

CITOGENÉTICA DE AVES. IV. CITOTAXONOMIA E EVOLUÇÃO*

ALDO WALDRIGUES**

RESUMO

Revisão bibliográfica em que se apresenta a importância dos rearranjos cromossômicos como fonte de variabilidade genética dentro dos processos evolutivos, e do cariotípico no relacionamento filogenético das espécies, com especial ênfase na Classe Aves.

No início da Citogenética, os autores negavam a significância do cariotípico na evolução e especiação. Tais autores acreditavam que os cromossomos não eram importantes, mas, sim, os genes que eles carregavam. Este ponto de vista foi claramente exposto por WILSON, em 1925 (segundo BENAZZI⁽⁰¹⁾): "O número de cromossomos é *per se* um aspecto de significância secundária. Evidências citológicas e genéticas demonstram que os cromossomos são corpúsculos compostos, contendo muitos elementos diferentes. Desde que a soma total destes permaneça a mesma, ou muito próxima, parece irrelevante se eles se agrupam para formar poucos ou muitos agregados".

Mas, neste mesmo ano (1925), STURTEVANT verificou o "efeito de posição", isto é, que o efeito de um *locus* não é dependente somente da natureza do gene, mas, também de sua posição com relação a outros genes (apud JOHN & LEWIS⁽²⁶⁾). Com isto valorizaram-se os rearranjos cromossômicos como fonte de variabilidade genética dentro dos processos evolutivos. A partir de então as bases físicas da evolução passaram a ser representadas não somente por genes, mas, também, por cromossomos como entidades definidas morfológicamente, sendo caracterizados por uma determinada associação e seqüência genética, por uma determinada posição centro-mérica e por uma determinada distribuição de eucromatina e de heterocromatina.

Para JOHN & LEWIS⁽²⁶⁾ estes fatos não somente vieram dar valor e sig-

nificado à citotaxonomia, como também deram aos cromossomos um nível mais alto de organização e integração genética do que aquele formado pela mera associação de genes.

As bases da citotaxonomia foram firmadas quando foi aceito o princípio da individualidade cromossônica e, além disso, estabelecida a teoria cromossônica da hereditariade. Ao se constatar que o cariotípico, caracterizado pelo número, tamanho e forma dos cromossomos, é uma característica definida e constante das espécies, verificou-se que o material genético contido nos cromossomos apresentava um padrão específico de si mesmo (BENAZZI⁽⁰¹⁾).

O cariotípico, como um caráter espécie-específico, deve prover um relacionamento filogenético, bem como tendências evolucionárias dentro e entre diferentes grupos taxonômicos. Tais estudos já foram realizados em diferentes grupos de mamíferos, porém, poucos são relativos a pássaros (RAY-CHAUDHURI et alii⁽⁵⁰⁾).

Somente nestas últimas décadas é que a Citogenética deu uma contribuição real aos problemas de diferenciação evolucionária das populações, raças e espécies de vertebrados. Na revisão realizada por MATTHEY⁽³⁶⁾ parecia não haver exemplo claro de polimorfismo cromossômico intrapopulacional em vertebrados, e, por outro lado, também não havia estudos críticos sobre o papel dos rearranjos cromossômicos na raciação e especiação destes animais.

As características cariotípicas disponíveis aos citotaxonomistas são amplamente variáveis. Por exemplo, nos organismos que possuem cromossomos gi-

gantes (plumosos ou politênicos) as análises cariotípicas podem ser extremamente refinadas. Entretanto, mesmo onde não há tais estruturas, como na maioria dos eucariotos, o cariotípico somático, suplementado por dados meióticos (como por exemplo, freqüência e distribuição de quiasmas), pode fornecer informações significativas (WHITE⁽⁶⁵⁾).

O cariotípico, tanto quanto os aspectos morfo-fisiológicos, também faz parte do fenótipo, e como tal é resultante de uma evolução cujo curso pode ter sido muito variado. Evidências para este fato são as verificações de que o padrão cromossômico de alguns grupos persistiu substancialmente inalterado através de longos períodos de evolução, enquanto que o padrão de outros grupos sofreu alterações marcantes, mesmo entre espécies muito relacionadas (BENAZZI⁽⁰¹⁾). Este autor cita como exemplo do primeiro grupo os odontatas, os dipteríos e os coleópteros, onde o número de cromossomos é quase constante; enquanto em lepidópteros, tricópteros, escorpiónídeos e peixes, este parâmetro aparece com marcada diferença. Isto sugere que variações genotípicas podem ocorrer independentemente, e que nem sempre são refletidas fenotípicamente.

Seria esperado que o material genético de espécies muito relacionadas não apresentasse diferenças muito marcantes, enquanto em espécies distantes taxonomicamente, deveriam ocorrer maiores variações cariotípicas. Porém, nem sempre isto é observável, pois já se encontrou inclusive espécies diferentes com cariotípos iguais, bem como dife-

*CNPq e FUEL contribuíram financeiramente para este trabalho. **Doutor em Genética - Departamento de Biologia Geral - CCB-UEL.

rentes cariotípicos para uma mesma espécie. No entanto, a presença de tais padrões não invalida a Citotaxonomia, pois, na quase totalidade dos casos, espécies relacionadas apresentam maior correlação cariotípica entre si do que espécies menos relacionadas (WILSON et alii^(66, 67); KING & WILSON⁽²⁷⁾; BUSH⁽⁰⁹⁾; BUSH et alii⁽¹⁰⁾).

OHNO et alii⁽⁴⁰⁾, após analisarem o cariotípico de várias espécies de aves, concluíram que elas apresentavam um cariotípico bastante uniforme e conservativo. SHOFFNER⁽⁵²⁾ sumarizou dados cariotípicos de macrocromossomos de cerca de cem espécies de aves e encontrou que, aproximadamente, 90% delas apresentavam um cromossomo I metacêntrico e quase a mesma porcentagem apresentava um cromossomo acrocêntrico como o número 3. Por causa desta similaridade morfológica, bem como da homologia observada nos padrões de bandamento G dos três maiores macrocromossomos de muitas espécies de aves e répteis, TAKAGI & SASAKI⁽⁵⁹⁾ sugeriram que esta configuração representaria um cariotípico primitivo, o qual teria retido a homologia cariotípica por um longo período. STOCK et alii⁽⁵⁵⁾, ao estudarem os padrões de formação de bandas G, em três espécies de aves (*Gallus domesticus*, *Columba livia domestica* e *Streptopelia risoria*), também verificaram existir homologia entre os três maiores macrocromossomos destas espécies. O mesmo foi encontrado por RYTTMAN et alii⁽⁵¹⁾ ao estudarem os cariotípicos de quatro espécies do gênero *Larus* (*L. argentatus*, *L. fuscus*, *L. canus* e *L. marinus*: Charadriiformes).

Vários autores realizaram comparações citotaxonómicas em aves (HAMMAR^(21, 22); ITOH et alii⁽²⁴⁾; RAY-CHAUDHURI et alii⁽⁵⁰⁾; TAKAGI et

alii⁽⁵⁸⁾; RAY-CHAUDHURI^(48, 49); TAKAGI & SASAKI⁽⁵⁹⁾; DE LUCCA^(31, 32); SHOFFNER⁽⁵²⁾; STOCK et alii⁽⁵⁵⁾; DE BOER^(04, 05); HAMMAR & HERLIN⁽²³⁾; STOCK & MENGDEN⁽⁵⁷⁾; DE LUCCA & AGUIAR^(33, 34); GILMOUR⁽¹⁷⁾; PRASAD & PATNAIK⁽⁴⁶⁾; RYTTMAN et alii⁽⁵¹⁾; BHUNYA & SULTANA⁽⁰²⁾). Estas comparações tornaram possíveis a derivação de homologias cromossómicas, e associações filogenéticas. Com tais estudos também se pode observar a presença de um cariotípico característico para cada espécie de ave.

São poucos os trabalhos de Citotaxonomia em que os autores já se valem das técnicas de coloração diferencial dos cromossomos para realizarem estudos comparativos entre as espécies analisadas. Dentro desta nova metodologia, são os mamíferos os animais mais bem estudados. Neste grupo já há trabalhos em Primatas (TURLEAU et alii⁽⁶⁰⁾; BOBROW & MADAN⁽⁰³⁾; LEJEUNE et alii⁽²⁹⁾; STOCK & HSU⁽⁵⁶⁾; DE GROUCHY et alii^(19, 20); PEARSON⁽⁴⁵⁾; KOIFMANN⁽²⁸⁾; DUTRILLAUX et alii⁽¹³⁾; DUTRILLAUX⁽¹²⁾; YUNIS et alii⁽⁶⁴⁾), em Roedores (BRADSHAW & HSU⁽⁰⁶⁾; PATHAK et alii^(41, 42); YOSIDA et alii⁽⁶²⁾; YOSIDA & SAGAI⁽⁶³⁾; MURRAY & KITCHIN⁽³⁸⁾; MASCARELLO & HSU⁽³⁵⁾; YONENAGA et alii⁽⁶¹⁾; GRENBAM et alii⁽¹⁸⁾; ELDER⁽¹⁴⁾); em Artiodáctilos (GIANNONI^(15, 16); BUCKLAND & EVANS^(07, 08); LIMING et alii⁽³⁰⁾), em Carnívoros (WURSTER-HILL & GRAY^(69, 70); JIM⁽²⁵⁾; PATHAK & WURSTER-HILL⁽⁴³⁾; WURSTER - HILL & BUSH⁽⁶⁸⁾), em Quirópteros (STOCK⁽⁵⁴⁾; PATTON & BAKER⁽⁴⁴⁾), em Marsupiais (MURRAY et alii⁽³⁹⁾), entre outros. Utilizando-se os métodos de bandamento C e G,

MENGDEN & STOCK⁽³⁷⁾ realizaram estudos comparativos entre cariotípicos de oito espécies de serpentes.

Nos estudos realizados com o auxílio do bandamento cromossómico foi observado que as aves apresentam um maior conservadorismo em padrões de bandas G do que os mamíferos (TAKAGI & SASAKI⁽⁵⁹⁾; STOCK & MENGDEN⁽⁵⁷⁾; COMINGS & WYANDT⁽¹¹⁾; RAMAN et alii⁽⁴⁷⁾; RYTTMAN et alii⁽⁵¹⁾).

Em quatro espécies de codornas norte-americanas, SHOFFNER⁽⁵²⁾ encontrou cromossomos morfologicamente idênticos e um relacionamento cariotípico muito grande. A mesma situação foi encontrada em oito espécies de gansos americanos por Shoffner em 1976 (segundo SHOFFNER⁽⁵³⁾).

No entanto, DE BOER⁽⁰⁵⁾ descreveu uma ampla variação entre os cariotípicos das dezesseis espécies de Falconiformes por ele estudadas, onde notou a presença de quatro tipos básicos de cariotípicos. TAKAGI et alii⁽⁵⁸⁾ e TAKAGI & SASAKI⁽⁵⁹⁾, ao estudarem quatro espécies de Ratitae (*Struthio camelus*, *Casuarius casuarius*, *Dromiceius novaehollandiae* e *Rhea americana*) encontraram cariotípicos que eram diferentes e representativos, apesar de serem semelhantes entre si. Neste grupo também não foi detectado heteromorfismo em cromossomos sexuais. Segundo SHOFFNER as evidências citotaxonómicas sugerem que estas espécies, geograficamente separadas, tenham, com maior probabilidade, uma origem monofilética ao invés de polifilética.

Portanto, as evidências cariotípicas acumuladas fornecem informações citotaxonómicas úteis na interpretação dos relacionamentos filogenéticos das espécies.

ABSTRACT

A bibliographic review presenting the importance of chromosomal rearrangements in order of promoting genetic variability within the evolutive process, and the importance of the karyotype on the phylogenetic relationship of the species, with special emphasis to the Class Aves.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

01. BENAZZI, M. Citotaxonomy and evolution: General remarks. In: CHIARELLI, A.B. & CANPANNA, E. (virgs.) *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. Londres, Academic Press, 1973. p. 3-14.
02. BHUNYA, S.P. & SULTANA T. Somatic chromosome complements of four passerine birds and their karyological relationship. *Caryologia*, 32: 299-309, 1979.
03. BOBROW, M. & MADAN, K. A comparison of chimpanzee and human chromosomes using the Giemsa-11 and other chromosome banding techniques. *Cytogenet. Cell Genet.*, 12: 107-116, 1973.
04. BOER, L.E.M. de. Karyological heterogeneity in the Falconiformes (Aves). *Experientia*, 21: 1138-1139, 1975.
05. BOER, L.E.M. de. The somatic chromosome complements of 16

- species of Falconiformes (Aves) and the karyological relationships of the order. *Genetica*, 46: 77-113, 1976.
06. BRADSHAW, W.N. & HSU, T.C. Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). III. Polymorphisms in *Peromyscus maniculatus*. *Cytogenetics*, 11: 436-451, 1972.
07. BUCKLAND, R.A. & EVANS, H.J. Cytogenetic aspects of phylogeny in Bovidae. I. G-banding. *Cytogenet. Cell Genet.*, 21: 42-63, 1978a.
08. BUCKLAND, R.A. & EVANS, J.J. Cytogenetic aspects of phylogeny in Bovidae. II. C-banding. *Cytogenet. Cell Genet.*, 21: 64-71, 1978b.
09. BUSH, G.L. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 339-364, 1975.
10. BUSCH, G.L.; CASE, S.M.; WILSON, A.C. & PATTON, J.C. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 75: 2932-3946, 1977.
11. COMINGS, D.E. & WYANDT, H.E. Reverse banding of Japanese quail microchromosomes. *Exp. Cell. Res.*, 90: 183-185, 1976.
12. DUTRILLAUX, B. Chromosomal evolution in primates: tentative phylogeny from *murinus* (Prosimian) to man. *Hum. Genet.*, 48: 251-314, 1979.
13. DUTRILLAUX, B.; COUTURIER, J. & FOSSE, A.M. The use of high resolution banding in comparative cytogenetics: comparison between man and *Lagothrix lagotricha* (Cebidae). *Cytogenet. Cell Genet.*, 27: 45-51, 1980.
14. ELDER, F.F.B. Tandem fusion, centric fusion, and chromosomal evolution in the cotton rats, genus *Sigmodon*. *Cytogenet. Cell Genet.*, 26: 199-210, 1980.
15. GIANNONI, M.A. Contribuição ao estudo cariotípico de algumas espécies da Família Suidae. Ribeirão Preto, 1973. Tese (Doutor) Fac. Med. Dept. de Genética e Mat. Aplicada – Ribeirão Preto.
16. GIANONI, M.A. Evolução cariotípica na Família Suidae. Jaboticabal, 1979. Tese (Livre-Doc.) UNESP-Dept. de Melhoramento e Nutrição Animal – Jaboticabal.
17. GILMOUR, D.G. Histocompatibility antigen in the heterogametic sex in the chicken. *Transplantation*, 5: 699-706, 1967.
18. GRENBAUM, I.F.; BAKER, R.J. & RAMSEY, P.R.; Chromosomal evolution and mode of speciation in three species of *Peromyscus*. *Evolution*, 32: 646-654, 1978.
19. GROUCHY, J. de; TURLEAU, C. & FINAZ, C.; Chromosomal phylogeny of the primates. *Ann. Rev. Genet.*, 12: 289-328, 1978.
20. GROUCHY, J. de; TURLEAU, C.; ROUBIN, M. & COLIN, F.C. Chromosomal evolution of man and primates (*Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*). *Nobel symp.*, 23: 127-131, 1973.
21. HAMMAR, B. The karyotype of nine birds. *Hereditas*, 55: 367-385, 1966.
22. HAMMAR, B. The karyotype of thirty one birds. *Hereditas*, 65: 29-58, 1970.
23. HAMMAR, B. & HERLIN, M. Karyotype of four bird species of the Order Passeriformes. *Hereditas*, 80: 177-184, 1975.
24. ITOH, M.; IKEUCHI, T.; SIMBA, H.; ORI, M. & MAKINO, S. A comparative karyotype study in fourteen species of birds. *Japan. J. Genet.*, 44: 163-170, 1069.
25. JIM, S. Contribuição ao estudo da evolução cariotípica da Ordem Carnívora. Ribeirão Preto, 1976. Tese (Doutor). FMRP-USP, Dept. de Genética e Matemática Aplicada à Biológica – Rib. Preto.
26. JOHN, B. & LEWIS, K. R. The chromosome complement. *Protoplasmatologia*, Bd-VI, 1978.
27. KING, M.C. & WILSON, A.C. Evolution at two levels in human and chimpanzees. *Science*, 188: 107-116, 1975.
28. KOIFFMANN, C.P. Variabilidade cromossómica da Família Cebidae (Platyrrhini, Primata). São Paulo, USP, 1977. Tese (Doutor) USP – São Paulo Dept. de Biologia, Inst. de Biociências - São Paulo.
29. LEJEUNE, J.; DUTRILLAUX, B.; RETHORÉ, M.O. & PRIEUR, M. Comparison de la structure fine des chromatides d'*Homo sapiens* et de *Pan troglodytes*. *Chromosoma*, 43: 423-444, 1973.
30. LIMING, S.; YINGYING, Y. & XINGSHENG, D. Comparative cytogenetics studies on the red muntjac, Chinese muntjac, and their F₁ hybrids. *Cytogenet. Cell Genet.*, 26: 22-27, 1980.
31. LUCCA, E.J. de. Citotaxonomia e evolução do cariotípico de Columbiformes brasileiros. Botucatu, 1973. Tese (Doutor) Dept. de Genética, Univers. Est. "Júlio de Mesquita Filho"
32. LUCCA, E.J. de. Micromossomas e cromossomos sexuais em aves. *Rev. Bras. Biol.*, 37: 241-246, 1977.
33. LUCCA, E.J. de. Chromosomal evolution in Columbiformes (Aves). *Caryologia*, 29: 59-68, 1976.
34. LUCCA, E.J. de & AGUIAR, M.L.R. de. Karyosystematic study in Columbiformes (Aves). *Cytologia*, 43: 249-253, 1978.
35. MASCARELLO, J.T. & HSU, T.C. Chromosome evolution in woodrats, genus *Neotoma* (Rodentia: Critidae). *Evolution*, 30: 152-169, 1976.
36. MATTHEY, R. *Les chromosomes des vétérabres*. Librairie de L'Université, F. Rouge-Lausanne, 1949.
37. MENGDEN, G.A. & STOCK, D.A. Chromosomal evolution in serpents: A comparison of G and C chromosome banding patterns of some colubrid and boid genera. *Chromosoma*, 79: 530-64, 1980.
38. MURRAY, J.D. & KTCHIN, R.M. Chromosomal variation and heterochromatin in *Peromyscus maniculatus*. *Experientia*, 32: 307-309, 1976.
39. MURRAY, J.D.; SHARMAN, G.B.; MCKAY, G.M. & CALABY, J.H. Karyotypes, constitutive heterochromatin and taxonomy of Ringtail opossums of the genus *Pseudochirus* (Marsupialia: Petauridae). *Cytogenet. Cell Genet.*, 278: 73-81, 1980.
40. OHNO, S.; STENIUS, C.; CRISTINA, L.C.; BEÇAK, W. & BEÇAK, M.L. Chromosomal uniformity in the avian sublass Carinatae. *Chromosoma*, 15: 280-282, 1964.
41. PATHAK, S.; HSU, T.C. & ARRIGUI, F.E. Chromosomes of *Peromyscus* Rodentia, Cricetidae). IV. The role of chromatin in karyotype evolution. *Cytogenet. Cell Genet.*, 12: 315-326, 1973a.
42. PATHAK, S.; HSU, T.C. & SHIRLEY, L. Chromosome homology in the climbing rat, genus *Tylomys* (Rodentia: Cricetidae). *Chromosoma*, 43: 215-228, 1973b.

- in birds. *Nucleus*, 20: 112-118, 1977.
54. STOCK, A.D. Chromosome banding pattern homology and its phylogenetic implications in the genera *Carollia* and *Choeroniscus*. *Cytogenet. Cell Genet.*, 14: 34-42q, 1975.
55. STOCK, A.D.; ARRIGHI, F.E. & STEFFOS, K. Chromosome homology in birds: banding patterns of the chromosomes of the domestic chicken, ring-necked dove and domestic pigeon. *Cytogenet. Cell Genet.*, 13: 401-418, 1974.
56. STOCK, A.D. & HSU, T.C. Evolutionary conservatism in arrangement of genetic material: a comparative analysis of chromosome banding between Rhesus macaque ($2n = 42$, 84 arms) and the African green monkey ($2n = 60$, 120 arms). *Chromosoma*, 43: 211-224, 1973.
57. STOCK, A.D. & MENDEN, G.A. Chromosome banding pattern conservatism in birds and nonhomology of chromosome banding pattern between birds, turtles, snakes and amphibians. *Chromosoma*, 50: 50-69-77, 1975.
58. TAKAGI, N.; ITOH, M. Chromosome studies in four species of Ratitae (Aves). *Chromosoma*, 36: 281-291, 1972.
59. TAKAGI, N. & SASAKI, M. A phylogenetic study of bird karyotypes. *Chromosoma*, 46: 91-120, 1974.
60. TURLEAU, E.; GROUNCHY, J. de. & KLEIN, M. Phylogénie chromosomiques de L'homme et des primates hominins (*Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus*) essai de reconstitution du caryotype de l'ancêtre commun. *Ann. Genet.*, 15: 225-240, 1972.
61. YONENAGA, Y.; FROTA-PESSOA, O., KASAHARA, S. & ALMEIDA, E.J.C. Cytogenetics studies of Brazilian rodents. *Cienc. Cult.*, 28: 202-211, 1976.
62. YOSIDA, T.H.; KATO, J.; TSUCHIYA, J.; SAGAI, T. & MORIWAKI, N.
- Cytogenetic survey of back rat *Rattus rattus* in South-west and central Asia, with special regard to the evolution relationship between geographical types. *Chromosoma*, 45: 99-109, 1974.
63. YOSIDA, T.H. & SAGAI, T. Variation of C-bands in the chromosomes of several subspecies of *Rattus rattus*. *Chromosoma*, 59: 283-300, 1975.
64. YUNIS, J.J.; SAWYER, J.R. & DUNHAM, H. The striking resemblance of high-resolution G-banded chromosomes of man and chimpanzee. *Science*, 208: 1145-1148, 1980.
65. WHITE, M.J.D. Chromosomal rearrangements in mammalian population polymorphism and speciation. In: CHIARELLI, A.B. & CAPANNA, E. *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. London, Academic Press, 1973. p. 95-126.
66. WILSON, A.C.; BUSH, G.L.; CASE, S.M. & KING, M.C. Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 72: 5061-5065, 1975.
67. WILSON, A.C.; SARICH, V.M. & MAXSON, L.R. The importance of gene rearrangement in evolution: evidence from studies on rates of chromosomal, protein, and anatomical evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 71: 3028-3030, 1974.
68. WURSTER-HILL, D.H. & BUSH, M. The interrelationship of chromosome banding patterns in the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*), hybrid bear, (*Ursus middendorffii* X *Thalarctos maritimus*), and other carnivores. *Cytogenet. Cell Genet.*, 27: 147-154, 1980.
69. WURSTER-HILL, D.H. & GRAY, C.W. Giemsa banding patterns in the chromosomes of twelve species of cats (Felidae). *Cytogenet. Cell Genet.*, 12: 377-397, 1973.
70. WURSTER-HILL, D.H. & GRAY, E.W. The inter-relationship of chromosome banding patterns in Procyonids, Viverrids and Felids. *Cytogenet. Cell Genet.*, 15: 306-331, 1975.
43. PATHAK, S. & WURSTER-HILL, D.H. Distribution of constitutive heterochromatin in carnivores. *Cytogenet. Cell Genet.*, 18: 245-254, 1977.
44. PATTON, J.G. & BACKER, R.J. Chromosomal homology and evolution of Phyllostomatoid bat. *Syst. Zool.* 27: 449-462, 1978.
45. PEARSON, P. Uniqueness of human karyotype. *Nobel Symp.*, 23: 145-151, 1973.
46. PRASAD, R. & PATNAIK, C. Karyotypes of five passerine birds belonging to Family Ploceidae. *Caryologia*, 38: 361-368, 1967.
47. RAMAN, R.; JACOB, M. & SHARMA, T. Heterogeneity in distribution of constitutive heterochromatin in four species of birds. *Genética*, 48: 61-65, 1978.
48. RAY-CHAUDHURY, R. Cytotaxonomy and chromosome evolution in birds. In: CHIARELLI, A.B. & CAPANNA, E. (orgs.) *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. London Academic Press, 1973. p. 425-83.
49. RAY-CHAUDHURY, R. Karyotype studies of some Indian birds. *Nucleus*, 19: 86-91, 1976.
50. RAY-CHAUDHURY, R.; SHARMA, T. & RAY CHAUDHURY, S.P. A comparative study of the chromosome of birds. *Chromosoma*, 26: 148-168, 1969.
51. RYTTMAN, H.; TEGELSTRÖM, H. & JANSSON, H. G-and C-banding in four related *Larus* species (Aves). *Hereditas*, 91: 143-148, 1979.
52. SHOFFNER, R.N. Chromosome of birds. In: BUSH, H. *The Cell nucleus*. New York, Academic Press, 1974. 0. 223-61.
53. SHOFFNER, R.N. Chromosomal polymorphisms and heteroploidy