

201
60



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Caracterización Citogenética de
Reithrodontomys fulvescens toltecus
(RODENTIA - CRICETIDAE)



Hugo Fernández Aguila

B I O L O G O

1 9 8 6



Universidad Nacional
Autónoma de México

UNAM



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

	Páginas
RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
ANTECEDENTES	6
OBJETIVOS	10
DISTRIBUCION	11
METODOLOGIA	14
I Colecta	14
II Obtención de cromosomas	14
III Técnica citogenética	16
IV Elaboración de cariotipos	18
RESULTADOS	21
DISCUSION	27
CONCLUSION	37
REFERENCIAS	39

RESUMEN

En este trabajo se estableció el cariotipo del ratón de campo Reithrodontomys fulvescens toltecus, subespecie que se sitúa alrededor de la zona sur del Altiplanicie Mexicano, localidad que ha sido propuesta como punto de origen y centro de distribución del género Reithrodontomys.

Se colectaron ejemplares de Tequisquiapan, Querétaro; y para su estudio se utilizaron campos mitóticos de tejidos de médula ósea obteniendo los siguientes resultados: número diploide de 50, número fundamental de 48 con diferenciación sexual XX/XY. La fórmula cromosómica con 24 telocéntricos, el cromosoma X subtelocéntrico y el cromosoma Y metacéntrico, formando un total de 24 pares de cromosomas monorrámeos y el par sexual birrámeo.

Se presenta una comparación cariotípica con la subespecie R. fulvescens aurantius y especies congenéricas. Estas investigaciones permiten encontrar e interpretar la variación de la estructura cromosómica de las poblaciones en el proceso de la formación de nuevas especies, así como la interpretación de los procesos evolutivos a nivel cromosómico.

INTRODUCCION

Desde su aparición el hombre ha avocado parte de su tiempo a conocer todo aquello que le rodea; al principio, por simple curiosidad, al paso del tiempo, buscando un beneficio.

En esa búsqueda de conocimientos se hizo evidente la diversidad de los seres vivos en caracteres como: tamaño, forma, color, habitat, fisiología, etc. Sin embargo, fué necesario el transcurso de un gran trecho en la historia para que se llegara a establecer que, dentro de esa gran gama de diversidad todas las formas vivientes presentan una composición común de elementos: hidrógeno, carbono, nitrógeno y oxígeno.

Igualmente sucedió para que se llegara a conocer que todos los seres vivos en la Tierra poseen, a partir de las combinaciones de esos cuatro elementos comunes, dos tipos fundamentales de moléculas, sin las cuales no podrían existir; las proteínas y los ácidos nucleicos. En particular, la compleja molécula del ácido desoxirribonucleico (ADN), cuya estructura - de doble hélice conocemos gracias a los trabajos de Watson y Crick, es el centro coordinador de un conjunto de complicados procesos bioquímicos, - que permiten el mantenimiento de la vida y la evolución de los organismos. En el interior celular de los organismos eucarióticos, esta molécula de ADN se asocia con proteínas histónicas y no histónicas formando los cromosomas.

Todos los organismos poseen un número cromosómico estable y de igual manera sus cromosomas presentan un tamaño y forma constantes (Hienz, 1975; Sáez y Cardoso, 1978). Estos factores, que se consideran como constantes cromosómicas son característicos y distintivos en cada especie.

En donde quiera que se encuentren, los cromosomas son semejantes en varios aspectos. Pueden transmitirse (heredarse) regularmente, de ahí que la conducta citogenética de un cromosoma viral o bacteriano tiene tanta importancia para comprender su estructura y dinámica, como la de los cromosomas más conocidos por ejemplo los del maíz, de la mosca o del hombre. En realidad, de acuerdo con Swanson et al (1968), la interpretación citogenética moderna es el resultado de la síntesis de las observaciones de de muchas especies.

El conocimiento de los rasgos del cariotipo tales como número cromosómico, número fundamental, longitud y morfología (posición del centrómero) de los cromosomas, y a partir de la década pasada el uso de patrones de bandeo, son un recurso para definir o diferenciar poblaciones.

Con ello las investigaciones citogenéticas se unen a los análisis referentes a la morfo-anatomía, fisiología, paleontología, bioquímica, etc., en el desarrollo de la Taxonomía y Sistemática moderna (Durán, 1981).

Cabe destacar que la Taxonomía y la Sistemática tienen como objetivo ubicar ordenada y naturalmente a cada especie animal o vegetal, revelando las relaciones de parentesco o filogenia que existan o hayan existido entre las especies vivientes y las especies extintas, e interpretando la naturaleza y la coherencia del proceso evolutivo.

El conjunto de cromosomas al igual que los caracteres fenotípicos se ha modificado gradualmente en el transcurso de la evolución, por las presiones selectivas del medio ambiente. Si bien las especies evolucionan me

dante procesos múltiples, aquí se mencionan sólo aquéllos en los que están involucradas alteraciones del cariotipo, y la relación de estos procesos con los de especiación.

La especiación o formación de nuevas especies, es un proceso básico de sobrevivencia de las poblaciones, puesto que constituyen un mecanismo que aísla combinaciones genéticas armónicas con el fin de que se puedan manifestar en individuos mejor adaptados al medio ambiente (Cid, 1976).

El mecanismo de aislamiento más importante en la etapa inicial de la especiación es la separación espacial de las poblaciones, originado por barreras geográficas cuya naturaleza puede ser variada. Durante este tiempo de aislamiento espacial, colateralmente se puede ir estableciendo algún tipo de aislamiento reproductivo, a través de uno de los siguientes mecanismos: ecológico, etológico, morfológico, genético, etc., modalidades que impiden la unión entre miembros de dos poblaciones, o bien que determinen la carencia de descendencia o que ésta sea estéril.

Uno de los métodos que permiten el análisis de la evolución, es estudiando precisamente las características de los complementos cromosómicos, que proporcionan ciertas evidencias e información acerca de las probables trayectorias que han seguido las especies a través del tiempo y el espacio, entre los distintos grupos biológicos.

La evolución del cariotipo se realiza mediante los llamados reacomodos cromosómicos, los cuales podemos definir como: cambios o alteraciones que pueden suscitarse en el número cromosómico o en la estructura de los mismos. Dentro de estos últimos se observan las fusiones y fisiones centrílicas, inversiones peri y paracéntricas, translocaciones, deleciones o deficiencias, duplicaciones, etc., ahora bien, la estabilización de una alteración cromosómica no determina el establecimiento de una nueva especie, sino que es necesario que el grupo de organismos se aisle de otros simila-

res (Sáez y Cardoso, 1978). Sin embargo, a través del tiempo los reordenamientos del cariotipo, establecen una verdadera barrera biológica que - permite la separación de un grupo como una nueva especie, cuando se genera una disminución de la fertilidad de los individuos heterocigóticos del reordenamiento cromosómico (Patton y Sherwood, 1983).

Es por ello que las variaciones presentes en los cariotipos contribuyen al aislamiento reproductivo entre poblaciones que divergen evolutivamente. De acuerdo con De Grouchy (1973), las fusiones y fisiones céntricas, junto con las inversiones principalmente las del tipo pericéntrico, son los recursos fundamentales en la evolución de grupos tales como Aves y Mamíferos. Por ejemplo los felinos muestran cariotipos muy semejantes, diferenciándose entre sí en algunas ocasiones por tan sólo una inversión pericéntrica. En el caso de la familia Bovidae, tres pares de autosomas metacéntricos de la oveja corresponden exactamente, de acuerdo a las técnicas de bandedo cromosómico, a seis pares acrocéntricos que se presentan en la cabra (Sáez y Cardoso, 1978).

Por lo antes dicho las diferencias cromosómicas están frecuentemente asociadas con diferencias taxonómicas en especies emparentadas, dado que las variaciones en los cariotipos contribuyen al aislamiento reproductivo - entre poblaciones que divergen evolutivamente.

Inclusive es posible en algunos casos, al encontrar una secuencia de cariotipos emparentados, interpretar los probables mecanismos específicos - que han operado en la evolución del complemento cromosómico de un grupo particular (Nadler, 1969).

ANTECEDENTES

Dentro de los mamíferos, los roedores son el grupo más abundante tanto en cantidad como en diversidad, debido a que han tenido una radiación adaptativa muy extensa, como lo muestran las 1687 especies agrupadas en 34 familias y 354 géneros (Keast Allen, 1968). Además los roedores junto con el hombre, han sido el material clásico de estudio en la genética de mamíferos. El ratón ha tenido siempre el reconocimiento de los genetistas, porque este pequeño mamífero es cosmopolita, prolífico, de corto tiempo de generación, se adapta bien a la cautividad, y apenas presenta exigencias nutritivas,

Así por ejemplo, en 50 años el ratón de laboratorio (Mus musculus), ha llegado a ser el mamífero de genética más conocida. Al mismo tiempo muchas especies afines han sido también estudiadas, lo que permite establecer comparaciones entre miembros de este orden desde el punto de vista citogenético. Máxime que el desarrollo evolutivo de este grupo se encuentra en pleno auge (Nadler, 1966; Baker y Ohno, 1967; Uribe Alcocer, 1977), por lo que los estudios cromosómicos de éste, proveen una gran cantidad de información acerca de sus mecanismos evolutivos en relación con alteraciones cromosómicas involucradas en los fenómenos de especiación, - mismos que pueden contribuir a profundizar en la evolución del orden.

Por otro lado, un aspecto de importancia, sobre todo desde la pers-

pectiva ecológica, es que los roedores son en algunos casos, bases de cadenas alimenticias y actúan como poblaciones atenuantes de la predación sobre animales de importancia industrial, cinegética y pecuaria. Como contrapartida son portadores y transmisores de numerosas enfermedades.

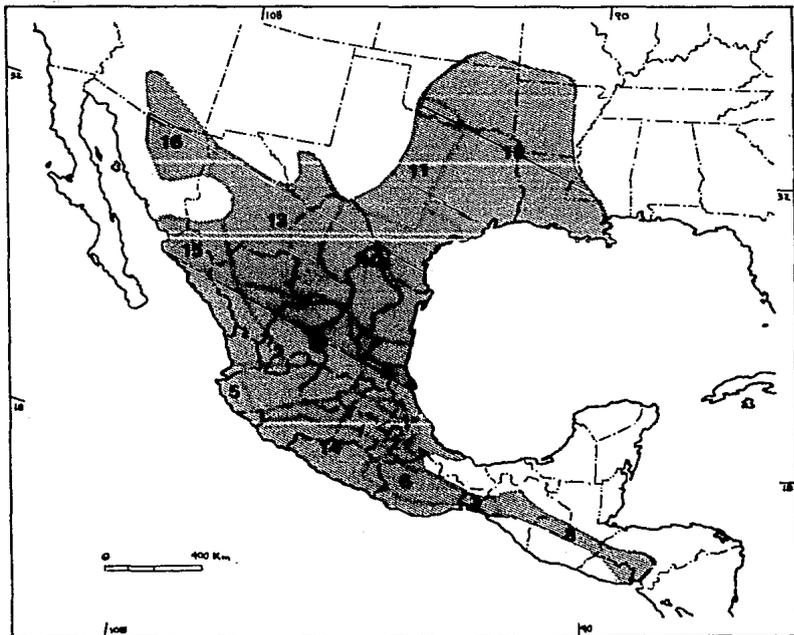
El género Reithrodontomys de la familia Cricetidae, se encuentra en parentado morfológica y genéticamente con Baiomys, Onychomys y Peromyscus, los cuales pueden haber compartido un ancestro común (Hooper y Musser, 1964). El género se conoce en depósitos del Pleistoceno de Norte América. Su rango de altitud se extiende desde abajo del nivel del mar en el Valle de los Muertos, Chihuahua; hasta cerca de 3, 900 metros en las montañas de México y Centro América. Ecológicamente sus habitats son muy variados: desiertos arenosos, bosques tropicales hasta bosques fríos de coníferas, por lo que su extensión geográfica es amplia, encontrándose en el noroeste de Norte América bajando hacia Centro América, llegando hasta Colombia y Ecuador.

El género se divide en dos subgéneros: Reithrodontomys y Aporodon, dentro se agrupan 18 especies, la mayoría de las cuales están representadas en México. Algunas especies son monotípicas y su área de distribución está restringida a pequeñas localidades; otras tienen un amplio rango en diversidad del medio ambiente e incluyen numerosas razas geográficas, como es el caso de Reithrodontomys fulvescens, que se considera precisamente una especie generalizada por tener un número elevado de subespecies, 16 en total, todas ellas ubicadas en México y sus fronteras, como puede apreciarse en la figura 1.

Las especies de México han sido de gran interés porque en ésta región particularmente el sur del Altiplanicie, es el punto de origen y centro de distribución del subgénero Reithrodontomys propuesto por Hooper (1952). Además la región ha sido de gran importancia durante la evolución del género.

El ratón de campo R. fulvescens toltecus es una subespecie que se

MAPA DE DISTRIBUCION DE Reithrodontomys fulvescens.



- | | | |
|----------------------------|-------------------------------|----------------------------|
| 1 <i>R. f. difficilis</i> | 7 <i>R. f. toltecus</i> | 12 <i>R. f. aurantius</i> |
| 2 <i>R. f. infernarius</i> | 8 <i>R. f. chiapensis</i> | 13 <i>R. f. canus</i> |
| 3 <i>R. f. amoneus</i> | 9 <i>R. f. griseocephalus</i> | 14 <i>R. f. mustelinus</i> |
| 4 <i>R. f. tropicalis</i> | 10 <i>R. f. intermedius</i> | 15 <i>R. f. tenuis</i> |
| 5 <i>R. f. nelsoni</i> | 11 <i>R. f. laceyi</i> | 16 <i>R. f. fulvescens</i> |
| 6 <i>R. f. helvolus</i> | | |

FIGURA 1

localiza alrededor de la parte central del Altiplanicie Mexicano, su separación como subespecie se ha establecido en diferencias anatómicas, principalmente dentarias y merísticas craneales, encontradas en las distintas razas. La denominación de estas razas, constituye un procedimiento generalmente arbitrario, dado que pueden formarse tantas subespecies, como queramos diferenciar a una especie politépica. Por ello es importante ver si estas discrepancias también se muestran a nivel de cariotipos.

Estudios citogenéticos de especies cuyo ámbito de distribución se encuentra parcial o totalmente dentro del territorio nacional, han sido llevados a cabo inicialmente por investigadores de instituciones norteamericanas. Posteriormente por investigadores nacionales (i. e. Laguarda Figueras, et al, 1971; Solís W., 1972; Uribe Alcocer et al, 1971, 1972, ..., etc.).

Dentro de los trabajos citogenéticos del género Reithrodontomys tenemos que: Shellhammer en 1967 y junto con Blanks en 1968, realizaron estudios con poblaciones de R. raviventris y R. megalotis. Hsu y Berniske en 1968 caracterizan a la subespecie R. fulvescens aurantius. En 1976, Cid efectuó un estudio comparativo entre dos subespecies de R. chrysopsis del Eje Volcánico. Uribe Alcocer en 1977 trabaja con poblaciones de R. megalotis saturatus de la misma área. Posteriormente Robbins y Baker en 1979 realizan un estudio con técnicas de bandejo G y C en el cariotipo primitivo para Reithrodontomys. Así mismo Carleton y Myers en el mismo año, publican un trabajo sobre cariotipos de algunos roedores de campo del género.

OBJETIVOS

Los propósitos de este trabajo son: establecer el cariotipo de la subespecie Reithrodontomys fulvescens toltecus, y su comparación con el de R. fulvescens aurantius y especies congénéricas.

Estas investigaciones permitirán encontrar e interpretar, la variación de la estructura cromosómica de las poblaciones en el proceso de la formación de nuevas especies, así como la interpretación de los procesos evolutivos a nivel cromosómico. A la vez pueden complementar otros estudios (morfológicos, ecológicos, etc.), indispensables para conformar o modificar la ubicación taxonómica de la subespecie en cuestión.

DISTRIBUCION

R. fulvescens es una especie bien diferenciada de el subgénero Reithrodontomys. El grupo difiere de otros en caracteres de los molares, los patrones topográficos de los terceros molares son especialmente característicos para su distinción. Las subespecies tienen un extenso rango geográfico, el cual abarca todo México, salvo en las penínsulas tanto de Baja - California como la de Yucatán. Sus límites son: al norte, el área del sur de Missouri y Mississippi, continuando por el sureste de Kansas hacia la parte central de Texas y la porción sur-central de Arizona. Para el sur, la frontera de Tegucigalpa, Honduras y El Salvador son el límite (figura 1).

Las subespecies habitan en climas muy variados, pero predominan en regiones donde es pronunciada la estación seca, donde se encuentran cactus, mesquital y varios tipos de zacate, a tal grado que el mesquital puede considerarse como una planta indicadora de R. fulvescens.

R. fulvescens toftecus cuya sinonimia y posición taxonómica se muestran en las páginas 12 y 13 respectivamente, es dentro de las 16 subespecies, una de las menos pequeñas con un promedio de longitud de la cabeza al cuerpo de 78 mm. Sus límites geográficos son: al sur, el Eje Volcánico; al oeste del Distrito Federal hacia los Reyes, Michoacán; al norte con Zimapán, Hidalgo y al este la frontera de Puebla y Veracruz. El rango

vertical (altitud) es desde 1320 mts. cerca de Uruapan, Michoacán hasta: 2550 mts. en los alrededores de Contreras, D. F.

El Distrito Federal representa el centro de radiación para el tamaño máximo, las tierras altas de Michoacán parecen serlo para la intensidad de pigmentación.

SINONIMIA

(Hooper, 1952)

Reithrodontomys levipes toltecus. Merriam, 1901: 555 (descripción de un ejemplar de Tlalpan, D. F., México).

Rhithrodontomys inexpectatus. Elliot, 1903: 145 (descripción de un ejemplar de Pátzcuaro, Michoacán).

Reithrodontomys fulvescens toltecus. Howell, 1914: 51; Davis, 1944: 392; Hooper, 1947: 49.

Reithrodontomys fulvescens inexpectatus. Hall y Villa, 1941: 458.

CLASIFICACION

(Hall, 1902)

Reino	Animalia	
Phylum	Chordata	
Subphylum	Vertebrata	
Clase	Mammalia	
Orden	Rodentia	
Suborden	Myomorpha	
Familia	Cricetidae	
Subfamilia	Cricetinae	
Género	<u>Reithrodontomys</u>	Giglioli (1874)
Subgénero	<u>Reithrodontomys</u>	
Especie	<u>R. fulvescens</u>	Allen (1895)
Subespecie	<u>R. fulvescens toltecus</u>	Merriam (1901)

METODOLOGIA

I Colecta.

Dado que esta subespecie habita predominantemente en regiones donde es pronunciada la estación seca, la colecta del material biológico se llevó a cabo en el Municipio de Tequisquiapan, Querétaro (figura 2).

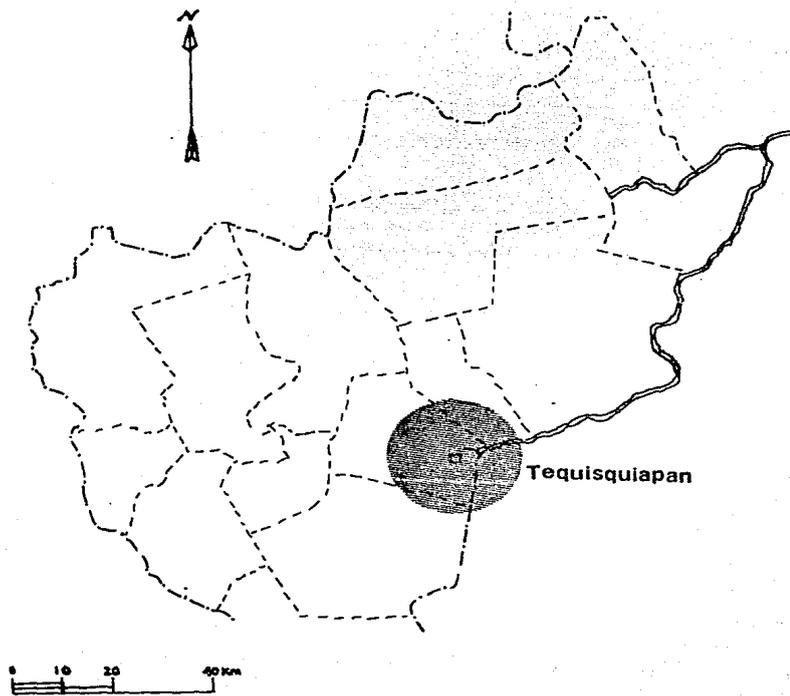
Las capturas tuvieron efecto en los zacatonales del citado lugar, para lo cual se usaron trampas plegables de aluminio "Sherman", para roedores pequeños, utilizando como cebo crema de cacahuete con avena.

Se obtuvieron 8 organismos: 5 hembras y 3 machos, los cuales fueron transportados vivos al Laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, donde se realizó el procesamiento de los ejemplares.

Los organismos fueron determinados en el Laboratorio de Mastozoología del Instituto de Biología de la UNAM.

II Obtención de cromosomas.

Para la obtención de los cromosomas se pueden utilizar tejidos de crecimiento rápido, como son la médula ósea y gónadas, que presentan -



ESTADO DE
QUERETARO

Fig. 2 Area de colecta

normalmente un número elevado de células en división. También se ocupan los tejidos de crecimiento lento como la piel, en donde la reproducción celular es más espaciada precisando de la acción de agentes estimulantes para acelerar su división.

En el presente estudio se optó por trabajar con médula ósea, primero porque en ésta la división celular es constante, a diferencia de los gónadas que dependen del período de reproducción y de la madurez sexual de los individuos para su proliferación. Por otro lado se eligió en lugar de los tejidos de crecimiento lento porque de esta manera se prescinde del agente estimulante o promotor de la división celular (como puede serlo el CaCl_2) y con ello de otro factor de variabilidad.

III Técnica citogenética.

La técnica empleada fue la reportada por Uribe Alcocer (1977) en su tesis doctoral, la cual se desglosa a continuación:

1) Una hora antes de ser sacrificados los ratones, se les inyectó por vía intraperitoneal solución de colchicina al 0.04% en relación peso/volumen, en una proporción de 1 ml. por cada 100 gr. de peso del animal. - Esto con el fin de detener la división celular en metafase, dado que la colchicina inhibe la polimerización de los microtúbulos del huso acromático, - impidiendo que los cromosomas emigren hacia los polos.

2) Transcurrido ese tiempo se sacrificó al animal, a través de una incisión abdominal, se extrajeron los fémures a partir de los cuales se obtuvo el material celular de la siguiente manera; se cortaron las epífisis de los fémures, y se inyectó medio TC 199 en la cavidad medular, obteniendo una suspensión celular, que se homogenizó con un mezclador rápido de movimientos vibratorios.

3) Las suspensiones celulares se centrifugaron durante 10 minutos a 750 rpm., al término del cual se retiró el sobrenadante para eliminar todas las partículas de hueso y restos de tejido conectivo, con el fin de trabajar únicamente con las células que se encontraban en suspensión.

4) A éstas se les agregó una solución de KCl al 0.057 M., y con ella se resuspendió el botón dejándolo reposar 10 minutos a una temperatura de 37°C, con el fin de provocar un choque hipotónico que permitiera la entrada de líquidos, induciendo el rompimiento de las membranas celulares, para que los núcleos quedarán libres. A la vez se produjo un estado óptimo de turgencia celular, para que al gotear, estallaran los núcleos y se esparcieran con ello los cromosomas.

5) Se repitió la centrifugación en las mismas condiciones, descartando de nueva cuenta el sobrenadante, ahora con el propósito de separar los núcleos de la solución hipotónica. Hecho esto se fijó el botón con una solución de metanol-ácido acético en una proporción de 3:1 (solución Farmer).

Nuevamente se resuspendió el botón para dejar que actuara homogéneamente el fijador en todos los núcleos.

6) Para mejorar la fijación y limpiar el botón de algunos restos de tejido, se efectuarán 3 cambios de fijador, dejando en el último de ellos 2 ml. de la solución, para resuspender el botón y con ésta suspensión se gotearon 3 o 4 gotas sobre portaobjetos previamente lavados y desengrasados con una mezcla de alcohol-éter en proporciones iguales. Las preparaciones se dejaron secar al aire.

Se gotearon tres portaobjetos por cada organismo procesado para su posterior revisión al microscopio. El botón celular se puede mantener por algunos meses, si éste se mantiene en refrigeración y con cambios periódicos de fijador, por si es necesario realizar nuevas preparaciones.

7) La tinción de las laminillas se realizó de acuerdo a la técnica de Denton (1973), con el colorante de Giemsa elaborada a partir de una solución stock diluida al 10%, con buffer de fosfatos a una concentración de 0.1 M. a un ph de 6.8

8) Las preparaciones ya teñidas fueron revisadas en un microscopio de campo claro, con objetivos de 16x, 40x, y 100x. Los mejores campos metafásicos fueron fotografiados con una cámara de 35 mm., integrada al microscopio, utilizando una película blanco y negro ASA 100. El revelado de este rollo y su impresión en papel Kodabromide F5 fueron realizados de acuerdo a las técnicas convencionales.

IV Elaboración de cariotipos.

Para la elaboración de los cariotipos, se recortaron los cromosomas de cada una de las amplificaciones y fueron acomodadas por parejas de homólogos, ordenando dichos pares por el tamaño del cromosoma y la posición del centrómero (Ford, 1961). Los cromosomas se midieron con una lupa Viewcraft graduada con escala de 0.5 mm.

La elaboración del idiograma se hizo en base al promedio de longitud de cada brazo del juego cromosómico de todos los campos medidos. - Para la clasificación de los cromosomas y su acomodo en el idiograma de acuerdo a la posición del centrómero se utilizaron los siguientes parámetros: 1) Longitud relativa, 2) Proporción de brazos, 3) Índice centrómerico y 4) Diferencia. Estos parámetros se obtuvieron mediante la aplicación de las siguientes ecuaciones.

1) La longitud relativa de cada par cromosómico (L_r) se obtuvo sacando el factor de corrección (F_c) de la siguiente manera:

$$F_c = 100/\text{sumatoria de la longitud absoluta del complemento en mm.}$$

$$Lr = (Fc) (Zi)$$

donde Zi = valor absoluto promedio de cada par cromosómico.

Es importante notar que el factor de corrección es específico para cada amplificación de un campo cromosómico.

2) Proporción de brazos (PB). Utilizando las medidas promedio relativas de cada par cromosómico de los 15 cariotipos estudiados tenemos:

$$PB = q/p$$

donde q = longitud relativa del brazo largo de cada par cromosómico.

p = longitud relativa del brazo corto de cada par cromosómico.

3) Índice centromérico (IC). Utilizando las medidas promedio relativas de cada par cromosómico.

$$IC = (p/p + q) 100$$

Por lo que, el Índice centromérico se calculó como la relación entre la longitud del brazo corto "p" y la longitud total del cromosoma (p + q), multiplicado por 100.

4) Diferencia (D). La diferencia entre el brazo largo y el brazo corto, que indica la posición del centrómero en el cromosoma, se obtiene aprovechando las medidas de proporción de brazos, aplicando la siguiente fórmula:

$$D = (PB - 1 \cdot 10) / (PB + 1)$$

Los datos obtenidos a través de estas ecuaciones (Tabla 2) fueron coteados y situados en los grupos (clasificación cromosómica) que propone Levan, et al 1964 (Tabla 1), determinando con ello la posición del centrómero en cada cromosoma.

Clasificación de los cromosomas en base a la posición del centrómero según Levan et al (1964).

PB	IC	D	CLASIFICACION
1.00	50.0	0.0	Mediocéntrico (M)
1.05	47.5	0.5	metacéntrico (m)
1.67	37.5	2.5	
1.80	36.2	2.8	submetacéntrico (sm)
3.00	25.0	5.0	
3.43	22.5	5.5	subtelocéntrico (st)
7.00	12.5	7.5	
9.00	10.0	8.0	telocéntrico (t)
39.00	2.5	9.5	
	0.0	10.0	Posición Terminal (T)

TABLA 1

Respecto a los cromosomas telocéntricos, algunos autores (Navashin, 1916; Lewitsky, 1931; Darlington, 1936; Rhoades, 1940 y White, 1954), los sitúan como acrocéntricos, puesto que consideran que el segundo brazo está siempre presente aunque su tamaño sea menor al límite de resolución del microscopio, por lo que en realidad, los cromosomas telocéntricos son acrocéntricos.

RESULTADOS

De los 8 organismos procesados se observaron alrededor de 90 metafases. De las cuales se seleccionaron 15 campos mitóticos, de la calidad requerida para los cariotipos (campos completos, cromosomas no encimados, ni contraídos o desespiralizados excesivamente).

Dichos cariotipos corresponden a la siguiente relación:

7 cariotipos provenientes de 5 hembras.

8 cariotipos provenientes de 3 machos.

De su estudio se encontró que el número cromosómico diploide " $2n$ " es igual a 50 cromosomas, con patrón de diferenciación sexual XX/XY - (figuras 3 y 4). De esto se puede inferir que el número haploide " n " es igual a 25 cromosomas.

En los campos microscópicos que se revisaron, el número de cromosomas no fué siempre de 50, sino que éste fué en casi todos los casos el número encontrado, y por tanto el modal. Algunas veces, sin embargo, se localizaron campos con más o menos cromosomas, debido probablemente en el primer caso a cromosomas supernumerarios procedentes de otro núcleo mitótico cercano. Cuando fué menor de 50 se atribuye el hecho a pérdidas de cromosomas durante el procesamiento del material.



Figura 4. Cariotipo de un ejemplar hembra de *R. fulvescens toltecus*

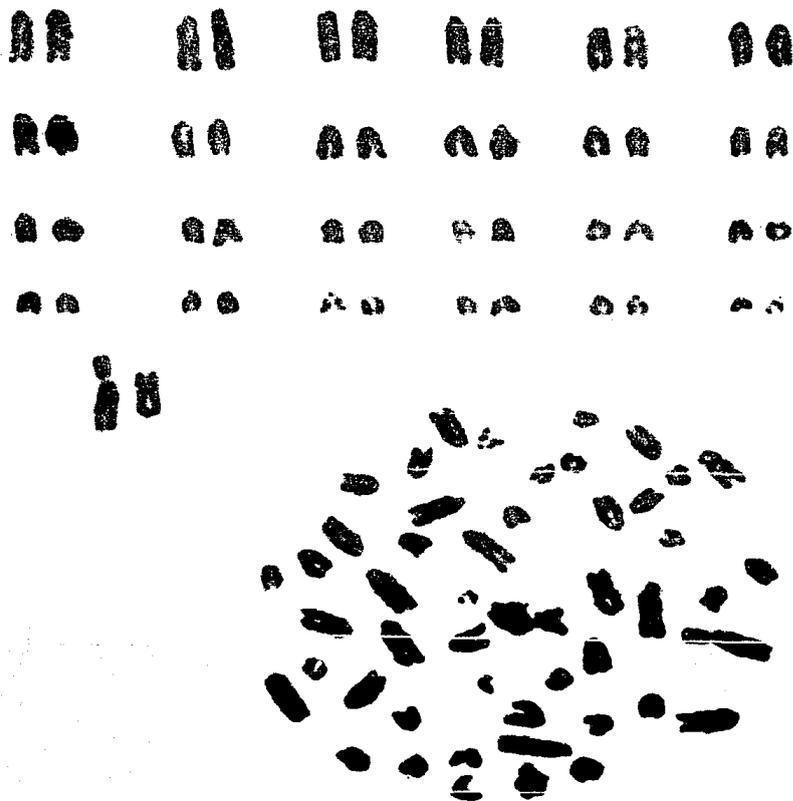


Figura 5. Cariotipo de un ejemplar macho de R. fulvescens toltecus

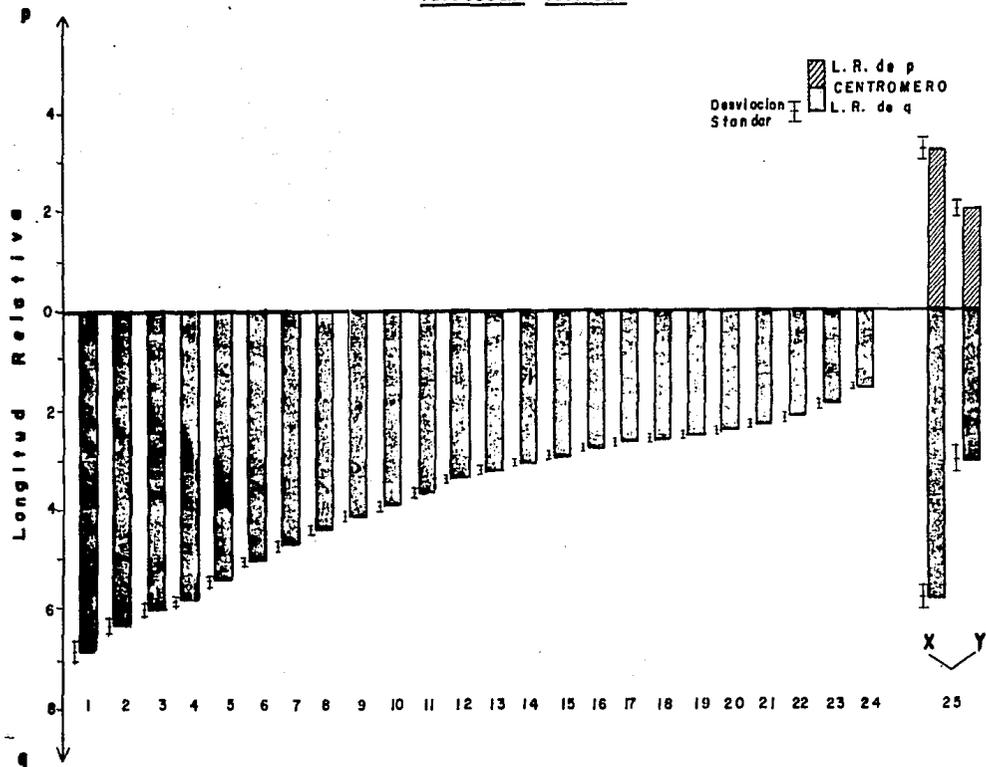
La fórmula cromosómica para esta población de acuerdo al tamaño de los cromosomas y la posición del centrómero (Levan, et al, 1964), es de 24 cromosomas telocéntricos con el centrómero en posición estrictamente terminal. En los cariotipos provenientes de machos se evidenció un par heteromórfico, en el cual se distingue que los cromosomas difieren casi en la mitad de longitud y en la posición del centrómero, siendo; el cromosoma Y metacéntrico y el X submetacéntrico (figura 5). Consecuentemente podemos decir que todos los cromosomas autosómicos son monorrámeos y el par sexual es birrámeo.

El número fundamental, definido como el número total de brazos en el complemento haploide, sin considerar a los cromosomas sexuales (Escuela Europea) es de 48.

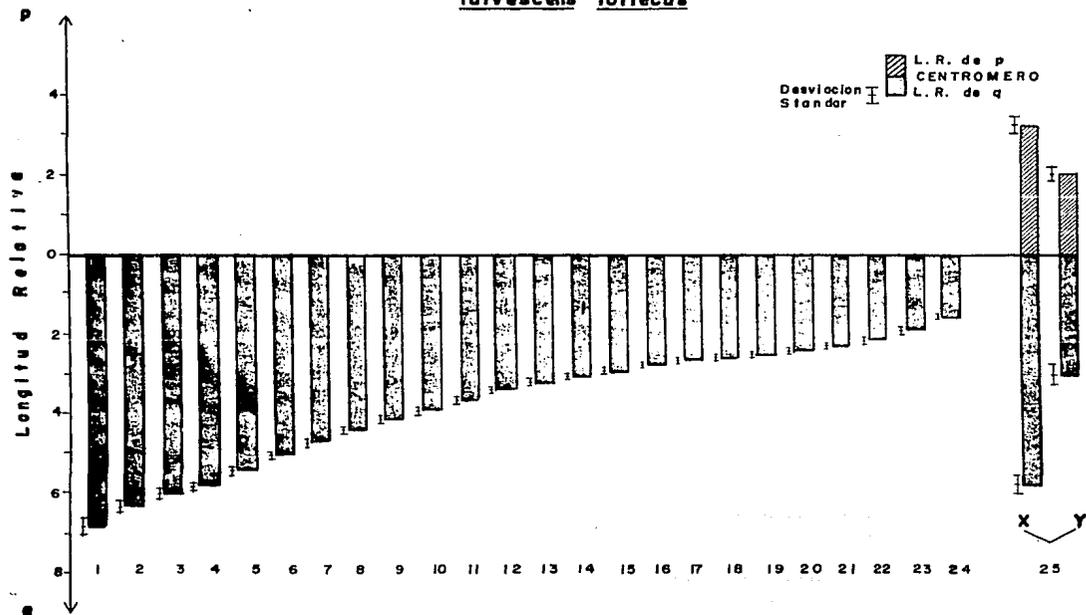
En la Tabla 2 se presentan los resultados del análisis estadístico que condujo a la clasificación de los cromosomas según los métodos de Levan, et al. (1964) y Al-Aish (1969), en base a la posición del centrómero.

En la figura 5 se muestra el idiograma del complemento cromosómico haploide, acomodado de acuerdo a la longitud decreciente de los brazos cromosómicos. Su elaboración corresponde a las longitudes relativas de ca da par cromosómico, tomados de la Tabla 2. En el idiograma puede apreciarse con facilidad el heteromorfismo de los cromosomas sexuales, así como la existencia en ellos de brazos "p", a diferencia de los demás cro mosomas.

Idiograma de Reithrodontomys
fulvescens toltecus



Idiograma de Reithrodontomys
fulvescens tolfacus



RESULTADOS DEL ANALISIS ESTADISTICO DE LOS 15 CARIOTIPOS METAFASICOS MEDIDOS

Número de Cromosoma	Long. relativa del brazo p	Long. relativa del brazo q	PB	IC	D	Clasificación
1		6.85 (+/-) 0.38				T
2		6.38 (+/-) 0.22				T
3		6.06 (+/-) 0.21				T
4		5.82 (+/-) 0.18				T
5		5.49 (+/-) 0.24				T
6		5.09 (+/-) 0.19				T
7		4.75 (+/-) 0.18				T
8		4.41 (+/-) 0.17				T
9		4.16 (+/-) 0.12				T
10		3.92 (+/-) 0.11				T
11		3.69 (+/-) 0.20				T
12		3.44 (+/-) 0.20				T
13		3.23 (+/-) 0.13				T
14		3.10 (+/-) 0.10				T
15		2.95 (+/-) 0.10				T
16		2.80 (+/-) 0.08				T
17		2.69 (+/-) 0.07				T
18		2.61 (+/-) 0.08				T
19		2.55 (+/-) 0.09				T
20		2.47 (+/-) 0.13				T
21		2.35 (+/-) 0.14				T
22		2.22 (+/-) 0.16				T
23		1.97 (+/-) 0.19				T
24		1.58 (+/-) 0.20				T
X	3.24 (+/-) 0.40	5.83 (+/-) 0.44	1.79	35.72	2.85	sm
Y	2.08 (+/-) 0.41	3.05 (+/-) 0.46	1.46	40.63	1.86	m

TABLA 2

En esta Tabla se omiten los valores de PB, IC y D por tender a , 0.0 y 10.0 respectivamente, al carecer los cromosomas autosómicos de brazos "p".

DISCUSION

Se observaron diversos campos mitóticos cuyos cromosomas manifestaron diferentes etapas de condensación, aún en muestras procedentes del mismo individuo. Esto puede atribuirse a que los cromosomas fueron fijados en distintas etapas de la metafase. Así se tiene, que mientras es más temprana aparecen cromosomas más largos debido a un grado menor de espiralización, y que al final de esta fase, el grado de espiralización es máximo y su longitud por tanto es mínima (John y Lewis, 1968). Junto con esto la disposición de los brazos de algunos cromosomas que pueden quedar doblados o sobrepuestos origina variaciones en las medidas de los mismos, pero como todo el juego de cromosomas es sometido a las mismas condiciones, se considera que las variaciones para las medidas de un mismo campo serán proporcionales, esto es; las diferencias en las longitudes relativas totales en todos los campos deberán ser bajas.

La desviación estándar asociada a cada par (Tabla 2) nos muestra que la variación de la longitud relativa en cada cariotipo no es muy grande. Si expresamos éstas dispersiones (máxima y mínima) a través del coeficiente de variación que nos muestra la desviación estándar como un porcentaje de la media, veremos que dichos valores fluctuaron entre 2 y 5% en los pares autosómicos; mientras que en los cromosomas sexuales, el coeficiente de variación de los brazos fué entre el 12 y 15%.

Como puede observarse en el párrafo anterior, los valores más altos corresponden a los cromosomas birrámeos. Esto tal vez se deba a la posición del centrómero, ya que la ubicación es determinante, el equivocarla o malsituarla provoca aumento hacia un par de brazos del cromosoma y la subsiguiente disminución del otro par.

Al comparar el cariotipo de la subespecie Reithrodontomys fulvescens auriantus (Hsu y Berniske, 1968), con la de la subespecie R. fulvescens toltecus (Tabla 3), encontramos que las dos presentan un número diploide de 50 cromosomas. En ambos casos todos los autosomas son monorrámeos, - por lo que el número fundamental es de 48. La morfología y tamaño de sus cromosomas muestran gran semejanza. No obstante se encontraron discrepancias a nivel de los cromosomas sexuales, como puede apreciarse en la Tabla antes mencionada. Así tenemos que el cromosoma X es subtelo-céntrico y el Y es telocéntrico (monorrámeo) en R. fulvescens auriantus, mientras que en la subespecie R. fulvescens toltecus el cromosoma X es submetacéntrico y el Y es subtelo-céntrico (birrámeo), siguiendo la clasificación de Levan, et al (1964).

Si bien se puede observar una diferencia en los cromosomas X, ep cuanto a la ubicación del centrómero, ésta desaparece al efectuar una - comparación de longitudes relativas en los cromosomas sexuales de ambas subespecies, como puede notarse en la figura 6.

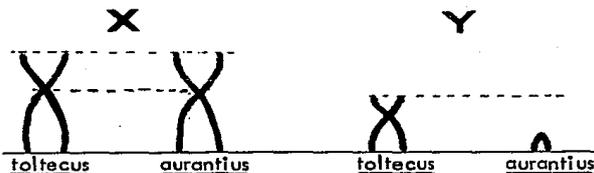


Figura 6.

Esta discrepancia puede deberse a que se están utilizando métodos distintos de clasificación. Como se ha mencionado, en este estudio se utilizó el método de Levan, et al (1964); posiblemente el empleado para la población de R. fulvescens auriantus fué el de Shellhammer (1967). Así tenemos que cromosomas clasificados como submetacéntrico y subtelo-céntrico por Shellhammer, corresponden en la mayoría de los casos a metacéntricos y submetacéntricos (respectivamente) en la tabla de Levan (opcit).

Existen, no obstante, claras diferencias en los cromosomas Y. En el cariotipo que proponen Hsu y Berniske (1968) de R. fulvescens auriantus, ése cromosoma es el de menor tamaño en todo el complemento, mientras que en R. fulvescens taltecus el cromosoma Y ocuparía el sexto lugar en orden decreciente, abarcando el 5.14% del complemento cromosómico.

Probablemente esta situación se deba a adiciones de heterocromatina constitutiva en el cromosoma Y de R. fulvescens taltecus, o bien esa porción extra puede ser resultado de una duplicación, o incluso a una combinación de ambas. Estas suposiciones se pueden verificar por medio de un estudio comparativo entre las dos poblaciones con tinción de bandas G o C.

Una translocación sería un evento menos probable debido a que:

1.- Al llevarse a cabo una translocación, la porción transferida de uno o más autosomas al cromosoma Y provocaría, que esos cromosomas aparecieran como si hubiesen sufrido una defeción, con lo cual existiría una diferencia en longitud de un cromosoma (proveniente del macho), con su homólogo (proveniente de la hembra). En el análisis de los cariotipos, las evidencias de esto fueron nulas.

2.- Suponiendo un reacomodo de este tipo, al translocar un autosoma un bloque de genes al cromosoma Y, los gametos resultantes serían de 3 tipos. Considerando las características de estos cromosomas tendríamos:

- a) Autosoma y cromosoma Y normales.
- b) Autosoma normal y cromosoma Y translocado.
- c) Autosoma y cromosoma Y translocados.

De tal forma que estos 3 posibles genomas deberían presentarse en la población. Característica no observada en el estudio.

El hecho de encontrar siempre al cromosoma Y birrámeo "translocado" y los autosomas normales, implicaría una fuerte ventaja selectiva que permitió el desplazamiento sobre los otros tipos de genoma, situación poco factible; máxime si tomamos en cuenta que de acuerdo a Dobshansky, et al (1980), los gametos animales con partes de cromosomas duplicados o bien deficientes pueden funcionar, pero el cigoto formado por unión de un gameto de este tipo y un gameto normal generalmente muere o se desarrolla dando un individuo anormal. Los heterocigotos portadores de translocaciones son por tanto semiestériles.

Así pues analizando las posibilidades, lo más probable es un evento consistente de adición de heterocromatina; además se sabe que la diversidad en el número de brazos heterocromáticos en roedores es común, como lo reportan algunos investigadores (i. e. Carleton, 1979).

Un evento análogo ha sido reportado en los estudios realizados por Robbins y Baker (1979), en 2 organismos de R. fulvescens (macho y hembra), que presentaron un par autosómico birrámeo con brazos cortos de heterocromatina. Aunque no se especifica de la subespecie de que se trata, por la ubicación del área de colecta (35 millas SW de Gómez Palacio, - Durango), puede tratarse de R. fulvescens griseoflavus (ver figura 1).

Estas variaciones pueden ser el comienzo de una diferenciación y aislamiento cariotípico entre las subespecies. Probablemente existan modificaciones en los cariotipos de las 13 subespecies restantes, pero hasta el momento ninguna de ellas ha sido estudiada o al menos no se tiene el reporte.

Como resultado de las características geográficas de las diferentes zonas, tienden a desarrollarse poblaciones locales, que se van diferenciando genéticamente en respuesta a las condiciones locales o por causas fortuitas, llegando a ser muy diferentes entre sí. Este tipo de diferencias son la base para las variaciones geográficas de las llamadas subespecies, situación que se presenta en las poblaciones de R. fulvescens.

Sin embargo esta diferencia no es tal como para considerar que estas subespecies puedan ubicarse como especies distintas. Los cambios radican sólo en el cromosoma Y, y la zona de apareamiento con el cromosoma X es muy pequeña y ésta probablemente no sufrió alteración, por lo que la segregación se realizaría sin dificultad. Esto es, se efectuaría el flujo como si no hubiese diferencia.

Las diferencias entre subespecies son reversibles, ya que si se permite que éstas se crucen, los caracteres distintivos se distribuyen rápidamente en ambas poblaciones, pero si una población local pierde en conjunto la capacidad de cruzarse con la población mayor, ésta debe ser reconocida como una especie independiente. Esta pérdida puede ser por ejemplo, determinada genéticamente por modificaciones en el cariotipo.

En poblaciones silvestres se ha demostrado que los individuos son en cierta forma citológica y genéticamente heterocigotos (Swanson et al, 1968; Nadler, 1969; Dobshansky et al, 1980; Mettler, 1981). En algunos casos, - los genes aún siendo idénticos, pueden estar ordenados de manera distinta debido a rupturas y rearrreglos que incluyen segmentos cromosómicos más o menos extensos.

El evento inicial en la evolución cariotípica es un rearrreglo cromosómico en la célula germinal de un individuo que no produzca un efecto deletéreo en las crías pero que puede conferir una ventaja selectiva (Nadler, 1969).

Según Mayr (1969) cualquier fenómeno que afecte a los arreglos cromosómicos es relevante y los fenómenos como el polimorfismo, constituyen pasos evolutivos importantes ya que ocasiones conducen a las poblaciones hacia un aislamiento definitivo, que puede ser expresado posteriormente en un polimorfismo interespecífico, lo que se ha definido como uno de los principales mecanismos de especiación.

Es probable que esta situación se presente en cada una de las mencionadas subespecies, sufriendo rearrreglos cromosómicos distintos en el camino de su especiación. De tal forma que ésta puede ser la etapa inicial de una vía evolutiva que se manifiesta incipiente en los ejemplares estudiados de R. fulvescens toltecus.

Muchos géneros de la familia Cricetidae han sido estudiados citogenéticamente. De estos trabajos Baker y Mascarello (1968), sugieren que las condiciones del cariotipo primitivo es uno con número diploide alto - entre 48 y 52 cromosomas; así mismo los estudios de algunas especies de Reithrodontomys han servido para que Carleton y Myers en 1979, propusieran que las condiciones primitivas hipotéticas del ancestro de aquél son de un $2n$ de 50, donde la mayoría de los cromosomas son acrocéntricos. Estas condiciones son muy semejantes a las que presenta R. fulvescens, por lo que se considera a esta especie y por ende la subespecie R. fulvescens toltecus como cariotípicamente primitivas, de acuerdo con los criterios de White (1957) y Matthey (1958).

Para Baker y Ohno (1967) la reducción del número diploide podría considerarse como un indicio de evolución cromosómica. Cabe señalar que si una especie posee un cariotipo más primitivo no significa necesariamente que ella sea a la vez (en su totalidad) más primitiva, ya que puede estar más avanzada en otras características. Por lo que los cromosomas pueden no cambiar paralelamente con otros caracteres.

Ahora bien, a partir de ese ancestro la evolución cromosómica del

género Reithrodontomys, pudo haberse dado sobre todo a través de procesos citogenéticos que produjeron un incremento en el número de elementos birrámeos y una reducción en el número diploide, por efecto de 3 procesos principales: 1) Fusiones céntricas, 2) Adiciones de heterocromatina y 3) - Inversiones pericéntricas.

1) Por fusiones cromosómicas, que conllevaran a la reducción en el número diploide; la cantidad de material cromosómico puede mantenerse - estable, no obstante haya variación en el número diploide. El número fundamental se mantiene constante si los reacomodos cromosómicos son de este tipo.

2) Por adición de heterocromatina, la cual puede producir un aumento en el número de brazos cromosómicos pero no así en el número cromosómico.

3) Las inversiones pericéntricas alteran la posición del centrómero y pueden llegar a alterar el número de brazos cromosómicos en el cariotipo, pero no en el número diploide.

Estos tipos de rearrreglos representan una forma común de variabilidad cariotípica en miembros de la familia Cricetidae (Uribe Alcocer, 1977; Uribe Alcocer et al, 1982; Sáez y Cardoso, 1978; Robbins y Baker, 1979; Patton y Sherwood, 1983).

En la Tabla 3 se muestra una comparación de algunos rasgos cariotípicos de R. fulvescens toltecus con especies congenéricas, en la que se puede apreciar las tendencias antes mencionadas, de reducción y aumento del número diploide y del número fundamental respectivamente.

Si es verdad que el cariotipo primitivo de Reithrodontomys estuvo - constituido principalmente de elementos acrocéntricos, entonces los carioti-

DATOS CROMOSOMICOS DE ALGUNAS ESPECIES DE
Reithrodontomys

Especies de <u>Reithrodontomys</u>	Número Diploide	Número Fundamental	Autosomas		Sexuales		Referencia
			Bi.	Mo.	X	Y	
<u>R. raviventris</u>	38	72	36	0	sm	st	Shellhammer 1967.
<u>R. megalotis</u>	42	80	40	0	sm	st	Blanks y Shellhammer 1968.
<u>R. megalotis saturatus</u>	40	76	38	0	sm	st	Uribe Alcocer 1979.
<u>R. sumichrasti</u>	40	76	38	0	M	sm	Carleton 1979.
<u>R. montanus</u>	38	72	36	0	M	st	Robbins y Baker 1979.
<u>R. mexicanus</u>	52	52	2	48	T	T	Carleton 1979.
<u>R. fulvescens aurantius</u>	50	48	0	48	st	T	Hsu y Bernischke 1968.
<u>R. fulvescens toltecus</u>	50	48	0	48	sm	st	Presente estudio.

TABLA 3

Bi. Cromosoma birrámeos

Mo. Cromosomas monorrámeos

pos de especies con la mayoría de elementos birrámeos y reducción en el número diploide son avanzados. De tal forma que especies como R. montanus y R. raviventris, probablemente representan una temprana separación del tronco ancestral.

Por lo anterior y tomando en cuenta las características cromosómicas de R. fulvescens toltecus, esta subespecie puede considerarse como una población portadora de un cariotipo cercano al ancestral.

De acuerdo a los registros fósiles la radiación del género Reithrodon tomys se dio durante el Pleistoceno (Hooper, 1952), tiempo en el cual se verificó los levantamientos terrestres formadores del Eje Volcánico Transversal, esto ocasionó que las condiciones ambientales sufrieran modificaciones, y que probablemente desencadenara el inicio de la radiación del género - formando nuevas especies, de las cuales como hemos visto R. fulvescens mantuvo gran parte de las características del ancestro hipotético.

Al paso del tiempo R. fulvescens se dispersó (la dispersión es una - propiedad característica de la historia de vida de todas las especies), y sus poblaciones han tendido a adquirir rasgos locales, empezando una diversificación. Es importante mencionar que la evolución comienza con la diferenciación de las poblaciones de una especie. De tal forma que hoy día podemos estar presenciando un fenómeno análogo al que se sucedió hace un millón de años en el Pleistoceno, con la radiación del género Reithrodon tomys.

Sería interesante realizar estudios citogenéticos en las demás subespecies de R. fulvescens, para observar si en ellas también existen rearrreglos cromosómicos. Así mismo realizar estudios de bandeado en R. fulvescens toltecus, por un lado para verificar la composición de los brazos "p" en el cromosoma Y, esto es observar si están constituidos de heterocromatina;

y por otro lado comparar su patrón de bandeo con otros de especies con-
genéricas ya reportados, para evidenciar si comparten un número grande
de segmentos y poder derivar un cariotipo del otro a través de rearrreglos
cromosómicos, aprovechando que las técnicas de bandeo han facilitado es-
tudios sobre evolución al permitir la correcta identificación de semejan-
zas y diferencias entre los cariotipos de las especies que se comparan.

Todo esto con el fin de conocer los procesos (reacomodos cromosó-
micos), que han actuado para modificar estructural y numéricamente los
cariotipos de estas especies, y así poder interpretar los procesos evoluti-
vos a nivel cromosómico en este grupo y su extrapolación hacia otros.

CONCLUSION

La técnica citogenética con tejido de médula ósea resultó adecuada para los objetivos propuestos, en el presente trabajo.

El número cromosómico diploide de Reithrodontomys fulvescens toltecus fué de $2n$ igual a 50, con diferenciación sexual XX/XY, por lo que se deduce que su número haploide es de n igual a 25.

La fórmula cromosómica para esta subespecie de acuerdo a Levan et al (1964), consta de: 24 cromosomas telocéntricos con el centrómero en posición estrictamente terminal, el cromosoma X es subtelocéntrico y el cromosoma Y metacéntrico, formando un total de 24 pares monorrámeos y el par sexual birrámeo.

$$24 t + 1 sb + 1 m$$

Su número fundamental es de 48 brazos cromosómicos, de acuerdo a la Escuela Europea.

De los resultados obtenidos puede decirse que Reithrodontomys fulvescens toltecus, forma una población homogénea en lo que respecta al número, tamaño y forma de los cromosomas. Así mismo por sus características se puede

situar como una subespecie cariotípicamente primitiva.

Las diferencias encontradas en el cariotipo con respecto al de Reithrodontomys fulvescens aurantius, no son suficientes como para considerar que esta población puede ser ubicada como una nueva especie. Sin embargo esas diferencias permiten apoyar que su colocación o separación como subespecie es acertada.

REFERENCIAS

- AL-AISH, M., 1969. Human chromosome morphology. I studies on normal chromosome characterization, clasification and kario-tipping. Can. Jours. Gen. and Cytol. 11: 370-381.
- ALVAREZ, C. T., 1966. Roedores fósiles del Pleistoceno de Tequesquín-hua, Estado de México. Acta Zoológica Mexicana. (8): 1-9.
- ANDERSON, S. y J. K. JONES, 1967. Recent mammals of the world. A sinopsis of families. Ronald Press. Nueva York, 453 pp.
- BAKER, R. J. y S. OHNO, 1967. DNA values of four primitive chorda-tes. Chromosome 23 (1): 10-13.
- BLANKS, G. A. y H. SHELLHAMMER, 1968. Chromosome polymorphism in California populations of harvest mice. Journal of - Mammalogy. 44 (4): 1-9.
- BROWN, W. L., 1958. Centrifugal speciation. Quast. Rev. Biol. 32 (2): 247-277.
- CARLETON, M. D. y P. MYERS, 1979. Karyotipes of some harvest mice, genus Reithrodontomys. Journal of Mammalogy. 60 (3): 307-313.
- CASTRO PEREZ, A., 1980. Patrón de bandas G de Spermophilus spilosoma cabreran (Sciuridae-Rodentia). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.

- CID SANCHEZ, Ma., 1976. Estudio citogenético comparativo de Reithrodontomys chrysopsis perotensis y R. chrysopsis chrysopsis (Cricetidae-Rodentia). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.
- DAVIS, W. B., 1944. Notes on mexican mammals. Journal of Mammalogy. 25 (4): 370-403.
- DARLINGTON, D. E., 1936. Crossing over and its mechanical relationships in Chortippus and Stauradarus. Journal of Genetics. 33: 440-465.
- DENTON, T. E., 1973. Fish chromosome methodology. Published by Charles C. Thomas. Illinois, 166 pp.
- DURAN, G. A., 1981. Identificación de una población de Isognomon sp. (Mollusca-Bivalvia) de la Isla de Jaina, Campeche, México, mediante el criterio citotaxonomico. Tesis - Profesional, Facultad de Ciencias. UNAM.
- DUTRILLAUX, B., 1977. New chromosomes techniques. In Yuna J. J. (ed.) Molecular structure of human chromosomes. Academic Press. Nueva York, 43: 233-261.
- DOBZHANSKY, T., J. F. AYALA, G. L. STEBBINS y J. W. VALENTINE, 1980. Evolución. Omega. Barcelona, 588 pp.
- EGOZCUE, J. E., 1971. Técnicas en Citogenética. Edit. Espax. Barcelona, 110 pp.
- EGOZCUE, J. E., 1977. Evolución Cromosómica de los primates. Investigación y Ciencia. 9: 72-81.
- EVANS, H. J., 1976. Methods for their detection. C. A. Hullaender. ed. Plenum Press. Nueva York, 458 pp.
- FORD, C. E., 1961. Methodology of chromosomal analysis in man. Syverton Memorial Symposium on Analytic Cell Culture, Detroit National Cancer Institute Monograph No. 7.
- GROUCHY, J. DE, 1973. Chromosomal evolution of man and primates. In: - Casperson, T. y Zech, L. (eds.), Nobel Symposium 23. chromosome identification, technique and applications in biology and medicine, academic. Nueva York, 255 pp.

- HALL, R. E., 1902. The mammals of North America. Vol. II Wiley Interscience. Nueva York, 1181 pp.
- HIENZ, H. A., 1975. Cromosomas. Ed. Alhambra. Madrid, 571 pp.
- HOOPER, E. T., 1952. A systematic review of the harvest mice (genus - Reithrodontomys) of Latin America. Misc. Publ. Mus. Zool. 77 (1): 1-255.
- HOOPER, E. T. y G. MUSSER, 1964. The glans penis in neotropical Cricetines (Family Muridae) with comments on 'classification of murid rodents. Misc. Publ. Mus. Zool. 125 (1): 1-57.
- HSU, T. C. y F. ARRICHI, 1966. Chromosomal evolution in the genus Peromyscus (Cricetidae - Rodentia). Cytogenetics 22 (5): 355-359.
- HSU, T. C. y K. BERNISCHKE, 1968. An atlas of mammalian chromosomes. Springer Verlag. Nueva York, 4: Folio 169.
- JOHN, B. y K. LEWIS, 1968. The chromosome complement. Protoplasmatologic. (6): 1-206.
- KEAST, ALLEN., 1972. Evolution, mammals and southern continents. Erk B. Glass. Nueva York, 543 pp.
- LEE, M. R. y F. F. ELDER, 1977. Karyotypes of eight species of Mexican rodents (muridae). Journal of Mammalogy 58: 479-487.
- LEVAN, A. K., A. FEDGAY y R. SANDBERG, 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosome. Hereditas 52: - 201-220.
- LEWITSKY, R., 1931. Un nouveau type de détermination chromosomique du sexe chez les mammifères Ellobius lutescens et Microtus (Chilotus) oregoni Bachm. (Muridés, Microtinés). Experientia. 14: 240-271.

- MATTHEY, R., 1958. The morphology of chromosomes. Bull. Appl. Bot. 27: 19-174.
- MAYR, E., 1968. Especies animales y evolución. Universidad de Chile y Ed. Ariel, S. A. España, 808 pp.
- METTLER, L. E., T. G. GREGG, 1973. Genética de las poblaciones y evolución. UTEHA, 245 pp.
- NADLER, C. F., 1966. Chromosomes of Spermophilus franklini and taxonomy of the ground squirrel genus Spermophilus. Syst. Zool. 15: 199-210.
- NADLER, C. F., 1969. Chromosomal evolution en rodents. In: Comparative mammalian cytogenetics. Springer Verlag. Nueva York, pag. 58-94.
- NAVASHIN, S. C., 1916. On some signs of the internal organization of chromosomes. Sbrn. K. A. Timiriázev 185-214.
- NEWELL, N. D., 1963. Crises in the history of life. In: Human variation and origins. Laughlin, W. S. y Osborne H. R. pag. 77-113.
- OHNO, S., 1970. Evolution by gene duplication. Springer Verlag. Nueva York, 148 pp.
- PATTERSON, J. T. y W. S. STONE, 1952. Evolution in the genus Drosophila. The Mac-Millan Company. Nueva York, - 53 pp.
- PATTON, J. L. y S. SHERWOOD, 1983. Chromosome evolution and speciation in rodents. Ann. Rev. Ecol. Sist.
- PREVOSTY, A., 1978. Polimorfismo cromosómico y evolución. Investigación y Ciencia 26: 90-103.
- RAMIREZ, E. A., 1985. Caracterización citogenética del bagre marino Arius melanopus. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias UNAM.

- RHOADES, M. M., 1940. Studies of telocentric chromosome in maize - with reference to the stability of its centromeres. - Genetics 25: 483-520.
- ROBBINS, L. W. y J. R. BAKER, 1980. G and C band studies on the primitive karyotype for Reithrodontomys. Journal of Mammalogy 61 (4): 708-714.
- SAEZ, A. y H. CARDOSO, 1978. Citogenética básica y biología de los cromosomas. Ed. OEA. Whashington, 124 pp.
- SHELLHAMMER, H. S., 1967. Cytotaxonomic studies of the harvest mice of the San Francisco bay region. Journal of Mammalogy. 48: 549-556.
- SOTA, S. R. de la, 1976. La taxonomía y la revolución de las ciencias biológicas. Monografía No. 3 Depto. de Asuntos -- Científicos OEA , 80 pp.
- SWANSON, C. P., T. MERZ y W. J. YOUNG, 1968. Cytogenetics. - the chromosome in division, inheritance and evolution. Prentice Hall. 429 pp.
- URIBE ALCOCER, M., 1977. Estudios citogenéticos en algunas poblaciones de roedores y lagomorfos de México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM.
- URIBE ALCOCER, M., F. RODRIGUEZ y A. LAGUARDA, 1979. A new - case of chromosomal intraspecific polymorphism in Reithrodontomys megalotis. Mamm. Chrom. Newsletter 20 (4): 135-138.
- , 1982. Cytogenetic contribution to the taxonomy of the rodent genus Neotomodon (Cricetidae - Rodentia). An. Inst. Biol. - UNAM. Ser. Biol. Exper. 48 (1): 45-56.
- VAUGHAN, T., 1972. Mammalogy. Sanders. Filadelfia, 463 pp.
- WALKER, E., 1964. Mammals of the world. Kenneth. Nueva York, 1029 pp.

- WHITE, M. J., 1954. Animal cytology and evolution. Cambridge Univ. Press. Londres, 188 pp.
- , 1968. Models of Speciation. Science. 159: 1065-1070.
- , 1978. Chain processes in chromosomal speciation. Systematic - Zoology. 27: 17-26.
- WILSON, R. B., 1949. Early Tertiary rodents of North America. Carneg Inst. Wash. 548: 87-164.