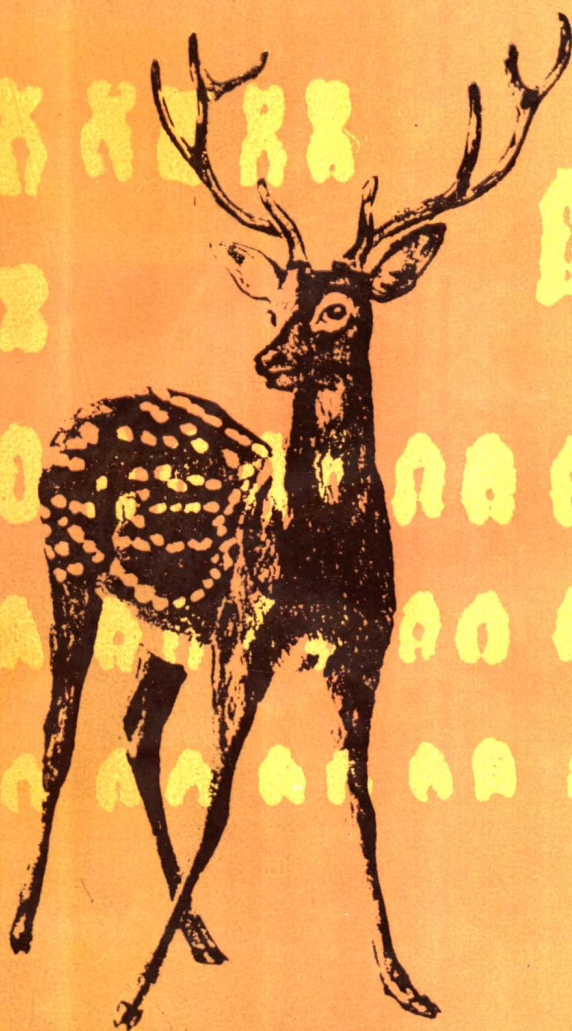


鹿的核型与染色体进化

王宗仁 杜若甫 著



科学出版社

鹿的核型与染色体进化

王宗仁 杜若甫 著

科学出版社

1988

内 容 简 介

本书叙述了鹿科各个种及亚种的核型及G带、C带带型,其中15个种(亚种)是作者自己观察的结果,而且8个种(亚种)的核型则是过去尚未报道的。通过对鹿科各个亚科、属、种、亚种的核型和带型的比较分析,作者对其染色体进化提出了初步看法,并对现行分类进行了评论。书后附有“哺乳动物细胞遗传学研究的采样与染色体制备方法”。本书可供动物学、遗传学、分类学、进化论方面的研究人员与高等院校的师生参考。

鹿的核型与染色体进化

王宗仁 杜若甫 著

责任编辑 刘 安

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1988年3月第一版 开本:787×1092 1/16

1988年3月第一次印刷 印张:10 3/4

印数:0001—740

ISBN 7-03-000348-9/Q·66

定价:19.00元

前 言

染色体结构的变化是动、植物进化的极其重要的一个方面。但只有在对各物种(亚种)的核型、带型及其多态性进行深入的研究之后,才有可能真正全面地了解染色体进化的规律。核型又是动、植物分类的重要依据之一。对每一个种(亚种)的核型与带型进行认真研究,有助于检验现今分类系统中根据形态学特征所确定的各个物种的位置是否合适。

中国有许多动、植物的物种与亚种,而且有不少是中国所特有的。例如,翼手目 *Chiroptera* 共有 950 个种,中国就有 91 个种,其中有很多是中国特有种。又例如猫科 *Felidae*, 几乎所有的物种的核型都已经研究了,而尚未研究过核型的荒漠猫 *Felis bieti* 却分布于我国。作者能获得本书所报道的研究结果,也是由于我国有许多特有的鹿种,而且我国动物园每年要割鹿茸,这就为采取血液样本提供了极为方便、有利的条件。

实际上,不仅中国特有的动、植物物种的核型与染色体带型迫切需要研究,就是国际上已报道过的物种,仍有必要对该物种在我国的亚种或变种进行研究。这是因为各种动、植物所具有的染色体多态现象也是很值得研究的。例如貉 *Nyctereute procyonoides* 的核型,据国际文献报道,其 $2n$ 染色体数从北美经白令海峡到日本、朝鲜依次为 38, 42, 44; 而对中国的貉的染色体 $2n$ 数尚未报道。因此,当我们发现我国华北地区貉的染色体 $2n$ 数等于 56 时,国外同行对此很感兴趣,它反映出貉的核型在地理分布上的变化趋势,对貉的分类与进化提供又一重要依据。

目前,世界上对动、植物染色体的研究正在广泛地蓬勃开展。对我国各种动、植物的核型与带型进行深入研究是我国生物学家的义不容辞的责任。而且进行染色体研究所要求的设备条件较简单,我国各大、专学校的生物学、细胞学、遗传学等教研组和有关的研究机构都具备或可以建立。我们热切希望,动、植物核型与带型研究能在我国更加广泛地开展起来。

承中国科学院昆明动物研究所所长施立明同志审阅全书,并提出了许多宝贵意见,中国科学院动物研究所研究员陈世骧先生及脊椎动物区系分类室汪松主任在本书写作过程中提出许多宝贵意见,中国医学科学院肿瘤研究所研究员吴旻先生、北京大学生物系副教授吴鹤龄先生对本书的写作给予很大的支持,中国科学院动物研究所全国强、王申裕同志曾协助拍摄照片和绘图,我们在此均表示深切的感谢!

王宗仁 杜若甫

1984 年 11 月

目 录

第一部分 导 论

一、核型及物种进化.....	1
二、哺乳类核型研究的现状.....	3
灵长目 Primates.....	3
啮齿目 Rodentia.....	4
翼手目 Chiroptera	4
食肉目 Carnivora.....	5
偶蹄目 Artiodactyla.....	5
鲸目 Cetacea.....	5
有袋目 Marsupialia	5
兔形目 Lagomorpha 和鳞甲目 Pholidota	5
三、鹿科 Cervidae 动物概论.....	6
(一) 一般形态	6
(二) 分类	7
鹿亚科 Cervinae	7
麂亚科 Muntiacinae.....	8
獐亚科 Hydropotinae	8
空齿鹿亚科 Odocoileinae	8
(三) 分布	10
鹿亚科 Cervinae	10
鹿属 <i>Cervus</i>	10
斑鹿属 <i>Axis</i>	10
麇鹿属 <i>Dama</i>	10
麝鹿属 <i>Elaphurus</i>	10
麂亚科 Muntiacinae	10
麂属 <i>Muntiacus</i>	10
毛冠鹿属 <i>Elaphodus</i>	10
獐亚科 Hydropotinae.....	10
獐属 <i>Hydropotes</i>	10
空齿鹿亚科 Odocoileinae	11
麝属 <i>Capreolus</i>	11
骡鹿属 <i>Odocoileus</i>	11
短角鹿属 <i>Mazama</i>	11
普度鹿属 <i>Pudu</i>	11
驼鹿属 <i>Alces</i>	11
驯鹿属 <i>Rangifer</i>	11
马驼鹿属 <i>Hippocamelus</i>	11
南美泽鹿属 <i>Ozotoceros</i>	11
(四) 形态进化	11

第二部分 鹿科动物的核型

泽鹿 <i>Cervus duvauceli</i>	14
爪哇鬃鹿 <i>Cervus timorensis timorensis</i>	17
云南黑鹿 <i>Cervus unicolor</i> 菲律宾黑鹿 <i>dejeani</i> <i>C. u. mariannus</i> 印度黑鹿 <i>C. u. niger</i>	20
白唇鹿 <i>Cervus albirostris</i>	24
日本梅花鹿 <i>Cervus nippon nippon</i>	28
东北梅花鹿 <i>Cervus nippon hortulorum</i>	32
日本屋久鹿 <i>Cervus nippon yakushima</i>	38
中亚马鹿 <i>Cervus elaphus bactrianus</i>	40
川西马鹿 <i>Cervus elaphus macneilli</i>	44
东北马鹿 <i>Cervus elaphus xanthopygus</i>	48
瑞典马鹿 <i>Cervus elaphus elaphus</i>	52
落基山马鹿 <i>Cervus canadensis canadensis</i>	54
黇鹿 <i>Dama dama</i>	55
印度花鹿 <i>Axis axis</i>	59
豚鹿 <i>Axis porcinus</i>	61
麋鹿 <i>Elaphurus davidianus</i>	64
北美驼鹿 <i>Alces alces americana</i>	68
北欧驼鹿 <i>Alces alces alces</i>	71
(亚洲)驼鹿 <i>Alces alces (cameloides)</i>	73
(亚洲)驯鹿 <i>Rangifer tarandus fennicus</i>	76
美洲驯鹿 <i>Rangifer tarandus (caribou)</i>	79
红短角鹿 <i>Mazama americana</i>	82
白尾鹿 <i>Odocoileus virginianus</i>	87
黑尾鹿 <i>Odocoileus hemionus</i>	90
中国麂 <i>Capreolus capreolus bedfordi</i>	92
(欧洲)麂 <i>Capreolus capreolus capreolus</i>	95
普度鹿 <i>Pudu pudu</i>	98
(西印度)赤麂 <i>Muntiacus muntjak (muntjak)</i>	101
(印度)赤麂 <i>Muntiacus muntjak vaginalis</i>	101
黑麂 <i>Muntiacus crinifrons</i>	103
菲氏麂 <i>Muntiacus feae</i>	106
小麂 <i>Muntiacus reevesi</i>	108
毛冠鹿 <i>Elaphodus cephalophus</i>	111
獐 <i>Hydropotes inermis</i>	116

第三部分 鹿科动物的染色体进化

一、核型的比较	120
(一) 染色体数目	120
(二) 性染色体	121
(三) 常染色体	123

(四) 总臂数	123
二、染色体的进化	123
(一) 鹿亚科染色体的进化	124
(二) 麝亚科染色体的进化	131
(三) 空齿鹿亚科染色体的进化	133
三、染色体数进化的主要趋势	134
四、从核型研究结果看现行分类系统	137
附：哺乳动物细胞遗传学研究的采样和染色体制备方法	143
一、动物的捕捉和样品采集	143
(一) 麻醉和保定	143
(二) 样品的采集	144
二、血及骨髓细胞的培养	147
(一) 骨髓细胞的培养	147
(二) 血液细胞的培养	149
三、哺乳动物组织培养法	152
(一) 一般实验条件的准备	152
(二) 原代培养	153
(三) 传代培养	153
四、染色体的制备技术	154
(一) 载片及试剂的准备	154
(二) 染色体制备的步骤	154
参考文献	157
ABSTRACT	160

第一部分 导 论

一、核型及物种进化

染色体是遗传物质的主要携带者。在动、植物进化过程中,染色体在数量和结构上的变化,无疑对物种形成起重要的作用。染色体的变化往往引起基因的重新排列和遗传物质的增加或丢失。染色体在结构和数量上的差异还往往造成两个本来很相近的群体间的生殖隔离,而生殖隔离则是物种分化与新种形成的必要前提。

核型(karyotype)一词系由希腊文 *karyon* (核)和 *typos* (型)两词组成。它指动物、植物、真菌的某个个体或某一分类群(亚种、种、属等)的体细胞内具有相对恒定特征的整套染色体,又译作染色体组型。核型的特征以有丝分裂中期最为显著,它包括染色体的数目、长度,着丝粒的位置,随体与次缢痕的数目、大小与位置,异染色质和常染色质在染色体上的分布等。将一个核型中全部染色体画下来以显示它们的特征,再按其长短、形态排列起来的图,叫做染色体模式图。而每一动物、植物、真菌配子中的全套染色体(即体细胞中每一对染色体中的一条),即组成该生物的染色体组,其上的全部基因称基因组。

核型一词及其概念最初是由苏联 Л. А. Левицкий, Л. Делоне 等在本世纪二十年代中提出来的。虽然,人们早就开始了对染色体的研究,记载了许多物种的核型,但是对染色体和核型进行深入细致的研究却是从五十年代开始的。1952 年美国徐道觉(T. C. Hsu)首先开始采用低渗处理技术,使细胞内的染色体分散而便于观察。秋水仙碱(colchicine)的应用可以使细胞停止于中期,从而获得大量供观察的中期细胞。植物凝集素(phytohemagglutinin, PHA)能刺激白细胞分裂,由于它的应用,就可以以血培养方法观察动物与人的染色体。随着培养、制片、染色技术的改进,使核型研究进入了蓬勃发展的新阶段。蒋有兴(J. H. Tjio)等在 1956 年报告人的染色体数是 46 而不是过去认为的 48,从而结束了关于人类染色体数目的长期争论。1960 年 P. S. Moorhead 等又创造了用周围血淋巴细胞培养和制备染色体标本的方法。与此同时,在人类中发现了越来越多各种各样的染色体异常。1960 年 4 月,在美国丹佛市的一次国际学术会议上,对人的染色体分群和命名的术语、符号、方法等作了统一规定。以后在几次国际学术会议上对此规定又进行了多次的补充和修订。在第五次国际人类遗传学会议上产生的人类染色体命名常务委员会又于 1977 年专门召开了会议进行修订,会后公布了“人类细胞遗传学命名国际规定(ISCN)(1978)”。1981 年该委员会又公布了“人类细胞遗传学命名国际规定——高分辨显带”,在 1977 年所制订的中期染色体带型命名规定的基础上,提出了前期和前中期的高分辨染色体带型的命名规定和模式图。这些规定目前为世界各国所普遍采用,哺乳动物染色体的研究在参考了这些规定后也逐渐正规化了。某些灵长类及其他哺乳动物也已有国际统一的染色体模式图和带型。

由于许多物种的各条染色体靠普通的制片染色方法不易精确地识别和区分,1968 年

以来又发展了显带技术,用各种特殊的制片染色方法,使各条染色体显示出它特有的横纹(区带)。目前常用的显带技术有 Q(quinacrine)带、G(Giemsa)带、C(centromeric)带、R(reverse)带、T(telomeric)带、Cd(centromeric dots)带、银染带和晚复制带等。Q带即奎吖因(quinacrine)带,其显带技术是1968年 T. Caspersson 建立的。显示的是中期染色体经氮芥奎吖因(quinacrine mustard)或双盐酸奎吖因(quinacrine dihydrochloride)染色后在紫外线中所呈现的明亮区带,它们相当于 DNA 分子中 AT 碱基对成分丰富的部分。G带即姬姆萨带,是将处于分裂中期的细胞经过胰酶或碱、盐、尿素、去污剂等处理后,再经姬姆萨染料染色后所呈现的着色区带。C带又称着丝粒异染色质带,是中期染色体经碱处理,再经姬姆萨染料染色后所呈现的区带,它们大都是着丝粒邻近的异染色质部分。C带显带技术是 M. L. Pardue 等于1970年建立的。R带显带技术是 B. Dutrillaux 于1971年首先成功的。它是中期染色体不经 HCl 水解或胰蛋白酶(trypsin)处理,只在磷酸盐缓冲液中保温处理后,就用姬姆萨染料染色所呈现的区带。这些着色带是 G带染色后的带间不着色区,所以又称反带。T带又称端粒带,是染色体的端粒部位经吖啶橙(acridine orange)染色后所呈现的区带,典型的 T带呈绿色。它也是 B. Dutrillaux 1973年首先报道的。Cd带是染色体经 85°C BSS 处理后,再经姬姆萨染色,结果在染色体的着丝粒区,出现一对大小相等的小点。这为判定着丝粒的位置及数目提供了有力的手段。这是 H. Eiberg 1974年首先报道的。染色体银染带的出现是由于核仁形成区中与 18S rRNA, 28S rRNA 基因转录有关的酸性蛋白质,经硝酸银染色后,选择性地还原了银,使染色体上有活性的核仁形成区呈现黑色。这种显带方法是 C. Goodpasture 和 S. E. Bloom 在1975年首先报道的。1975年以来, J. J. Yunis 等又建立了高分辨显带法,首先用氨甲喋呤(amethopterin)使细胞分裂同步化,然后用秋水酰胺(colcemid)进行短时间处理,可以获得大量晚前期和早中期的分裂相,使染色体上的区带数大大增多。后来他们又用放线菌素 D作用于 DNA 合成后的细胞,以阻碍染色体浓缩时特殊蛋白质与染色体的结合,使染色体更为细长,因而使显示的条带比早中期细胞染色体的多二、三倍。晚复制带主要是用了 5-溴脱氧尿苷(BUDR)。胸腺嘧啶类似物 BUDR 能诱导晚复制的片段解旋,因此被用于淋巴细胞培养中显示晚复制染色体。特别是由于哺乳动物 XX 雌性个体中有一条 X 染色体失活并晚复制, BUDR 显示的晚复制带可用于识别 X 染色体。

有了显带技术,不仅能更准确地进行同源染色体的配对和核型排列,而且能更精细地辨认染色体的结构和变化,例如染色体的易位、缺失、重复、臂间和臂内倒位,并能正确地识别特定的染色体,如环状染色体、重组染色体等,以及追溯标记染色体、超数染色体和微小染色体的来源,探讨生物种属的染色体进化、性染色体的分化等等问题。

现在许多生物学家认为,核型、染色体形态特征和染色体带型都代表种的特征,即在一般情况下,在一个种群的所有个体或同一个体的所有体细胞中,它们基本上是一致而稳定的。这就为不同动物种群的分类研究和确定其在进化过程中的位置提供了一个新的重要标准。经典分类学是以生物的外部 and 结构上的形态特征作为分类的基本依据的,根据这些特征的异同,确定它们之间的亲缘远近,并且划分出不同的分类阶元,如门、纲、目、科、属、种等等。

染色体的结构既是稳定的,同时又是可变的。在核型进化过程中,染色体的变化是以其结构特点为基础的,并以一定的方式有规律地进行。因此,根据现存物种的核型分析与

比较,常常可以推论群体的进化过程。不同物种染色体在种内、种间的异同为我们提供了在进化过程中曾发生的各种变化的实例。有血缘关系的物种间核型的相似,可以作为它们有共同起源的某种证据,而其不同,则又可为重新勾画出其进化所经历的各个阶段提供线索和依据,并进一步分析造成这些异同的机制,为物种的进化提供较为可靠的实验学证据。

可以断言,随着细胞遗传学及生化分类学的发展,必将进一步阐明作为一切分类工作的基本对象——种及其客观本质,并揭示生物进化的机制,从而改变以往单凭形态学和地理学资料而对进化作间接推断的状况,使分类学和进化论得到进一步的发展。

二、哺乳类核型研究的现状

哺乳类染色体的研究比两栖、爬行及鸟类动物染色体的研究更为广泛,其历史更久。著名细胞遗传学家 T.C.Hsu 等所编汇的一套哺乳动物染色体图谱以及由他主编的《哺乳动物染色体通讯》(Mammalian Chromosome Newsletter) 杂志,汇集了几乎全部已经报道过的哺乳动物染色体研究结果,涉及哺乳动物所有的目。下边我们简略地叙述一下哺乳类各个目核型研究的现状。

灵长目 Primates

由于它是包括人 *Homo sapiens* 在内的种类很多的一个目,因此,对这个目的染色体研究最多,也最深入。灵长目共分 15 科 179 种,目前已经报道核型的共有 84 种,占全部种数的 46.9%。从这些核型变化的分析中可以看出,其染色体进化的总的规律与趋势为:第一,近端着丝点染色体数目愈多,其二倍体染色体总数愈多;反之,如果中部着丝点染色体数愈多,则其二倍体染色体总数和近端着丝点染色体数目也相应减少。第二,具有较多中部着丝点染色体的种比具有较多端着丝点染色体的种更为高级和特化。

大量的证据已表明,灵长类染色体进化主要是由于其结构重组的结果,而不是由于染色体物质的重复或丢失。而结构重组主要是融合和倒位。由显带技术所证实的第一个染色体融合是导致人的第 2 号染色体形成的融合。它不是罗伯逊融合(又称着丝粒融合),而是衔接融合。在狐猴科 Lemnridae 的染色体进化中,则罗伯逊融合起了主要作用。A. D. Stock 等曾用显带技术比较了猕猴 *Macaca mulatta* 和非洲绿猴 *Cercopithecus sabaeus* 的核型,发现它们的核型差异主要是由于一系列着丝粒融合和相互易位造成的。而人、猩猩 *Pongo pygmaeus*、黑猩猩 *Pan satyrus*、大猩猩 *Gorilla gorilla* 和长臂猿 *Hylobates spp* 之间的核型差异主要是由一系列臂间倒位造成的。已发现人和黑猩猩之间发生了六次臂间倒位,黑猩猩和大猩猩之间有八次,而黑猩猩和猩猩之间则有九次臂间倒位。在灵长类染色体进化中臂内倒位的作用比臂间倒位小。当灵长类各物种两两比较时,发现平均每一物种发生两、三次臂内倒位:

在利用核型探讨种间和属间的关系方面,对灵长类也作了大量研究。例如狒狒 *Papio* 和非洲绿猴亲缘较远,它们的核型和人类的核型相差很大,但经 R 带、G 带研究证明,非洲绿猴端着丝粒的染色体 4 号与 13 号的分带带纹和人染色体 1 号的长臂和短臂完全相同,并也和狒狒的 1 号染色体的长臂与短臂相似。菲律宾卷尾猴 *Cebus apella* 的染色体

经 R 带、Q 带、C 带的带型分析, 与人类染色体分带带纹极为相似。中国科学院昆明动物研究所罗丽华等比较了人、金丝猴 *Rhinopithecus roxellanae* 和猕猴染色体的同源性。结果表明, 人、金丝猴和猕猴的二倍体染色体数目依次为 46, 44 和 42, 染色体臂数依次为 86, 86 和 84, 而三者大多数染色体的带纹和带型却是部分相似的, 完全相似的则有 4 条常染色体和 X 染色体。这些都为人的起源提供了又一批证据。

核型研究也为分类提供了佐证。例如, 过去一度认为短尾猴 *Macaca speciosa* 属于 *Lyssodes* 属, 而后来才把它归入猕猴属 *Macaca*, 短尾猴核型研究结果证实将它归入猕猴属是正确的。黑长臂猿 *Hylobates concolor concolor* 和白颊长臂猿 *H. c. leucogenys* 曾被分成两个不同的种, 后来才认为是同一个种的两个不同亚种。核型研究的结果也表明, 上述两种长臂猿的核型是一致的。

啮齿目 Rodentia

啮齿目是哺乳类种数最多的目, 共有 1591 种。据目前我们搜集的文献资料, 已报道核型的仅有二百余种。因此, 对啮齿目的核型研究得并不太广泛, 但研究的深度, 要远比其他目动物为深入。例如, 1978 年 T. C. Hsu 等人研究了 6 种 $2n = 40$ 的小鼠 *Mus* 核型。经 G 带分析后, 证明带纹十分相似, 说明遗传物质的排列分布没有发生剧烈的变动。而另外两种小鼠 *M. paharicoelmys* 和 *M. shortridgei* 却呈现和这六种小鼠很不相同的带纹。在分类上, 前六种小鼠隶属于同一亚属, 而后两种小鼠隶属于另外两个亚属。这说明核型方面的证据表明不同亚属在系统发生中的关系的确比种间的要远。又例如美洲棉鼠 *Sigmodon gossypinus* 和与其亲缘关系很近的 *Sigmodon arigonex* 两者染色体数目虽然相差很多 (前者 $2n = 52$, 后者 $2n = 22$), 但实质上遗传物质变化并不大, 染色体数目的变化主要是着丝粒融合的结果。又例如借助于染色体显带研究, 证实如果烟鼠 *Mus pschiarinus* ($2n = 26$) 7 对中部着丝粒染色体在着丝粒处断裂, 便与 $2n = 40$ 的小家鼠 *Mus musculus* 的染色体十分相似。另外还有很多种啮齿目动物, 不仅对它们的核型研究得很全面, 并根据带型绘制了模式图, 而且还建立了细胞株, 如中国仓鼠 *Cricetulus migratorius* 等。对有些种的细胞遗传学研究已有很详尽的专著, 如黑家鼠 *Rattus rattus* 等。

翼手目 Chiroptera

在哺乳类中, 翼手目物种数仅次于啮齿目, 共 15 科 950 种。对这个目的核型研究以意大利的 E. Capanna 和美国 R. J. Baker 的工作最为突出。日本的小原良孝 (1979 年) 和王宗仁 (1982 年) 曾对这个目的核型作了较详尽的综述。至今核型已有报道的共 185 种, 占全部物种数的 19.5%。通过这些种的核型分析, 可以看到翼手目核型具有三个特点。1. X 染色体具有很大的保守性, 在整个目的所有已知核型的种中, X 染色体全为亚中部着丝粒染色体, 无一例外。其 Y 染色体共有四种类型, 第一种类型为亚中部着丝粒染色体; 第二种是较大的端着丝粒染色体; 第三种是较小的端着丝粒染色体; 第四种类型具有两条 Y 染色体, 其形态与第二、三种类型的端着丝粒 Y 染色体相似, 并且带型研究证明, 这两条 Y 染色体如果在着丝粒处融合, 和第一种类型亚中部着丝粒 Y 染色体的带型相似。2. 绝大部分属中各个种的 $2n$ 数目是一致的, 比如, 产自南美、北美、欧洲、亚洲各地的十多种鼠

耳蝠 *Myotis*, $2n$ 均为 44。3. 根据总臂数的变化, 可知翼手目中核型变化方式较多, 非罗伯逊融合和臂间、臂内倒位是主要的方式。

食肉目 Carnivora

共有 240 种, 其中目前已研究了核型的有近 100 种。犬科动物中, 已报道了许多种的核型, 包括狼 *Canis lupus*、貉 *Nyctereutes procyonoides*、赤狐 *Vulpes vulpes*、犬 *Canis canis* 等。灵猫科 Viverridae、熊科 Ursidae、鼬科 Mustelidae 等也已有不少物种的细胞遗传学方面的研究结果。其中尤对猫科 Felidae 动物研究得最为深入, 研究了除荒漠猫 *Felis bieti* 以外猫科所有物种的核型。在分析了虎 *Panthera tigris*、狮 *Panthera leo*、豹 *Panthera pardus* 等猫科多种动物的核型和带型后, 发现 18 个种 $2n = 38$, 5 个种 $2n = 36$, 其带型是非常相似的, 只有个别染色体中存在着小的倒位。犬科动物各个种的 $2n$ 数和中部着丝粒染色体数之间有反相关, $2n$ 数越大, 中部着丝粒或亚中部着丝粒染色体数越少, 反之亦然。但对其染色体的进化机制, 目前有两种看法, 一种认为是 $2n$ 数目在进化过程中逐渐减少, 另一种则相反, 认为 $2n$ 数目在进化过程中逐渐增加。至今暂时还没有进一步的证据能证实哪一种说法是正确的。

偶蹄目 Artiodactyla

偶蹄目一共有 184 个种, 几乎绝大部分种的核型都有了报道。R. A. Buckland 等和 T. Bunch 等 1978 年先后报道了牛科 Bovidae 染色体的研究结果。在牛科 50 多个物种中, $2n$ 数在 30 至 60 之间变化, 而染色体总臂数 $N. F.$ 只在 58 至 62 之间变化。他们通过牛科很多种动物核型和带型分析, 认为牛科动物染色体的进化方式主要是罗伯逊融合。对猪科 Suidae、河马科 Hippopotamidae 等其余一些科的核型也均有报道。

鲸目 Cetacea

鲸目的物种数不多, 核型的研究表明, 整个鲸目的核型是很保守的, 绝大部分 $2n = 44$ 。这似乎反映了这类动物的高度特异性。

有袋目 Marsupialia

这个目的动物主要集中在澳洲大陆和南美。至今已报道了绝大部分物种的核型, 其 $2n$ 数目从 10 到 32, 其中分布频数最高的是 $2n = 14$, 其次是 $2n = 22$ 。从这些结果可以看到, 它们的 $2n$ 数目在同一科内基本上是相同的。A. Hayman 等认为有袋目染色体进化的趋势是 $2n$ 数由少到多, 而进化的机制是以分裂为主。但 R. Matthey 认为其染色体数进化趋势是由多到少, 而主要机制是融合, 其中大部分在着丝粒处融合, 即罗伯逊融合。J.C. Hafner (1978) 则认为袋鼠科的染色体进化主要方式是罗伯逊融合和易位。

兔形目 Lagomorpha 和鳞甲目 Pholidota

对这两个目的核型研究不如上述几个目广泛, 但是, 对个别种, 比如兔 (*Lepus lepus*) 的核型研究还是很深入的。

其余的目, 如鳍脚目 Pinnipedia、长鼻目 Proboscidea、食虫目 Insectivora 等, 除海豹

科 Phocidae 有较系统的核型进化分析之外,其他至今未见到有整科、整属的分析,但种间、种内的比较分析是很多的。

研究者们根据上述这些研究认为,在哺乳动物中,染色体进化可归结为染色体结构上的各种各样的变化,如相互易位、单易位、罗伯逊易位与衔接易位、倒位、重复、缺失、异染色质增生等等,而多倍体是不出现的。有人认为,在较低等动物体内出现多倍体现象,是哺乳动物早期进化的一种机制。但对此至今还未有确切的证据。仅在某些哺乳类物种中,有些形态上很相似、但非同源的染色体之间具有很相似的带型,这对哺乳动物中也有过多倍化的假设也许是一种支持。

但是,对于染色体进化的主要机制目前存在着某些争论。H. T. Imai 等人以 700 余种哺乳动物染色体变化为依据,提出了哺乳动物染色体进化过程中,罗伯逊断裂是主要方式。D. Staton (1967) 和 N. B. Todd (1970) 也持有同样主张。而 T. C. Hsu 等认为,哺乳动物染色体进化中,罗伯逊融合是主要机制。1978 年, T. C. Hsu 等人通过在培养的细胞中诱导发生罗伯逊融合和衔接融合的实验,进一步强调罗伯逊融合、衔接融合在哺乳动物染色体进化中的作用。R. Matthey 则认为哺乳动物原始的染色体数是 $2n = 48$ 左右,染色体进化是通过一系列突变进行的,其中最常见的突变是融合,其次是臂间倒位和分裂。

因此可以看出,对整个哺乳纲的染色体进化机制的看法是不一致的,还存在着许多值得讨论的问题。

三、鹿科 Cervidae 动物概论

偶蹄目中的鹿科动物种数不太多,但现存的鹿种却能表现它几乎全部系统发生的阶段。因此,现存鹿科动物是通过其核型、带型的比较并结合其形态进化和古生物学资料,以追溯其染色体进化的很好材料。而我国又存在很多种鹿,其中有的是我国所特有的,如白唇鹿 *Cervus albirostris*, 毛冠鹿 *Elaphodus cephalophus*, 坡鹿 *Cervus eldi* 等等。这些都为我们开展这方面的研究创造了有利条件。

(一) 一般形态

鹿科动物的种数在偶蹄目中仅次于牛科。身体大小可以从一只羊羔的大小到一头水牛的大小。身高一般从 30 厘米到 150 厘米,身长从 85 厘米到 300 厘米,体重自 9 公斤至 825 公斤。鼻子有些生毛,有些则裸露着。皮毛的颜色在种间也很不同。有些鹿皮毛有斑点,而且斑点每年随着季节而变化,有些则斑点终生不变。鹿科动物是没有胆囊的,胃有四室,能反刍。它们有两对乳房,一般有 32 到 34 颗牙齿。妊娠期一般为 5 个月到 10 个月,每胎生 1—2 只小鹿,有时也有一胎生 3—4 只的。

鹿科动物的形态分类特征除上述那些特点之外,最大的特点是雄性(除獐之外)在头顶上都长有既美丽又威严的双角,而驯鹿则雌、雄都有角。这是它们的武器,也是形态分类学所依据的一个重要指征。鹿和其他有角动物一样,其角是从头顶上的中胚层发育而成的。这种角在一生中,要经过每年一次的循环变化。春季长出覆盖有茸皮的鹿茸,以后

不断地生长,经4个月左右,中央的茸角骨化,茸皮脱落,成为美丽的骨质干角。这种角随着鹿年龄的增长,分叉越来越多,直至成年后,分叉不再增多,成为该物种的典型形状。在每年的冬天,鹿角脱落,只有一对骨盘留在头顶上。鹿角中含有丰富的激素,它的生长、变化,与鹿的发情、交配的行为有密切的关系。

(二) 分 类

鹿科动物的分类目前尚未完全统一。比如对麝 *Moschus moschiferus* 是否归于鹿科,还是有分歧的。H. C. B. Grzinek 等在《Animal Life Encyclopedia—Mammals》一书中将麝归于鹿科,成为一个亚科。而 G. B. Corbet 等所著的《A World List of Mammalian Species》一书中,将麝另立一科——麝科 Moschidae。但是持有两种观点的分类学者都承认麝与鹿科动物相比,具有一个非常特殊的位置。麝没有角,却生有一个麝腺。它们的腿与其他鹿种的也不同,且具有胆囊。在本书讨论鹿科动物细胞遗传学与进化时,暂且不涉及麝类。

除去麝之外,整个鹿科动物分为四个亚科:鹿亚科 Cervinae、空齿鹿亚科 Odocoileinae、麂亚科 Muntiacinae 和獐亚科 Hydropotinae。

鹿亚科 Cervinae

它们的物种数及动物数量在鹿科中居于首位。这些鹿具有鹿科动物最典型的特点,即雄性的头部生角,且成年时角一般很大。

鹿亚科的各个种在臀部一般均有显著的白色、淡黄色或黄褐色块斑,角的眉叉斜向前伸,与主干成一个锐角。腿上的侧蹄很小。

鹿亚科分四个属:鹿属 *Cervus*、斑鹿属 *Axis*、黇鹿属 *Dama* 和麂鹿属 *Elaphurus*。

1. 鹿属是鹿亚科中种数最多的属,除已灭绝的宿氏鹿 *C. Schomburgki* 之外,现存8个种:泽鹿 *C. duvauceli*、鼷鹿 *C. timorensis*、黑鹿 *C. unicolor*、白唇鹿 *C. albirostris*、梅花鹿 *C. nippon*、马鹿 *C. elaphus*、北美马鹿 *C. canadensis* 和坡鹿 *C. eldi*。这个属的鹿在鹿亚科中又是最典型的。除去角有眉叉等特点之外,其尾很短(10—20厘米),最长的不超过踝关节。其体形在鹿科中属中等到大型。头与身长165厘米—250厘米,肩高约63至163厘米,体重为100—500公斤。妊娠期为230—284天。寿命为12—20年。

2. 黇鹿属仅包括一个种,即黇鹿 *Dama dama*。其雄兽的角呈掌状,身上带有明显的斑点。体型属中等,头和身长均为130—160厘米,尾长16—19厘米,肩高约100厘米,体重40—80公斤。妊娠期7—8个月。

3. 斑鹿属共包括两个种,豚鹿 *Axis porcinus* 和印度花鹿 *A. axis*。因为它们的形态与鹿属动物很相似,早期的分类学家曾将其与鹿属划为一个属。但是它们的尾部比鹿属的长,角呈竖琴状而末端分叉很宽。因此,目前大部分分类学家将它们与鹿属分开,定为单独一个属。头与体长100至175厘米,尾长13至38厘米,肩高60至100厘米,体重一般在27至45公斤之间。一年中其毛色与斑点随季节而变化。妊娠期7—8个月,寿命

10—15 年。

4. 麋鹿属仅包括一个种，即麋鹿 *Elaphurus davidianus*，亦即原产于我国的珍稀动物“四不像”。身长达 215 厘米，肩高 114 厘米左右，其尾很长，某些雄鹿的尾巴最长可达 70 厘米。幼鹿毛皮上有斑点。蹄大而展开。妊娠期为 8—9 个月。寿命在 20 年以上。

鹿亚科 Muntiacinae

本亚科的各种鹿身材较小，角也很短。在激动时，常常发出短的、很尖厉的叫声，象狗吠一样。所以也有“吠鹿”之称。雄兽的上犬齿发达。妊娠期为 6 个月，寿命约 10 年。

这个亚科共有二个属：麂属 *Muntiacus* 和毛冠鹿属 *Elaphodus*。

1. 麂属是鹿亚科中种数最多的一个属，它们身长 80—100 厘米，尾长 11—19 厘米，肩高 45—58 厘米，成年后体重 14—18 公斤。雄兽有角，单叉型，短而直。本属共包括五个种：赤麂 *Muntiacus muntjak*，小麂 *M. reevesi*，黑麂 *M. cinifrons*，菲氏麂 *M. feae* 和罗氏麂 *M. rooseveltorum*。

2. 毛冠鹿属仅包括一个种，即毛冠鹿 *Elaphodus cephalophus*。它是一种小型的鹿。身长 160 厘米左右，尾长 7—12 厘米，肩高 50—70 厘米，体重为 17—23 公斤。外形和黑麂相似。额部有一簇马蹄状的黑色长毛。雄兽具角，角不分叉，比麂的角更小。

獐亚科 Hydropotinae

这是在鹿科动物中很特殊的一个亚科，它仅包括一个属：獐属 *Hydropotes*，这个属仅包括一个种：獐 *H. inermis*。獐是一种小型的鹿，身长 90—103 厘米，肩高 45—60 厘米，尾长 6—7 厘米。它是在鹿科中唯一雄、雌均不具有角的种。雄兽犬齿发达，成为獠牙。

空齿鹿亚科 Odocoileinae

在鹿科动物中，本亚科包括的属最多，共有八个属：麇属 *Capreolus*、骡鹿属 *Odocoileus*、短角鹿属 *Mazama*、普度鹿属 *Pudu*、驼鹿属 *Alces*、驯鹿属 *Rangifer*、马驼鹿属 *Hippocamelus* 和南美泽鹿属 *Ozotoceros*。这个亚科的物种除麇属、驯鹿属和驼鹿属在欧亚大陆有分布外，其余属全部分布在西半球。它们的大小可以从羊羔大小到一头水牛大小。角从很短到很长均有。

1. 麇属包括一个种，即麇 *Capreolus capreolus*，体型中等，身长 103—140 厘米，肩高 65—90 厘米，体重可达 30—59 公斤。尾很短，妊娠期约 5 个月。

2. 骡鹿属是分布在北美洲的主要鹿种。共有两个种：黑尾鹿 *Odocoileus hemionus* 和白尾鹿 *O. virginianus*。体型较大，头和身长 150—210 厘米，肩高 80—110 厘米，尾长 10—28 厘米，体重 48—145 公斤。其叉角与鹿亚科中的梅花鹿等相似。妊娠期 6—7 个月。寿命 10—20 年。

3. 短角鹿属共有三个种：红短角鹿 *Mazama americana*、棕短角鹿 *M. gouazoubira* 和小短角鹿 *M. rufina*。它们的体型很小，头和身长 90—130 厘米，肩高 43—69 厘米，体重 16—21 公斤。角很短而且没有分枝，尾长 5—20 厘米。有獠牙，但雌兽有时没有。妊娠期为 5 个月左右。

4. 普度鹿属包括二个种：北方普度鹿 *Pudu pudu* 和南方普度鹿 *P. mephistophiles*。这两种鹿体型很小，北方普度鹿的头和身長 77—83 厘米，肩高 37—41 厘米。体重 9 公斤左右。南方普度鹿的头和身長 65 厘米，肩高 32—36 厘米。尾短，雄的有两只短角，不分叉。有人认为，南方普度鹿现已绝迹。

5. 驼鹿属仅包括一个种：驼鹿 *Alces alces*。它是鹿科动物中体型最大的一种，头和身長为 250—300 厘米，肩高一般为 140—190 厘米，最高可达 235 厘米，体重最重可达 825 公斤。尾长 5—10 厘米。其角基部向侧方伸出一小段，长约 15—20 厘米，然后分枝成眉叉与主干，眉叉也再分成两小枝的主干，呈宽阔的掌状。妊娠期 8—9 个月。

6. 驯鹿属仅包括一个种：驯鹿 *Rangifer tarandus*。它是一种较大的鹿，身長近 220 厘米，肩高 80—140 厘米，体重达 150 公斤。尾短，约 17 厘米长。其形态很特殊，雌、雄均有角。其鼻端也与其他鹿不同，全被毛。成年驯鹿的眉叉常呈掌状，角干末端也常呈掌状。雌鹿的角常较雄者为小。妊娠期为 7—8 个月。

7. 对马驼鹿属的分类争论较大。有些人认为它应归入骡鹿属，有些人则认为它应独

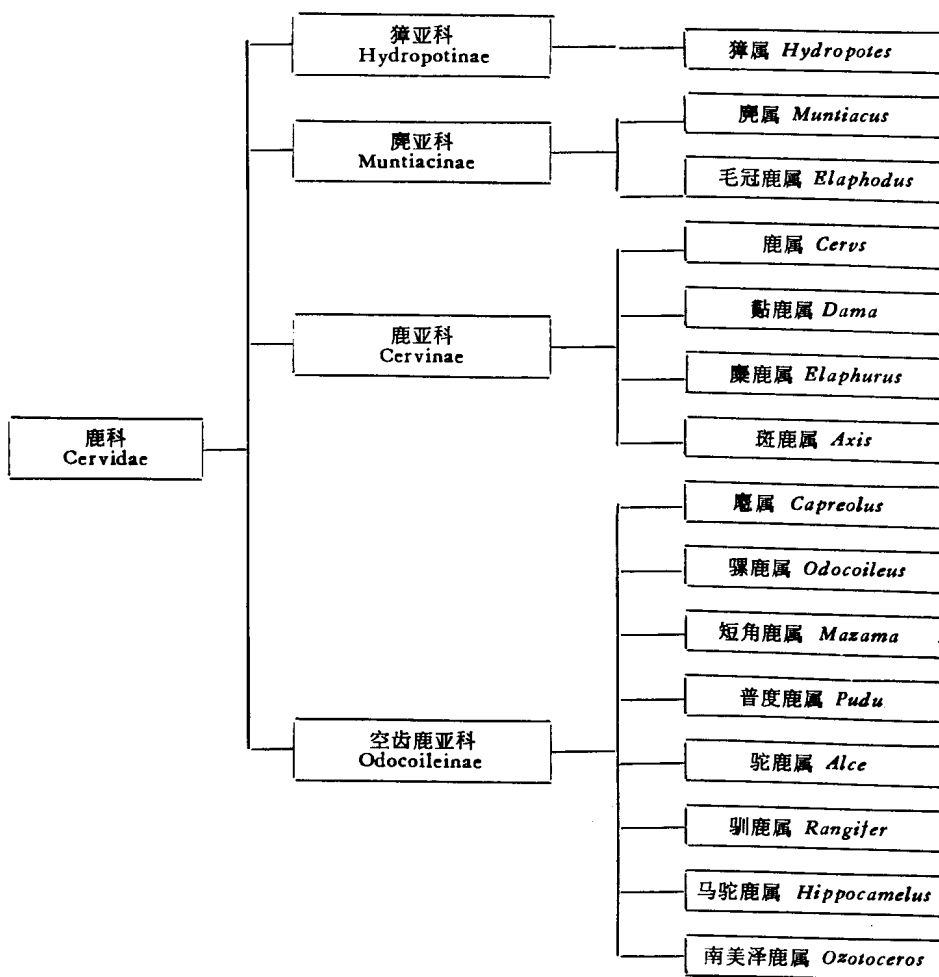


图 1-1 鹿科动物分类图

Fig. 1-1 Classification diagram of the Cervidae

立为一个属。这个属共分为二个种：智利马驼鹿 *Hippocamelus bisulcus* 和秘鲁马驼鹿 *H. antisensis*。头和身长为 140—165 厘米，肩高 77.5—79.5 厘米，体重 45—65 公斤。尾长 11.5—13 厘米。

8. 南美泽鹿属仅包括一个种：即南美泽鹿 *Ozotoceros bezoarticus*。它肩高 60—75 厘米，其他资料尚未获得。

图 1-1 是鹿科动物种以上系统分类图，种以下亚种的分类请参看附录——鹿科分类。

(三) 分 布

世界上除南极、非洲南部及太平洋一些岛屿没有鹿分布外，其余各个大陆及沿岸岛屿直至菲律宾、印度尼西亚等群岛均有鹿。但是，澳大利亚和新西兰的鹿是当代人引进的，原来当地并没有鹿，从现存的鹿种分布区域看，它们主要栖息在赤道以北的欧洲、亚洲和北美洲。

鹿亚科 Cervinae

鹿属 *Cervus*: 除北美马鹿分布在北美大陆的东部和西部外，其余各种均分布在欧洲和亚洲。泽鹿主要分布在印度半岛和南亚诸岛；麋鹿主要分布在南亚及中南半岛；黑鹿主要分布在南亚及我国西南部；白唇鹿仅分布在我国西南的青藏高原地区；坡鹿分布在我国海南岛。梅花鹿分布在亚洲的东部，包括我国东北、华北、东南（包括台湾）和中南，以及日本、朝鲜等国。马鹿在鹿属中分布最广，从欧洲的北部一直到亚洲的东部，整个欧亚大陆的寒温带地区均有分布，从中亚到北非的广大地区也有马鹿分布。

斑鹿属 *Axis*: 斑鹿属主要分布在印度半岛、东南亚地区及我国南部。其中印度花鹿主要分布在印度半岛和斯里兰卡；豚鹿分布在我国西南部和南亚以及东南亚地区。

麝鹿属 *Dama*: 这种鹿原产欧洲和小亚细亚的地中海地区。以后各国相继引进，西欧、苏联乌克兰、波罗的海国家、英国及美国一些地区均有。

麋鹿属 *Elaphurus*: 麋鹿原产我国华北地区，现在野生的种群已经灭绝，只在一些国家的动物园内有饲养。

麂亚科 Muntiacinae

麂属 *Muntiacus*: 主要分布在我国东部、南部和西南部，以及东南亚地区和印度半岛。其中赤麂主要分布在东南亚、印度北部和我国西南部；小麂分布在我国东南部各省和台湾省；黑麂是我国特产动物，仅分布在我国江苏、浙江、安徽和江西等省；菲氏麂分布在缅甸南部和泰国西部。

毛冠鹿属 *Elaphodus*: 毛冠鹿是我国特产动物，主要分布在浙江、福建、湖北、四川、江西、贵州和甘肃等地。

獐亚科 Hydropotinae

獐属 *Hydropotes*: 主要分布在我国东部各省和朝鲜大部分地区。