillus*, полиморфные виды которого имеют все типы полиморфизма, включая множественный, и *Meriones*, в котором преобладают виды с варибельностью NF, вызванной появлением или потерей гетерохроматиновых плеч. В этом роде совсем нет видов, полиморфизм которых заключался бы в изменении 2n. Для одного вида этого же рода (*M. tristrami*) описан внутритканевый мозаицизм, обусловленный присутствием — отсутствием «добавочных» гетерохроматиновых плеч [Korobitsyna, Koroblev, 1980]. По всей вероятности эту же природу имеет мозаицизм *Taterillus pygargus* [Matthey, Jotterand, 1972].

Далеко не равнозначна для всех видов степень варибельности хромосомных характеристик. Для одних она ограничивается лишь изменением морфологии Y-хромосомы, и дифференцирующее значение полиморфизма вряд ли велико. Для других это комплекс изменений многих параметров, и такие примеры, видимо, свидетельствуют о далеко зашедшей дифференциации (*G. pygmidum*, *G. floweri*, *G. sp?* aff. *floweri*, *T. nigrita*, *T. cf. nigrita*).

Как видно из приведенных в табл. 3 данных, ведущую роль в создании обширного внутривидового полиморфизма в подсемействе следует признать за варибельностью чисел плеч. Несомненно меньший процент приходится на перестройки робертсоновского типа. Примечательно, что значительно чаще, чем у других, изменчивость чисел плеч появляется у видов, содержащих много акроцентрических хромосом. Мы затрудняемся пока с уверенностью интерпретировать это обстоятельство. Однако решимся предположить, что оно, возможно, является дополнительным подтверждением предложенного взгляда на направленность эволюции кариотипа песчанок по пути диссоциации двуплечих элементов. Накопление у особей конкретного вида факторов, создающих предпосылку к внутривидовой кариотипической изменчивости, при условии «запрета» на слияния акроцентрических хромосом, вероятно, может вызвать варибельность гетерохроматинового материала за счет его дупликации на исходно акроцентрических хромосомах. Последующее изменение локализации этого дополнительного гетерохроматина должно привести к полиморфизму NF при стабильном 2n.

Высокая частота встречаемости у песчанок подобного полиморфизма может быть отражением либо склонности их хромосом к перичентрическим инверсиям, либо, что более вероятно, высокого содержания в их геноме гетерохроматина, способного легко менять свою локализацию, подвергаться делециям или дупликациям. Однако независимо от трактовки природы этого полиморфизма можно предположительно говорить о ведущей роли накоплений — потерь гетерохроматина или перичентрических инверсий в эволюции кариотипа песчанок, по крайней мере, на современном ее этапе.

Вид	Варибельность, NF, перцентр. инверсии или вариации добавочных гетерохр. плеч	Полиморфизм robertsonовского типа	Внутрикандемный мутационизм	Полиморфизм половых хромосом	Множественный полиморфизм	Сомнительный полиморфизм
Gerbillus						
<i>G. campestris</i>	+	+			+	
<i>G. nanus</i>	+					
<i>G. dasyurus</i>	+					
<i>G. amoenus</i>	+ ²					
<i>G. gerbillus</i>	+				+	
<i>G. cheesmani</i>	+					
<i>G. pyramidum</i>	+ ¹	+			+	
<i>G. sp. aff. floweri</i>		+				
<i>G. floweri</i>	+	+				
<i>G. simoni</i>	+					
<i>G. hanleyi</i>						+
<i>G. aureus</i>	+					
Tatera						
<i>T. indica</i>	+ ¹					
<i>T. nigrita</i>	+					
<i>T. sp. nov.</i>				+		
<i>T. cf. nigrita</i>	+	+		+		
<i>T. brantsi</i>						+
<i>T. afra</i>						+
<i>T. hopkinsoni</i>	+					
Taterillus						
<i>Tat. gracilis</i>	+	+				
<i>Tat. pygargus</i>	+		+			
<i>Tat. conglucus</i>						+
<i>Tat. harringtoni</i>						+
Meriones						
<i>M. calurus</i>	+					
<i>M. persicus</i>						+
<i>M. vinogradovi</i>						+
<i>M. tristrami</i>	+		+			+
<i>M. unguiculatus</i>						+
<i>M. meridianus</i>	+			+		+
<i>M. shawi</i>						+
<i>M. crassus</i>	+					+
Psammomys						
<i>P. obesus</i>						+
Rhombomys						
<i>Rh. opimus</i>						+

Примечание. ¹ — характер различий, возможно, не в полиморфизме, а в видовой самостоятельности подвидов; ² — варибельность может объясняться не полиморфизмом аутосом, а акроцентрической морфологией одной из половых хромосом; ³ — возможен «кажущийся» полиморфизм за счет различий морфологии хромосом.

Заключение

Наши построения не отрицают возможности преобразования кариотипа песчанок путем разнонаправленной радиальной эволюции от некоего среднего модального числа. Однако широкий спектр чисел хромосом и их плеч, крайне разнохарактерное сочетание типов хро-

мосомных перестроек, определяющих своеобразие эволюционных путей каждого рода, множество полиморфных видов и вариантов полиморфизма говорит о столь сложных и неоднозначных преобразованиях, сопровождавших эволюцию кариотила песчанок, что попытка канонизировать этот путь, на наш взгляд, оказывается несостоятельной. Можно с уверенностью говорить лишь об одном роде, эволюционный путь которого отличался относительно выраженной направленностью, — *Meriones*. Но даже здесь на преобладающий фон хромосомных диссоциаций насаивались прочие перестройки.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А. К. Грызуны неоген-плейстоцена Северной Евразии. — В кн.: Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1981, с. 3—7. (Тр. Всесоюз. совещ.).
- Анбиндер Е. М. Кариология и эволюция ластоногих. М.: Наука, 1980. 150 с.
- Воронцов Н. Н. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1958, т. 63, вып. 2, с. 5—36.
- Воронцов Н. Н. Эволюция кариотида. — В кн.: Руководство по цитологии. М.: Л.: Наука, 1966, т. 2, с. 359—389.
- Воронцов Н. Н., Коробицына К. В. Сравнительная кариология высших песчанок (*Meriones*, *Rhombopus*, *Gerbillinae*, *Rodentia*). — В кн.: Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Новосибирск, 1969, с. 111—116.
- Гентнер В. Г. Фауна песчанок Ирана и зоогеографические особенности малоазиатско-ирано-афганских стран. — Нов. мем. МОИП, 1940, с. 1—72.
- 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., Терновский Д. В., Исаенко А. А., Раджабли С. И. Структурный гетерохроматин и количество ДНК в группе видов кунцеобразных. — Генетика, 1977, т. 13, № 12, с. 2123—2128.
- Громов И. М., Гуреев А. А. Отряд грызунов. — В кн.: Основы палеонтологии. Ч. 1. Млекопитающие. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 159—161.
- Коробицына К. В. Сравнительная кариология песчанок: Автореф. дис., канд. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1975, 25 с.
- Коробицына К. В., Кораблев В. П. Изучение внутривидового аутосомного полиморфизма малоазиатской песчанки (*Meriones tristrami*). — В кн.: Научные труды XIV Международного генетического конгресса. М., 1978, ч. 1, с. 262.
- Павлинов И. Я. Строение и таксономическое значение слуховых костей у песчанок рода *Meriones* (*Rodentia* *Cricetidae*). — Зоол. ж., 1979, т. 58, № 11, с. 1703—1712.
- Павлинов И. Я. Эволюция и таксономическое значение строения костного среднего уха в подсемействе песчанок *Gerbillinae* (*Rodentia*, *Cricetidae*). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980, т. 85, в. 4, с. 20—33.
- Павлинов И. Я. Проблемы происхождения, филогении и систематики *Gerbillinae*. — В кн.: Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1981, с. 7—14. (Тр. Всесоюз. совещ.).
- Павлинов И. Я. Филогения и надвидовая классификация подсемейства песчанок (*Gerbillinae*). — Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1982а, с. 3—25.
- Павлинов И. Я. Филогения и классификация подсемейства песчанок *Gerbillinae*. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982б, т. 87, вып. 2, с. 19—31.
- Раджабли С. И., Графодатский А. С. Эволюция кариотида млекопитающих. — В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотида. Новосибирск: Наука, 1977, с. 231—248.
- Роббинс К. Б. Обзор систематики африканских песчанок (*Taterillus*, *Rodentia*, *Cricetidae*). — В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 178—194.
- Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. Отряды зайцеобразных, грызунов. М.: Высш. школа, 1977, с. 3—494.
- Arrighi F. E., Hsu T. C. Localization of heterochromatin in human chromosomes. — *Cytogenetics*, 1971, v. 10, p. 81—86.
- Awa A., Sasaki M., Takayama D. An in vitro study of the somatic chromosomes in several mammals. — *Jap. J. Zool.*, 1959, v. 12, p. 257—265.
- Bard F. M., Asker R. L. Prevalence of non-Robertsonian polymorphism in the *Gerbillus cheesmani* from Kuwait. — *Genetica (Ned)*, 1980, v. 52—53, p. 17—22.
- Baker R. J., Barnett R. K. Karyotypic orthoselection for additions of heterochromatic short arms in grasshopper mice (*Onychomys*; *Cricetidae*). — *Southwest. Natur.*, 1981, v. 26, N 2, p. 125—131.
- Baverstock P. R., Watts C. H. S., Hogarth J. T. Chromosome evolution in Australian rodents. I. The pseudomyinae, the hydromyinae, and the *Uromys*/*Melomys* group. — *Chromosoma*, 1977, v. 61, N 2, p. 95—125.

- Benazzou T., Genest-Villard H.** Une nouvelle espèce de gerbille au Maroc: *Gerbillus hesperinus* Cabrera, 1906 (Rongeurs, Gerbillides).—*Mammalia*, 1980, v. 44, N 3, p. 410—412.
- Benazzou T., Viegas-Pequignot E., Petter F., Dutrillaux B.** Phylogénie chromosomique de quatre espèces de *Meriones* (Rongeur, Gerbillidae).—*Annales de Génétique*, 1982a, v. 25, N 1, p. 19—24.
- Benazzou T., Viegas-Pequignot, Petter F., Dutrillaux B.** Phylogénie chromosomique des Gerbillidae. II. Etude de six *Meriones* de *Taterillus gracilis* et de *Gerbillus tytonis*.—*Ibid.*, 1982b, v. 25, N 4, p. 212—217.
- Biandi N. O., Merani S., Larramendy M., Lizarralde M., Oliteira D.** Cytogenetics of South American Akodon rodents (Cricetidae) V. Segregation of chromosome N 1 polymorphism in *Akodon molinae*.—*Experientia*, 1979, v. 35, N 4, p. 1438—1439.
- Bogard J. P., Tandy M.** Chromosome lineages in African Ranoid frogs. —*Monit. zool. ital.*, 1981, N 15, p. 55—91.
- Capanna E., Merani M. S.** Karyotypes of Somalian rodent populations. 2. The chromosomes of *Gerbillus dunnii* (Thomas, 1904), *Gerbillus pusillus* Peters, 1878 and *Ammodillus imbellis* (De Winton, 1898) (Cricetidae, Gerbillinae).—*Ibid.*, 1981, v. 14, p. 227—240.
- Cohen M. M., Claudia H., Nadler C. F., Lay D. M.** Random X-chromosome Inactivation in Interspecific Hybrids of *M. libycus* (♂) × *M. shawi* (♀) (Rodentia: Gerbillinae).—*Experientia*, 1971, v. 27, p. 1084—1086.
- Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution/Ed. A. B. Chiarelli, E. Capanna. London; New York: Academic Press, 1973. 783 p.
- Dutrillaux B., Couturier J., Viegas-Pequignot E., Muleris M.** Evolution chromosomique chez les mammifères.—*Biol. Cell.*, 1982, v. 45, N 3, p. 351.
- Ellerman J. R.** The families and genera of living rodents. London: British Museum (Natur. Hist.), 1941, v. 2. 690 p.
- Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S.** Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. London, 1951. 810 p.
- Fredga K., Bergstrom U.** Chromosome polymorphism in the root vole (*Microtus oeconomus*).—*Hereditas*, 1970, v. 66, p. 145—152.
- Gamperl R., Vistorin G.** Comparative study of G and C banded chromosomes of *Gerbillus campestris* and *Meriones unguiculatus* (Rodentia, Gerbillinae).—*Genetica (Ned.)*, 1980, v. 52—53, p. 93—97.
- Hansen S. A.** A case of centric fusion in man. —*Human genetic*, 1975, v. 26, p. 257—259.
- Hermann B.** Données nouvelles sur l'assortiment chromosomique de *Meriones tristrami* Thomas (Rodentia, Gerbillinae).—*Genetica (Ned.)*, 1973, v. 44, N 4, p. 579—587.
- Hsu T. C., Benirschke K.** Atlas of Mammalian Chromosomes. Springer New York, 1970. 210 p.
- Hubert B.** Caryotype de *Gerbillus pulvinatus* Rhoads, 1896. (Rongeurs, Gerbillides) de la vallée de l'Omo (Ethiopie).—*Mammalia*, 1978, v. 42, N 2, p. 205—208.
- Hubert B. F., Adam et A. Poulet.** Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal.—*Ibid.*, 1973, v. 37, p. 76—87.
- Hubert B., Böhme W.** Karyotype of *Gerbillus pyramidum* Geoffroy (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal.—*Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist.*, 1978, N 6, p. 38—40.
- Jordan R. G., Davis B. L., Baccar H.** Karyotypic and morphometric studies of Tunisian *Gerbillus*.—*Mammalia*, 1974, v. 38, N 4, p. 667—680.
- Korobitsina K. V., Koroblev V. P.** The intraspecific autosome polymorphism of *Meriones tristrami* Thomas, 1892 (Gerbillinae, Cricetidae, Rodentia).—*Genetica (Ned.)*, 1980, v. 52—53, p. 209—221.
- Lay D. M.** Notes on rodents of genus *Gerbillus* (Mammalia: Muridae: Gerbillinae) from Morocco.—*Fieldiana Zool.*, 1975, v. 65, N 8, p. 89—101.
- Lay D. M., Agerson K., Nadler C. F.** Chromosomes of some species of *Gerbillus* (Mammalia: Rodentia).—*Z. Säugetierk.*, 1975, v. 40, p. 141—150.
- Lay D. M., Nadler C. F.** A study of *Gerbillus* (Rodentia: Muridae) east of the Euphrates river.—*Mammalia*, 1975, v. 39, N 3, p. 423—445.
- Matthey R.** Chromosomes sexuels multiples chez un Rongeur (*Gerbillus pyramidum* Geoffroy).—*Arch. J. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch.*, 1952, v. 27, p. 163—166.
- Matthey R.** Les chromosomes des Muridae.—*Rev. Suisse de Zool.*, 1953, v. 60, p. 225—283.
- Matthey R.** Nouvelles Recherches sur les chromosomes des Muridae.—*Caryologia*, 1954a, v. 6, p. 1—44.
- Matthey R.** Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dans le genre *Gerbillus* (Rodentia: Muridae-Gerbillinae).—*Experientia*, 1954b, v. 10, N 10, p. 464—465.
- Matthey R.** Cytologie comparée des Muridae L.-origine des Ellobii.—*Experientia*, 1956a, v. 12, N 9.
- Matthey R.** Nouveaux apports à la cytologie comparée des rongeurs.—*Chromosoma*, 1956b, v. 7.
- Matthey R.** Cytologie et taxonomie du genre *Meriones*, Illiger.—*Säugetierk. Mitt.*, 1957, v. 5, p. 145—150.

- Matthey R.** Formules chromosomiques de Muridae et Spalacidae. Za question du polymorphisme chromosomique chez les mammiferes.—*Rev. Suisse Zool.*, v. 66, p. 175—209.
- Matthey R.** Chromosomes de Gerbillinae, Genres *Tatera* et *Taterillus*.—*Mammalia*, 1969, v. 33, N 3, p. 522—528.
- Matthey R.** Eventail robertsonien chez les *Mus* (*Leggada*) africains du groupe minutoides—musculoides.—*Rev. Suisse Zool.*, 1970, v. 77, N 3, p. 625—629.
- Matthey R.** The chromosomes formulae of eutherian mammal.—In: *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution Cytotaxonomy*. London; New York; Acad. Press, 1973, p. 531—612.
- Matthey R.** Les chromosomes des Euthériens retrospective et nouvelles donnees.—*Mammalia*, 1976, v. 40, N 3, p. 446—453.
- Matthey R., Jotterand M.** L-analyse du caryotype permet de reconnaître deux espèces cryptiques confondues sous le nom de *Taterillus gracilis* Thomas (Rongeurs, Gerbillides).—*Mammalia*, 1972, v. 36, p. 193—209.
- Matthey R., Petter F.** Etude cytogénétique et taxonomique de 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute-Volta et de République Centrafricaine (Rongeurs, Gerbillidae).—*Ibid.*, 1970, v. 34, N 4, p. 585—597.
- Nadler Ch. F., Lay D. M.** Chromosomes of some species of *Meriones* (Mammalia, Rodentia).—*Z. Säugetierk.*, 1967, v. 32, p. 285—291.
- Nadler Ch. F., Lay D. M., Hassinger J. D.** Chromosomes of three asian mammals. *Meriones meridianus* (Rodentia: Gerbillinae), *Spermophilopsis leptadactylus* (Rodentia: Sciuridae), *Ochotona rufescens* (Lagomorpha: Ochotonidae).—*Experientia*, 1969, v. 25, N 7, p. 774—775.
- Pathak S., Hsu T. C., Arrighi F. E.** Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). IV. The role of heterochromatin in karyotypic evolution.—*Cytogenet. Cell Genet.*, 1973, v. 12, N 5, p. 315—326.
- Patton J. L., Sherwood S. W.** Genome evolution in pocket gophers (genus *Thomomys*). I. Heterochromatin variation and speciation potential.—*Chromosoma*, 1982, v. 85, N 2, p. 149—162.
- Perrotez Ch.** Les techniques nouvelles d'analyses chromosomiques. Une application: l'étude de l'évolution chromosomique des primates et des félidés.—*Exp. anim.*, 1973, v. 6, N 4, p. 193—202.
- Petter E., Poulet A., Hubert B., Adam F.** Contribution à l'étude *Taterillus* du Sénégal, *T. pygargus* (F. Cuvier, 1832) et *T. gracilis* (Thomas, 1892) (Rongeurs, Gerbillides).—*Mammalia*, 1972, v. 36, p. 210—212.
- Popescu N. C., Di Paolo J. A.** Chromosomal interrelationship of hamster species of the genus *Mesocricetus*.—*Cytogenet. Cell Genet.*, 1980, v. 28, p. 10—23.
- Rao S. R. V., Shah V. C., Seshady 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, v. 23, p. 309—316.
- Robbins C. B.** Systematic status and karyotypic relationship of the genus *Taterillus* (Rodentia, Cricetidae) from Kenya.—*Mammalia*, 1973, v. 37, N 4, p. 642—645.
- Robertson W. R.** Chromosome studies. I. Taxonomic relationships shown in the chromosomes of *Tettigidae* and *Acrididae*: v-shaped chromosomes and their significance in *Acrididae*, *Locustidae* and *Gryllidae*: chromosomes and variation.—*J. Morphol.*, 1916, v. 27, p. 179—332.
- Rosevear D. R.** The rodents of West Africa. London: British Museum, (Natur. Hist.), 1969. xii. 604 p.
- Sachs L.** Polyploid Evolution and mammalian chromosomes.—*Heredity*, 1952, v. 6, p. 357—364.
- Seabright M.** A rapid banding technique for human chromosomes.—*Lancet*, 1971, v. 11, p. 971—972.
- Schaub S.** *Simplicidentata*.—*Traite Paleontol.*, Paris, 1958, v. 8, N 2, p. 659—824.
- Schmidtke J., Brennecke H., Schmid M., Neltzel H., Sperling K.** Evolution of muntjac DNA.—*Chromosoma*, 1981, v. 84, N 2, p. 187—193.
- Shields G. F.** Comparative avian cytogenetics: a review.—*The Cooper. Ornithological Soc., Condor*, 1982, v. 84, p. 45—58.
- Todd N. B.** Karyotypic fissioning and Canid Phylogeny.—*J. Theor. Biol.*, 1970a, v. 26 p. 445—480.
- Todd N. B.** Chromosomes and equine evolution in the light of recent paleontological evidence.—*Mammal. Chromosom. Newslett.*, 1970b, v. 11, p. 136—140.
- Todd N. B.** Chromosomal mechanisms in the evolution of artidactyls.—*Paleobiology*, 1975, v. 1, N 2, p. 175—188.
- Tranier M.** Dimorphisme chromosomique dans une population de *Tatera* du sud du Tchad (Rongeurs, Gerbillides).—*Mammalia*, 1974a, v. 38, N 2, p. 224—233.
- Tranier M.** Polymorphisme chromosomique multiple chez des *Taterillus* du Niger (Rongeurs, Gerbillides).—*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 1974b. 278 p.
- Tranier M., Hubert B., Petter F.** *Taterillus* de l'ouest du Tchad et du Nord du Cameroun (Rongeurs, Gerbillides).—*Mammalia*, 1973, v. 37, N 4 p. 637—641.
- Viegas-Pequignot E., Benazzou T., Dutrillaux B., Petter F.** Complex evolution

of sex chromosomes in Gerbillidae (Rodentia).—Cytogenet. Cell Genet., 1982, v. 34, p. 158—167.

Wahrman J., Gourevitz P. Extreme chromosome variability in a colonising rodent.—Chromosomes today, 1973, v. 4, p. 399—424.

Wahrman J., Zahavi A. Cytological contributions to the phylogeny and classification of the rodent genus Gerbillus.—Nature, 1955, v. 175, p. 600—602.

Wassif K., Lutey R. G., Wassif S. Morphological, cytological and taxonomic studies of the rodent genera Gerbillus and Dipodillus from Egypt.—Proc. Egyptian Acad. Sci., 1969, v. 22, p. 77—97.

White M. J. D. Chromosomal rearrangements and speciation in animals. — Ann. Rev. Genet., 1969, v. 3, p. 75—98.

White M. J. D. Chromosomal repatterning — regularities and restrictions. — Genetics, 1975, v. 79, p. 63—72.

Wurster D. H. Cytogenetic and phylogenetic studies in Carnivora.—In: Comparative mammalian cytogenetics. Berlin: New York, 1969, p. 310—329.

Yates T. L., Baker R. J., Barnett R. K. Phylogenetic analysis of karyological variation in three genera of peromyscine rodents.—Syst. Zool., 1979, v. 28, N 1, p. 40—48.

Yosida T. H. Environmental mutagen and karyotype evolution in mammals.—In: 3 rd Int. Conf. Environ. Mutagens. Tokyo: Mishima: Kyoto, Sept. 21—27, 1981a, p. 145.

Yosida T. Chromosome polymorphism of the large naked-soled gerbil *Tatera indica* (Rodentia, Muridae).—Jap. J. Genet., 1981b, v. 56, p. 241—248.

Yosida T. Cytogenetical studies on Insectivora. II. Geographical variation of chromosomes in the house shrew, *Suncus murinus* (Soricidae), in East, Southeast and Southwest Asia; with a note on the karyotype evolution and distribution.—Jap. J. Genet., 1982, v. 57, p. 101—111.

Yosida T., Kato H., Tsuchiya K., Moriwaki K., Ochiai Y., Monty J. Maurilius type black rats with peculiar karyotypes derived from robertsonian fission of small metacentric.—Chromosoma, 1979, v. 75, N 1, p. 51—62.

Yosida T., Sagai T. Giemsa banding patterns of chromosomes in seven rattus species.—Annu. Rept. Nat. Inst. Genet. Jap., 1972, N 23, p. 45.

Zahavi A., Wahrman J. The cytology, ecology and evolution of the gerbils and jirds of Israel (Rodentia, Gerbillinae).—Mammalia, 1957, v. 21, p. 341—380.