

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS



ESTUDIO CITOGENETICO COMPARATIVO DE
Reithodontomys chrysopsis perotensis
Y
Reithodontomys chrysopsis chrysopsis
(CRICETIDAE-RODENTIA)

T E S I S
QUE PARA OBTENER
EL TITULO DE
BIOLOGO
PRESENTA
MA. LUZ TERESITA CID SANCHEZ



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 esta 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.

DEDICO ESTA TESIS

**- A LA INOLVIDABLE MEMORIA DE MI PADRE,
Gonzalo Cid Ruiseco.**

**- A MI MADRE,
Ma. de la Luz Sánchez Vda. de Cid
en agradecimiento a sus cariñosas
horas de dedicación y ayuda que
siempre me ha brindado.**

**- A MI ESPOSO,
Daniel Basto Harrison
como una muestra de cariño
y agradecimiento a su in-
apreciable apoyo recibido.**

**- A MIS QUERIDOS HERMANOS,
Alfredo, Gonzalo y Josefina
Cid Sánchez.**

- A MIS AMIGOS Y COMPAÑEROS.

Agradezco muy particularmente, al M. En C. MANUEL URIBE ALCOCER por la dirección de este trabajo, su valiosa y eficiente asesoría, su inapreciable ayuda, tanto en el desarrollo de la técnica, como en la revisión del manuscrito y sobre todo, por el sincero estímulo amistoso que me brindó durante la realización de esta Tesis.

Deseo mostrar mi agradecimiento al Dr. ALFREDO LAGUARDA FIGUERAS, Director del Centro de Ciencias del Mar y Limnología de la U. N. A. M., por las facilidades proporcionadas para desarrollar este trabajo en el Laboratorio de Genética, así mismo por su gentil atención y valiosas sugerencias durante la revisión de esta Tesis.

Quisiera expresar mis más sinceros agradecimientos:

- Al M. En C. RICARDO GARCIA CAVAZOS,
- A la M. En C. IRENE GONZALEZ VILLASEÑOR,
- Al M. En C. FAUSTINO RODRIGUEZ ROMERO,

Por su amable colaboración y valiosos consejos en la revisión de este trabajo.

También quiero agradecer al Biol. HERON MARTINEZ ROSETTE, por su cooperación prestada para la colecta del material biológico.

I N D I C E .

INTRODUCCION	1
MATERIAL Y METODOS	19
RESULTADOS	28
DISCUSION	35
CONCLUSIONES	43
BIBLIOGRAFIA	45

I N T R O D U C C I O N .

El estudio de la evolución ha realizado grandes progresos gracias al desarrollo de la Citología comparada y la Citogenética. Fueron Mc. Clung y J. Navashin de los primeros investigadores que destacaron la importancia del estudio citogenético en taxonomía y evolución mediante la comparación de cariotipos de especies emparentadas. La sistemática, ha realizado un gran avance en virtud de las aportaciones hechas por la Citogenética que actualmente proporciona métodos eficaces para dilucidar interrelaciones entre diferentes categorías taxonómicas. En general, familias, géneros y especies se caracterizan por tener diferentes sistemas genéticos.

El estudio del cariotipo de diferentes especies, ha establecido una serie de hechos de gran interés - tanto en el reino animal como en el vegetal. En poblaciones silvestres se ha demostrado que los individuos son en cierta forma citológica y genéticamente heterocigotas. En algunos casos, los genes aún siendo idénticos, pueden estar ordenados de manera distinta debido a alteraciones ocurridas en los segmen-

tos cromosómicos. Estos cambios han desempeñado un papel preponderante en el mecanismo de la formación de las especies.

Los cromosomas pueden sufrir alteraciones espontáneas en su mayor parte, por rompimientos seguidos de nuevas uniones que pueden cambiar el orden de los genes y que hasta pueden crear sistemas genéticos diferentes. Estas alteraciones en el cariotipo, pueden estar relacionadas con el proceso de formación y evolución de las especies.

El problema de la evolución debe ser considerado tanto desde el punto de vista genético, como ecológico y geográfico y, por lo tanto, de la especiación.

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

La especiación puede tener varias modalidades; una de ellas es la especiación alopátrica, en la cual una población ancestral es segmentada espacialmente por una barrera de tipo geográfico u ocasional.

nalmente por una barrera de tipo ecológico, como la aparición de una franja de aridez, para originar dos poblaciones que al ir acumulando características genéticas de naturaleza adaptativa principalmente, y al suspender el flujo genético entre ellas, vayan divirgiendo de manera gradual, hasta llegar a cierto punto en que se establezca un aislamiento reproductivo irreversible. Otra modalidad de la especiación es la simpátrica, en la cual, a partir de una población ancestral, surgen dos poblaciones que divergen evolutivamente sin que exista entre ellas separación espacial. Este tipo de especiación parece poco probable y algunos autores (Mayr, 1969), la consideran improbable debido a que la contigüidad de las poblaciones, al permitir el flujo genético contribuye a la homogeneización de dichas poblaciones y no a su divergencia.

La especiación estasisipátrica, modalidad propuesta por White (1958), consiste en la extensión progresiva de un rearrreglo cromosómico, que confiere ventajas adaptativas a sus portadores, ya sea a partir de un punto central o de un punto periférico del ámbito de distribución de la especie ancestral, existiendo una zona muy limitada de hibridación entre -

miembros portadores del cariotipo ancestral y del ca
riotipo que se extiende. White limita este tipo de -
especiación a organismos de reducida movilidad, lo -
cual lo reduce a la especiación alopátrica, puesto -
que las poblaciones que viven dentro del ámbito de -
distribución pueden considerarse aisladas por no exis
tir prácticamente flujo genético entre ellas.

El mecanismo de aislamiento más importante en -
la etapa inicial de la especiación, es el aislamien-
to espacial de las poblaciones, originado por la pre
sencia de las barreras geográficas cuya naturaleza -
puede ser variada: cadenas montañosas, ríos, océanos,
etc. que impiden el libre flujo genético entre las -
poblaciones así aisladas. Durante este tiempo de ais
lamiento espacial, se puede ir estableciendo el ais-
lamiento genético en una o varias de las siguientes-
modalidades: ecológica, etológica, morfológica, o fi
siológica; modalidades que impiden la unión entre -
miembros de las dos poblaciones. En otras ocasiones,
puede existir dicha unión, pero el aislamiento gené-
tico subsiste por la mortalidad de los gametos, o del
cigoto; por la inviabilidad del producto híbrido, por
que el híbrido no puede alcanzar la madurez sexual,-
por la esterilidad o no viabilidad de los descendienu

tes del híbrido, etc.

Cuando dos poblaciones han llevado a término el proceso de especiación, ordinariamente el aislamiento reproductivo se ha establecido simultáneamente con al gún cambio morfológico, rasgo que puede servir como característica de diagnóstico de la especie a la que co rresponde. En algunos grupos de artrópodos la taxonomía utiliza con frecuencia, caracteres diagnósticos de naturaleza morfológica para identificar la especie a la que pertenece un ejemplar; sin embargo, el valor de estos caracteres puede ser exagerado, ya que por sí solos ordinariamente carecen de valor intrínseco en la especiación, y no son sino fenómenos circunstancialmente concurrentes al hecho central de la espe ciación: el aislamiento reproductivo. Sin embargo, existen algunos cambios morfológicos que pueden influir directamente en su consecuencia. Entre estos cambios se pueden mencionar las modificaciones que sufren las placas genitales de algunos grupos de insectos en el transcurso de la evolución que impiden mecánicamente la realización de la unión sexual de dos individuos pertenecientes a grupos distintos.

Un cambio morfológico muy importante en el proceso de especiación, son los rearrreglos en los complemen

tos cromosómicos tales como inversiones peri y para céntricas; fusiones y fisiones céntricas, (procesos que conducen a la disminución y aumento de cromosomas, respectivamente); translocaciones recíprocas; -delecciones, etc. La ocurrencia de estos eventos en células germinales, puede tener un efecto drástico en la formación de los gametos, pues a consecuencia de una inversión pericéntrica, si existe un entrecruzamiento en un rizo resultante del apareamiento durante la primera profase meiótica entre fragmentos invertidos y fragmentos no invertidos, pueden obtenerse cromosomas desbalanceados, algunos de los cuales tengan regiones duplicadas y otros que les falten estas mismas regiones. Si la inversión ha sido paracéntrica, habrá cromosomas aneucéntricos, es decir, existirán cromosomas sin centrómeros o con dos centrómeros. Los individuos portadores de estos dos tipos de inversiones serán semiestériles.

El fenómeno robertsoniano, de por sí no parece interferir en la correcta formación de los gametos, puesto que no presenta dificultades para la sinapsis de cromosomas homólogos, pues un cromosoma bibrármico puede perfectamente aparearse con los cromosomas monorrármicos homólogos a cada uno de sus brazos, y los gametos están balanceados, aunque aunada a la

aparición de inversiones pericéntricas o paracéntricas puede contribuir a formar la extensa gama presentada por los cariotipos de los mamíferos.

Si un individuo portador de una inversión pericéntrica, en estado heterocigoto, tiene 50% - (0.5) de fecundidad con respecto a los individuos no portadores de la inversión, la presencia de 2, 3, ..., n inversiones tendrán $(0.5)^2$, $(0.5)^3$, ..., $(0.5)^n$ de fecundidad. Si existen cuatro inversiones, únicamente 6% de los gametos serán gametos balanceados. La fertilidad de este individuo con respecto a individuos de poblaciones no afectadas por las inversiones, ha sido abatida drásticamente, y puede entonces hablarse de un aislamiento genético que contribuye a la especiación de las poblaciones.

Si la ocurrencia de las inversiones antes mencionadas, se diera en un organismo perteneciente a una población con características especiales, que le permitieran establecer en su seno dicha mutación, tales como número reducido de miembros de la comunidad en estado reproductivo, poco flujo genético con otras poblaciones cercanas, fuerte endogamia, y si tal mutación fuera acompañada de caracteres que permitieran una adaptación mejor al medio ambiente, se puede

esperar que su frecuencia fuera aumentando en la población, hasta llegar incluso a desplazar el cariotipo primitivo. Entonces, la presencia de las inversiones, no reduciría la fertilidad en el seno de dicha población, aunque sí sería un mecanismo de aislamiento de los miembros de dicha población con miembros de otras poblaciones.

La cantidad haploide de DNA encontrada en células humanas y de otros mamíferos placentarios es aproximadamente 3.5×10^{-9} mg., (Ohno y Atkin, 1966 y Ohno, 1967; Muramoto et al, 1968). Esto sugiere que las diferencias genéticas existentes entre los diferentes grupos que forman los mamíferos, se debe primordialmente a mutaciones puntuales en las cadenas de DNA, como puede inferirse por la semejanza existente entre algunas cadenas proteínicas estudiadas en varios vertebrados, por ej., la hemoglobina, o el citocromo C.

La gran gama de cariotipos encontrada en los mamíferos puede entonces ser considerada como arreglos diferentes de material genético semejante. Los grupos que han tenido mayor grado de evolución, son los que también presentan una mayor gama de cariotipos; mientras que las especies cuyo paso evolutivo ha sido -

más lento, presenta pocas diferencias cariotípicas.

Una de las principales finalidades de las variaciones en los cariotipos es que puede contribuir al aislamiento reproductivo entre poblaciones que diverjan evolutivamente.

La organización de los cromosomas y de los diferentes cariotipos observados en individuos, especies, géneros y grupos sistemáticos mayores, pueden indicar que mecanismos cromosómicos intervienen en el proceso de evolución.

El grupo de los roedores ha sido estudiado ampliamente debido a su distribución cosmopolita y a su fácil acceso.

Representado en el Eje Volcánico Transversal, se encuentra el orden Rodentia, grupo que puede brindar una información particularmente valiosa desde el punto de vista citogenético. Presenta este grupo varias características que lo hacen muy útil para el estudio de la evolución cromosómica. La primera característica, es su tiempo de generación, entendido como el lapso de tiempo que transcurre desde su nacimiento hasta el momento en que asume su madurez sexual. En condiciones iguales, el tiempo de generación está en relación inversamente proporcional a -

la velocidad de evolución. Algunos roedores pequeños pueden llegar a la edad de reproducirse en un mes (Ohno, 1970); en 10000 años, puede haber por lo tanto teóricamente, 120000 generaciones. En el mismo lapso de tiempo, una especie de mamíferos de talla grande - un ungulado, por ej., cuyo tiempo de generación fuera de cinco años, puede tener únicamente 2000 generaciones; es decir, que mientras el roedor se reproduce 60 veces, el ungulado lo hará una vez. De allí que la especie de roedores, pueda tener muchas más oportunidades de radiación evolutiva en el mismo lapso de tiempo. El efecto del tiempo de generación en la velocidad de la evolución, puede ilustrarse al comparar algunos caracteres de las especies, como puede ser, la distribución geográfica y su número cromosómico, en la subfamilia Microtinae de los roedores y la familia Camelidae de los ungulados. La diversificación de ambas parece haberse llevado a cabo en un lapso de un millón de años. El ámbito geográfico ocupado por la subfamilia Microtinae abarca la mayor parte de Norte América y se extiende hacia el Sur hasta Guatemala; y en Eurasia, comprende los dos tercios septentrionales. Existen en la actualidad alrededor de 50 especies de esta subfamilia. Por otra-

parte los miembros de la familia Camelidae actuales, se han originado de un antecesor común que vivió en Norteamérica aproximadamente hace un millón de años. Sin embargo, existen únicamente seis especies contemporáneas: los camellos (Camelus bactrianus), dromedarios (C. dromedarius), en el viejo mundo; y tres especies de llamas y una de vicuña en Sudamérica.

Por lo que respecta al número cromosómico, el número diploide en la subfamilia Microtinae, va de 60 en Microtus ohrotorrhinus (Meylan, 1967), a 17 en Microtus oregoni (Ohno et al., 1963). En contraste, todas las especies de camélidos, sin distinción tienen un complemento diploide aparentemente indistinguible, de 74 cromosomas (Benirschke, 1967; Taylor et al., 1968).

Se puede tener una idea global del grado de evolución adaptativa que se ha llevado a cabo en el grupo de los roedores al considerar el número de entidades genéricas y subgenéricas que se han originado dentro del orden. El grupo está formado por 1687 especies vivientes que pertenecen a 43 familias y 354 géneros, los cuales ocupan una gran gama de habitats y tienen una distribución cosmopo

lita. Estos organismos han dado una gran cantidad de información bajo el punto de vista citogenético, al reflejarse también en este tipo de estudios la activa evolución en que se encuentran los roedores, como puede estimarse en los trabajos de Matthey (1945, - 1954, 1957, 1963); Hsu y Arrighi (1966), Nadler - (1966 y 1969), Ohno y Weiler (1962) y Ohno (1965).

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 estos estudios han sido realizados por investigadores de la Universidad Nacional Autónoma de México (Laguerda Figueras et al., 1971; Solís W., 1972; Uribe Alcocer et al., - 1972, 1973, 1974; Rodríguez Romero et al., 1973 etc.).

Dentro del territorio nacional confluyen las zonas neártica y neotropical. Una de las zonas de transición es el Sistema Volcánico Transversal ya que en ésta se presentan condiciones climáticas y ecológicas que al presionar selectivamente las poblaciones y modelar las adaptaciones de las mismas, le han dado una particular fisonomía a las comunidades que integran las áreas de transición entre ambas zonas bio

geográficas, tales condiciones han propiciado necesariamente el juego de los mecanismos adaptativos, que en los grupos biológicos allí localizados, han producido y siguen produciendo una intensa y particular especiación. En la actualidad las cumbres de las montañas que forman el Sistema Volcánico Transversal se han constituido en relictos de poblaciones, que en épocas pasadas, tuvieron una distribución más amplia. En el seno de dichas poblaciones se han originado especializaciones marcadas tendientes a la adaptación al medio ambiente en que viven (Hooper, 1952; Rojas, 1950); estas especializaciones, han podido ser establecidas debido al restringido hábitat que ocupan y seguramente, al aislamiento con otras especies de características generalizadas.

En esta zona, se encuentra representado el importante grupo de los roedores dentro del que se encuentra la familia Cricetidae, que es una de las más importantes desde el punto de vista citogenético, debido a los reajustes presentados por sus complementos cromosómicos, que se expresan en la variación tanto del número, como de la estructura de sus unidades hereditarias. El género Peromyscus perteneciente a esta familia, ha sido objeto de un estudio intensi

vo (Hsu y Arrighi, 1966 y 1968; Kreizinger y Shaw, 1970; Bowers, 1974), y se ha mostrado que es una entidad taxonómica en plena evolución, al tiempo que ha permitido ver los mecanismos evolutivos que actúan a nivel cromosómico.

Se han estudiado de dicha área, roedores de las especies Neotomodon alstoni alstoni, (Uribe Alcocer et al., 1972, 1973, 1974); y Neotomodon alstoni perotensis, (Rodriguez Romero et al., 1974).

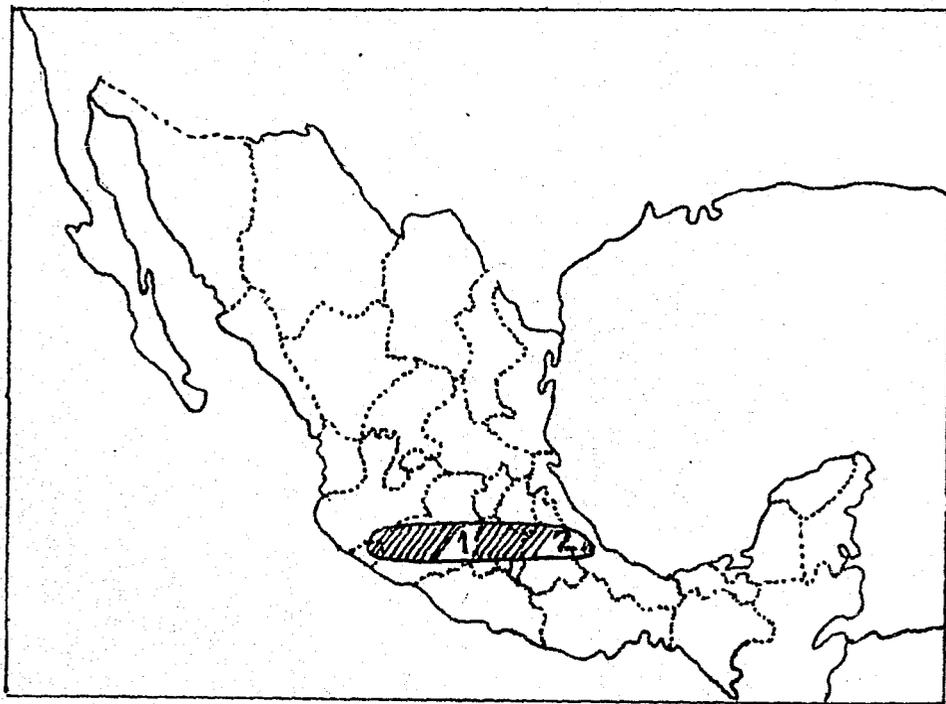
Muy relacionado con los géneros anteriores está el género Reithrodontomys, que se encuentra representado por varias especies dentro de la zona mencionada, Reithrodontomys fulvescens (subespecie toltecus); R. megalotis; R. sumichrasti y R. chrysopsis. Las dos primeras especies son consideradas especies generalizadas con número elevado de subespecies y ocupan un ámbito de distribución muy amplio que prácticamente abarca todo el territorio nacional. Las dos últimas son entidades restringidas a ámbitos progresivamente menores, R. sumichrasti, cuyas poblaciones se encuentran formando 8 subespecies, ocupan el Eje Volcánico Transversal y zonas de la Sierra Madre del Sur; R. chrysopsis, (Fig. No. 1), posiblemente sea una rama surgida del tronco an

cestral de R. sumichrasti, tiene un ámbito de distribución restringido a las cumbres más altas de las montañas del Eje Volcánico Transversal donde seguramente se dieron las condiciones de especialización para la especie chrysopsis. En la actualidad se considera dicha entidad dividida en dos subespecies: Reithrodontomys chrysopsis chrysopsis y R. chrysopsis perotensis.

Se han realizado estudios citogenéticos en otras especies de Reithrodontomys. Shellhammer, 1967, estudió poblaciones de R. raviventris halicoetes; R. raviventris raviventris, así como de R. megalotis. Posteriormente, Blanks y Shellhammer en 1968, estudiaron poblaciones de R. megalotis distichlis y de R. megalotis longicaudus. Hsu, T. C. y Benirschke, K., 1968, estudiaron poblaciones de R. fulvescens. (Tabla No. 2).

El objeto del presente trabajo es el estudio citogenético de individuos pertenecientes a poblaciones de R. chrysopsis chrysopsis y de R. chrysopsis perotensis, a fin de establecer el número diploide, el número fundamental y la estructura de los elementos del complemento diploide de ambas poblaciones.

FIG. NO. 1. DISTRIBUCION DE REITHRODONTOMYS chrysopsis.



- 1). Reithrodontomys chrysopsis chrysopsis.
- 2). Reithrodontomys chrysopsis perotensis.

Los resultados de las investigaciones emprendidas podrán complementar otros estudios (morfológicos, ecológicos, etc.); indispensables para confirmar o modificar la ubicación taxonómica de la especie y de las subespecies en cuestión. El análisis de los cariotipos que caracterizan a estas poblaciones y las relaciones intraespecíficas entre éstas, así como el estudio de dichos cariotipos en entidades interespecíficas, simpátricas o alopátricas, permitirán establecer relaciones entre los complementos cromosómicos - analizados y la posición filogenética y geográfica - de la entidad taxonómica estudiada.

Según Mayr (1969), cualquier fenómeno que afecte la estructura cromosómica es significativo, y los fenómenos como el polimorfismo interespecífico, constituyen pasos evolutivos trascendentes que en ocasiones, conducen a las poblaciones a un aislamiento definitivo, expresado posteriormente en el polimorfismo interespecífico, lo que constituye uno de los principales mecanismos de especiación. Dicho polimorfismo, se presenta en ocasiones en el propio complemento cromosómico.

Los resultados de estas investigaciones permitirán encontrar e interpretar, la variación de la es---

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.

M A T E R I A L Y M E T O D O S .

Para el estudio estadístico que se presenta, - fueron utilizados tres ejemplares hembras de Reithrodontomys chrysopsis perotensis, colectados en el Centro de las Lajas, Veracruz, a una altitud de 3100 m. sobre el nivel del mar, en las inmediaciones de la estación retransmisora de televisión de Telesistema Mexicano, durante el Verano y el Otoño de 1973; y cuatro ejemplares de R. chrysopsis chrysopsis, dos machos y dos hembras, en las inmediaciones de la Cima-Tlalpan, D.F., hacia el Km. 43 de la carretera federal México-Cuernavaca.

Posteriormente, se verificó el número cromosómico y la estructura de los elementos del cariotipo de dicha entidad taxonómica en ejemplares capturados en zonas distintas a las antes mencionadas. Se realizaron dos colectas en la Delegación de Contreras, D.F., una en febrero y otra en marzo de 1975, obteniéndose en la primera dos ejemplares hembras, y en la segunda una hembra y un macho. También fueron procesados dos ejemplares hembras colectados 3 Km. al oeste de Perote, Ver., en mayo de 1975.

I. COLECTA.

Se utilizaron trampas tipo Havart para la colecta del material biológico, así como las técnicas convencionales de trampeo. Los especímenes fueron pasados a jaulas para su traslado a laboratorio donde hubieran de ser procesados.

II. TECNICAS

1. Preparación, procesamiento y análisis microscópico del material de estudio.

Una hora antes de sacrificar al animal, se le inyectó intraperitonealmente una solución acuosa de colchicina al 0.04% en una proporción de 1 ml. por cada 100g. de peso del ejemplar.

Se practicaron disecciones para extraer los fémures a partir de los cuales se obtuvo el material celular para su análisis cromosómico. En la médula ósea existe gran cantidad de tejido hematopoyético, lo cual proporciona células en proceso de división, las que, gracias al uso del mitostático, son detenidas en la metafase mitótica.

a). Se extrajeron las células de la médula ósea cortando las epífisis e inyectando medio TC 199 por la-

cavidad medular, obteniéndose una suspensión que fue incubada a 37° durante 20 minutos.

b). La suspensión celular así obtenida se centrifugó a 2000 RPM durante 5 minutos y se extrajo el sobrenadante. Se agregó una solución hipotónica de KCL 0.057M; utilizando una micropipeta se resuspendió y se dejó reposar durante 10 minutos. El choque hipotónico, permite la entrada de líquidos produciendo un estado de turgencia, para que al gotear estallen las células separándose los cromosomas.

c). Por centrifugación a 1500 RPM durante 10 minutos se obtuvo un botón de células. Se separó el sobrenadante por decantación. Al botón de células se le agregó una solución fijador de metanol acético en una proporción de 3:1; a continuación se resuspendieron las células.

d). Finalmente, el botón obtenido se resuspendió en una cantidad de fijador, procediéndose a elaborar las preparaciones dejando caer varias gotas sobre las laminillas que previamente habían sido tratadas con una mezola de alcohol-éster en una proporción de 1:1.

Las laminillas se pasaron por una flama para acen—
tuar la separación de los cromosomas.

e). Las preparaciones fueron secadas al aire y teñi—
das con una solución de Geimsa durante 20 minutos.
Se lavaron en agua corriente durante un minuto y des—
pués de secarse, se montaron en diaphane.

f). El material celular se examinó microscópicamen—
te, y se seleccionaron los campos que mostraron las
mejores metafases. Para la localización de los mis—
mos. se utilizó un England Finder.

2. Fotografía.

a). Se utilizó un fotomicroscopio Reichert con ocu—
lar de 10X, objetivo Neofluar 100/1.3 y un filtro —
de interferencia Carl Zeiss 467806. Se fotografia—
ron los mejores campos con película Kodak Contrast—
HC 35-36 Panchromatic. La intensidad de la luz fue—
regulada automáticamente.

La película fue procesada utilizando revelador
Kodak D11 y fijador Kodak Fixer. Los positivos am—
plificados se imprimieron en papel Kodabromide F4 y
F5, y se revelaron con Dektol Kodak, fijándose con—

Rapid-Fixer.

3. Elaboración de cariotipos e idiogramas.

Los cromosomas de cada una de las amplificaciones seleccionadas, fueron recortados y acomodados por parejas de homólogos, y marcados por una rueda dentada Gestetner RPS 5. Se clasificaron tomando en cuenta su longitud y morfología, utilizando como criterio el sistema estandar de nomenclatura propuesto en la conferencia de Denver en 1960, y los métodos de Al-Aish et al., 1969.

La clasificación de los cromosomas, se realizó tomando en cuenta los siguientes parámetros:

a). La longitud relativa (LR) de cada cromosoma con respecto a la longitud total de un juego haploide incluyendo un cromosoma X. Esta longitud relativa se expresa en unidades por mil:

$$LR = \frac{P + Q}{23 \text{ autosomas} + X} (1000)$$

Donde:

P = longitud de brazo corto.

Q = longitud de brazo largo.

b). La proporción de la longitud del brazo largo (Q), a la longitud del brazo corto (P), conocida también como "arm ratio" (AR).

$$AR = \frac{Q}{P}$$

c). El índice centromérico (IC), se calcula como la relación entre la longitud del brazo corto (P), y la longitud total del cromosoma multiplicado por mil.

$$IC = \frac{P}{P + Q}$$

d). La diferencia entre la longitud del brazo largo y el brazo corto (d), indica la posición del centrómero en el cromosoma. Cualquier cromosoma se considera dividido en 10 partes, independientemente de su longitud absoluta. Utilizando la medida de la proporción de longitud de los brazos, ya obtenida, se puede utilizar la siguiente fórmula:

$$d = \frac{10 (AR - 1)}{(AR + 1)}$$

La longitud total del complemento cromosómico, se determinó midiendo todos los cromosomas; y la longitud relativa de cada cromosoma, se obtuvo teniendo la parte proporcional de cada cromosoma con respecto al total de cada cariotipo particular. La longitud relativa propuesta para cada par cromosómico, es el promedio de las longitudes relativas obtenidas en cada cariotipo. Esta medida se utiliza como base para la elaboración de cariotipos e idiogramas. Sin embargo, dado que la posición del centrómero relativa dentro del cromosoma es muy constante, algunos autores (Hsu, 1952; Tjio y Levan, 1956; Chu, 1960); han clasificado a los cromosomas tomando en cuenta la posición del centrómero.

A continuación se presenta una clasificación basada en la posición del centrómero (Levan Frega y Sandberg, 1964).

IC	d	AR	Clasificación Centrómero en:	
50.0	0:0	1.0	Punto Medio	M
47.5-37.5	0:0-2:5	1.0-1:7	Región Media	m
37.5-25	2:5-5:0	1:7-3:0	Región Submedia	sm
25-12:5	5:0-7:5	3:0-7:0	Región Subterminal	st
12.5-2.5	7:5-10	7:0-0	Región Terminal	t
2.5-0	10	0.0	Punto Terminal	T

Se incluye dentro de este sistema la clasificación más común, aunque un tanto inexacta, de los cromosomas:

Metaocéntricos.- Centrómero en la región o punto medio (White, 1954).

Submetacéntricos.- Centrómero en posición submedia.

Subtelocéntricos.- Centrómero en posición subterminal.

Acrocéntricos.- Centrómero en la región terminal.

Telocéntricos.- Centrómero en punto terminal.

Respecto a los cromosomas telocéntricos, algunos autores los sitúan como acrocéntricos, ya que en su opinión el segundo brazo está siempre presente aunque algunas veces sus dimensiones son menores al límite de resolución del microscopio (Navashin, 1916; Lewitsky, 1931; Darlington, 1936; Rhoades, 1940 y White, 1954).

Se hace notar que en el presente trabajo de roedores se denominan "acrocéntricos" a los cromosomas con centrómero terminal.

Al-Aish, 1969; recomienda para la elaboración de cariotipos, que los cromosomas sean colocados dentro del grupo a que pertenecen (M, m, sm, st, t y T) y posteriormente ordenarlos en forma decreciente de longitud.

El idiograma fue elaborado utilizando como base el valor promedio de las longitudes de los brazos de cada cromosoma. Posteriormente se calcularon los parámetros arm ratio, diferencia entre la longitud del brazo largo y brazo corto; longitud relativa e índice centromérico.

La obtención de estos datos permitió hacer una clasificación de los cromosomas de acuerdo con la posición del centrómero (Levan et al., 1964; Al-Aish, 1969 y Shellhammer, 1967), y una correcta distribución de los mismos dentro del idiograma.

R E S U L T A D O S .

Las subespecies de Reithrodontomys chrysopsis - estudiadas, tienen ambas un número diploide de 40 - cromosomas y el NF de la especie es de 76 con el patrón de diferenciación sexual XX/XI (Matthey, 1945).

Debe hacerse notar que a lo largo del proceso - de revisión del material se encontró predominantemente como número diploide 40 cromosomas, sin embargo - en algunas ocasiones se encontraron 39 cromosomas, - lo que puede atribuirse quizás, a la pérdida ocasional de algún cromosoma durante el procesamiento del material.

En el cariotipo propuesto, (Fig. No. 2), se incluyen 19 pares de autosomas y los cromosomas sexuales X y Y, todos ellos birrámeos.

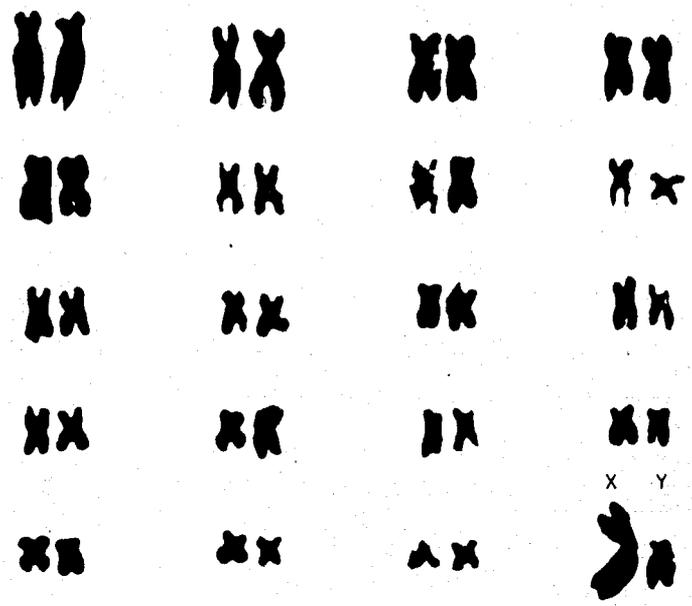
En la tabla de resultados (Tabla No. 1), se muestran las clasificaciones obtenidas según los métodos de Al-Aish, 1969 y Levan et al., 1964; y los métodos de Shellhammer, 1967; a fin de poder establecer comparaciones entre ellos.

De acuerdo con el método de Shellhammer, los - tres pares de autosomas mayores (pares 1, 2 y 3), -

CARIOTIPO DE :

Reithrodontomys chrysopsis

A.



B.

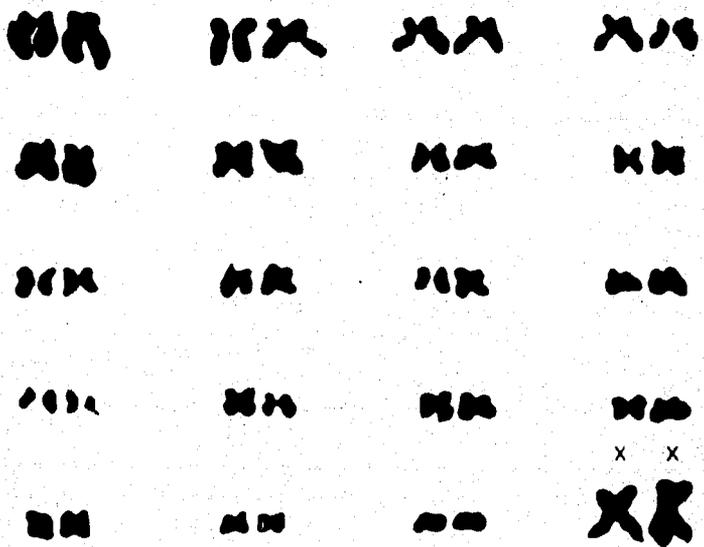
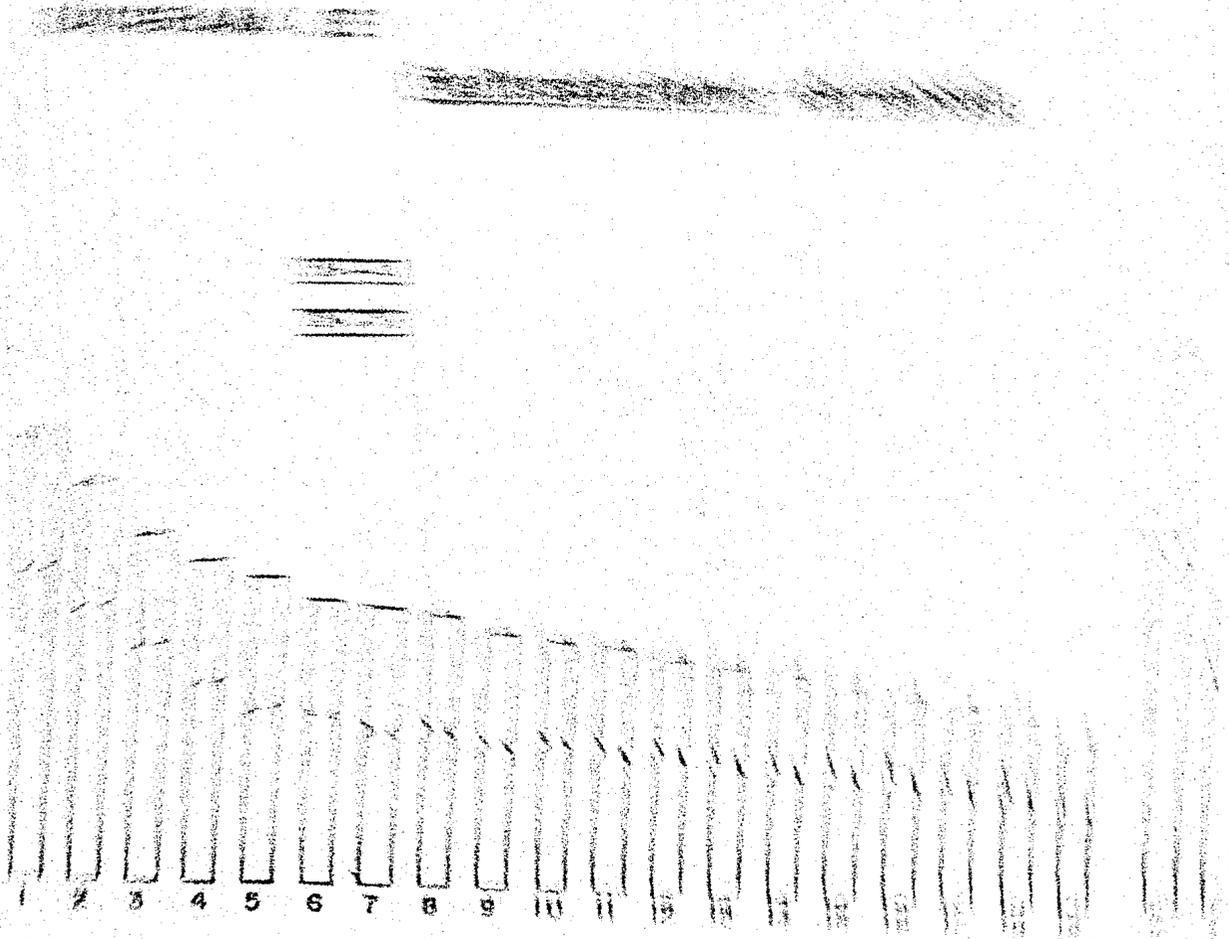


FIG. No. 2 A, CARIOTIPO DE UN EJEMPLAR MACHO DE LA SUBESPECIE perotensis.
B. CARIOTIPO DE UN EJEMPLAR HEMBRA DE LA SUBESPECIE chrysopsis.

tienen el centrómero en posición subtelocéntrica (st); o submetacéntrica (sm), según All-Aish (1969); y los 16 pares de autosomas restantes, lo presentan en posición submetacéntrica (sm); o metacéntrica (m) según Shellhammer y All-Aish, respectivamente. Siguiendo los mismos criterios, el cromosoma X es subtelocéntrico (st), o submetacéntrico (sm); y el cromosoma Y es subtelocéntrico (st) según ambos métodos.

En cuanto a tamaños relativos decrecientes, el cromosoma mayor es el cromosoma sexual X (st), con una longitud relativa total de 100.01; le siguen en tamaño los tres primeros pares de autosomas (pares 1, 2 y 3); viene después el cromosoma Y (st), con una longitud relativa de 57.78; y a continuación los 16 pares de autosomas submetacéntricos restantes (del par 4 al 19), ordenados previamente en función de su longitud relativa decreciente, resultando obviamente, que el par menor es el par 19 (Graf. No. 1).

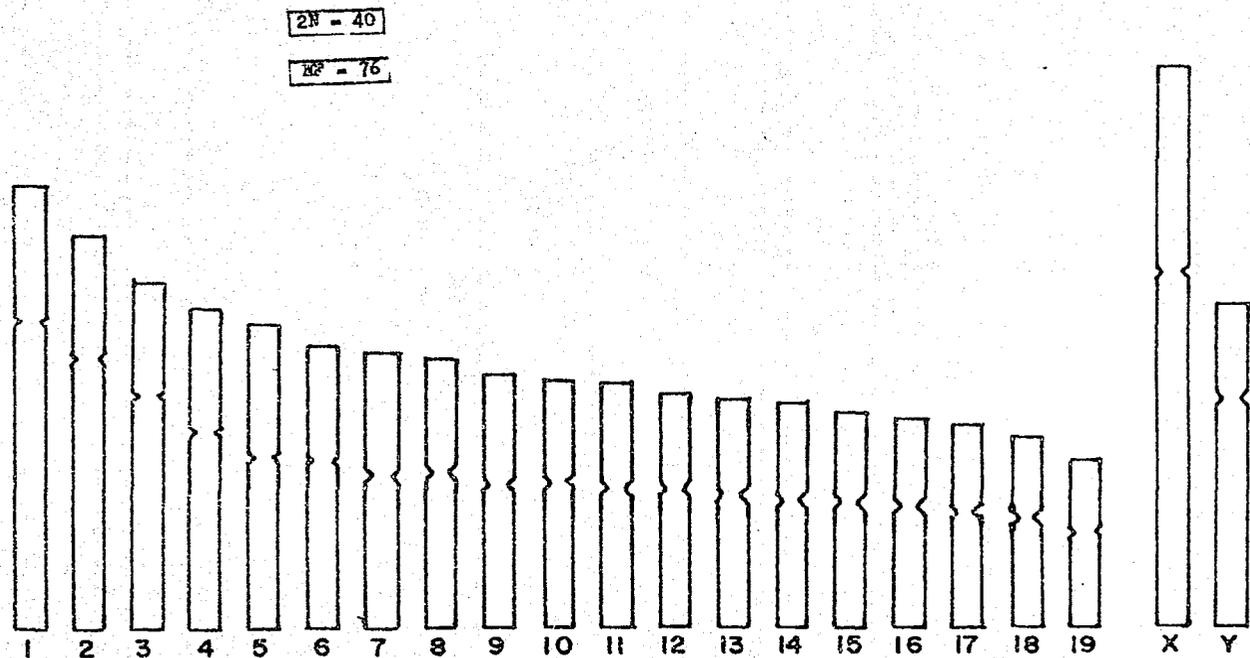
Los cromosomas sexuales difieren entre sí; el cromosoma X, es el más grande, lo cual favoreció su identificación, y ocupa aproximadamente el 10% del total del complemento haploide. Según Ohno, 1969, el cromosoma X ocupa aproximadamente el 5% del complemento haploide, o un múltiplo de esta cantidad. En este caso el -



CHAPTER NO. 1

IDIograma DE :

Reithrodontomys chrysopsis



GRAFICA NO. 1

cromosoma X es de tipo duplicado. En cuanto al cromosoma Y, tiene una longitud relativa igual a 57.78 y un índice centromérico de 24.78. Para su identificación se tuvo que recurrir al criterio de compararlo con los cariotipos correspondientes a hembras.

En la Fig. No. 2, se muestran dos cariotipos.- En la parte superior, aparece el cariotipo de un ejemplar macho de la subespecie perotensis; mientras que en la parte inferior se muestra el de un ejemplar hembra de la subespecie chrysopsis.

La representación gráfica del idiograma se ilustra en la Graf. No. 1, y los promedios de las longitudes absolutas, longitudes totales relativas, "arm-ratios", diferencias e índices centroméricos que fueron utilizados para elaborarlo, se encuentran en la tabla de resultados (Tabla No. 1).

En la Tabla No. 2, se presenta un cuadro comparativo de los datos citogenéticos encontrados para distintas especies del género Reithrodontomys.

TABLA NO. 1. RESULTADOS DEL ANALISIS ESTADISTICO DE LAS MEDICIONES DE CARIOTIPOS DE Reithrodontomys chrysopsis, Y SU CLASIFICACION.

Número de cromosoma	Longitud relativa brazo	Longitud relativa brazo	Longitud relativa total	Indice cromómico	Arm ratio	Diferencia	Clasificación	
	corto	largo					+	++
1	24.08	54.78	78.86	30.53	2.27	3.88	sm	st
2	21.56	48.60	70.16	37.18	2.25	3.84	sm	st
3	20.05	40.71	60.76	30.30	2.03	3.39	sm	st
4	22.44	34.39	56.83	39.48	1.53	2.09	m	sm
5	23.57	30.97	54.54	43.21	1.31	1.34	m	sm
6	19.90	30.23	50.13	39.69	1.52	2.06	m	sm
7	21.65	27.17	48.82	44.34	1.25	1.11	m	sm
8	20.17	27.73	47.90	42.10	1.37	1.56	m	sm
9	20.03	25.01	45.04	44.47	1.25	1.11	m	sm
10	18.47	25.80	44.27	41.72	1.40	1.66	m	sm
11	19.43	24.22	43.65	44.51	1.25	1.11	m	sm
12	17.85	24.45	42.30	42.19	1.37	1.56	m	sm
13	17.89	23.14	41.03	43.60	1.29	1.26	m	sm
14	17.66	22.49	40.15	43.98	1.27	1.18	m	sm
15	16.12	22.53	38.65	41.70	1.40	1.66	m	sm
16	16.12	21.37	37.49	42.99	1.33	1.41	m	sm
17	15.97	20.30	36.27	44.03	1.27	0.95	m	sm
18	14.09	18.79	32.88	42.85	1.33	1.41	m	sm
19	13.71	16.55	30.26	54.30	1.21	0.95	m	sm
X	36.66	63.35	100.01	36.65	1.73	2.67	sm	st
Y	14.32	43.46	<u>57.78</u>	24.78	3.03	5.04	st	st
			1000.00					

+).- Según método de Al-Aish (1969), Levan et al. (1964).

++).- Según método de Shellhammer (1967).

TABLA NO. 2. CUADRO COMPARATIVO DE LOS DATOS CITOGENETICOS ENCONTRADOS PARA DISTINTAS ESPECIES
DEL GENERO REITHRODONTOMYS.

	2n	m	sm	st	a	X	Y	NF	autor
<u>Reithrodontomys megalotis longicaudus</u>	44	20	16	6	-	sm	st	84	(2)
	42-46	18-20			0 - 2			?	(2)
<u>Reithrodontomys megalotis distichlis</u>	42-46	18-20			0 - 2			?	(2)
<u>Reithrodontomys raviventris raviventris</u>	38	10	18	8	-	sm	st	72	(1)
<u>Reithrodontomys raviventris halicoetes</u>	38	14	16	6	-	sm	st	72	(1)
<u>Reithrodontomys fulvescens</u> sp	50	-	-	-	48	-	-	48	(3)
<u>Reithrodontomys chrysopsis chrysopsis</u>	40	-	32	6	-	st	st	76	(4)
<u>Reithrodontomys chrysopsis perotensis</u>	40	-	32	6	-	st	st	76	(4)

- (1) Shellhammer, 1967.
 (2) Blanks y Shellhammer, 1968.
 (3) Hsu y Benirschke, 1968.
 (4) Presente trabajo.

D I S C U S I O N .

En los estudios realizados hasta el momento se han encontrado los resultados referidos en la tabla No. 2.

Las medidas de las longitudes relativas de cada uno de los elementos de los complementos cromosómicos de las dos subespecies de Reithrodontomys chrysopsis estudiadas, no mostraron diferencias significativas. Una pequeña variación existente entre las mismas, puede atribuirse a que los cromosomas se fijaron durante distintas etapas de la mitosis, puesto que inicialmente, se encuentran en su mayor grado de alargamiento y disminuye gradualmente hacia el final de la metafase, cuando la espiralización de las subunidades de los cromosomas llega a su máximo (John y Lewis, 1968). Existen así mismo, tanto en los cromosomas, como en los propios animales diferencias individuales que determinan respuestas típicas no siempre uniformes al efecto de la colchicina; lo que produce distintos grados de contracción en los cromosomas. La disposición de los brazos de algunos cromosomas que pueden quedar doblados o sobrepuestos, difi-

culta su medición. No obstante, como todo el juego de cromosomas es sometido a las mismas condiciones, se considera que las medidas de las longitudes relativas totales no presentan diferencias.

El número diploide (40) de las subespecies estudiadas, difiere del de otras especies analizadas en trabajos previos, ocupando un lugar intermedio entre Reithrodontomys megalotis (42-46) y Reithrodontomys raviventris (38).

Hooper (1952), basado en estudios de tipo morfológico y Blanks y Shellhammer (1969), basados en estudios de tipo citogenético, coinciden en establecer relaciones filogenéticas muy próximas entre R. megalotis y R. raviventris, habiendo posiblemente derivado esta última del seno de la primera.

La entidad taxonómica estudiada, Reithrodontomys chrysopsis, es colocada por Hooper dentro del mismo subgénero que las especies anteriormente mencionadas; pero el ancestro común con ellas, se remonta a formas semejantes y contemporáneas a la especie fósil R. simplicidens. Los estudios citogenéticos emprendidos sugieren así mismo una semejanza en el cariotipo, puesto que al igual que las especies R. megalotis y R. raviventris, su cariotipo tiene predominancia de-

cromosomas birrámeos, y por ello, un número fundamen-
 tal elevado; los cromosomas monorrámeos son escasos -
 dentro de estas especies y no se encontraron en la -
 especie objeto de nuestro estudio.

Es interesante mencionar que existe un contraste
 notable entre las especies mencionadas, con Reithro-
 dontomys fulvescens, cuyo cariotipo ha sido estudiado,
 y presenta un número diploide mayor que las demás es-
 pecies estudiadas, siendo todos sus cromosomas mono-
 rrámeos. Se puede afirmar que este cariotipo (según -
 los criterios de Baker y Mascarello, 1968), presenta-
 características cariológicas primitivas.

Coincidentemente Hooper, en el estudio antes menciona-
 do, sugiere que esta especie aunque perteneciendo tam-
 bién al subgénero Reithrodontomys, comparte un anoes-
 tro común con las demás especies que ocupan hoy en -
 día E.E.U.U., México y Centro América. Se puede pen-
 sar que Reithrodontomys fulvescens ha conservado un -
 mayor número de características cromosómicas primiti-
 vas lo cual hace que su cariotipo sea igual o muy se-
 mejante al cariotipo de los individuos que formaron -
 el tronco ancestral del género Reithrodontomys.

Basándose en los criterios de Baker y Mascarello,
 1968, quienes postularen que el cariotipo primitivo -

de los oricétidos, contenía de 48 a 50 autosomas a—
crocéntricos y que la reducción del número diploide—
podría considerarse como un indicio de evolución cro—
mosómica, podemos afirmar que las poblaciones de Rei—
throdentomys chrysopsis son menos evolucionadas que—
R. raviventris y más evolucionadas que R. megalotis.
De las poblaciones estudiadas, R. fulvescens, es el—
más primitivo cariológicamente.

Lo anterior, se puede explicar tomando en consi—
deración que la zona de distribución de R. megalotis
es muy extensa, ya que comprende desde el Sur de Ca—
nadá hasta México. Shellhammer, sugiere que las po—
blaciones de R. raviventris se formaron a partir de—
R. megalotis en tiempos recientes (en los últimos -
5000 años), como resultado de los cambios ecológicos
producidos por la elevación del nivel del mar en la
Bahía de San Francisco y la formación de marismas.
Según este autor, las subespecies de R. raviventris—
tuvieron tiempo suficiente de aislamiento geográfico
para el establecimiento de otros mecanismos de aisla—
miento, entre ellos el cromosómico, y así se encuen—
tran en la actualidad como subespecies más evolucion—
nadas cariológicamente que la probable especie ance—
stral. Por lo que se refiere a R. fulvescens, tiene -

una zona de distribución que se extiende desde las regiones áridas del Sur de E.E.U.U., hasta Honduras, lo cual implica, al igual que en el caso de R. megalotis, un menor grado de especialización, y por ende, menor índice evolutivo con características de adaptación generalizadas, por el contrario, R. raviventris, debe tener una mayor especialización para satisfacer sus estrictas necesidades ecológicas, en vista de que su hábitat de distribución se reduce únicamente (como ya se mencionó), a las marismas cercanas a la Bahía de San Francisco.

En el caso de R. chrysopsis, las diversas subespecies han ocupado un área en condiciones ecológicas similares, bosques de coníferas de una altitud superior a los 2900 m. sobre el nivel del mar. No ha sido sino hasta tiempos muy recientes, que los cambios climáticos o probablemente, la alteración del medio ambiente a causa de la actividad del hombre, han restringido el flujo genético entre poblaciones contiguas. Dando suficiente tiempo de aislamiento geográfico, quizás se podrían llegar a ver cambios cromosómicos.

Tomando en cuenta estas consideraciones, podemos situar a las poblaciones de Reithrodontomys chrysopsis, en un nivel intermedio entre R. megalotis y R. raviven-

tris, tanto por su ámbito de distribución y sus requerimientos ecológicos, como por el cariotipo que presenta.

Para poder explicar el número diploide y el número fundamental de R. chrysoptis, habría que recurrir a mecanismos tan complejos como son los procesos de fusión céntrica y las inversiones pericéntricas. Los procesos de fusión céntrica, explicarían la reducción del número cromosómico y la formación de algunos cromosomas birrámeos; y la aparición de los otros cromosomas birrámeos, mediante mecanismos de inversiones pericéntricas; en comparación con los géneros Neotomodon y Peromyscus, en los cuales únicamente los mecanismos de inversiones pericéntricas parecen haber sido determinantes (Hsu y Arrighi, 1968; Uribe et al., 1973, 1974; Rodríguez et al., 1974).

Es un hecho curioso, que el género Peromyscus, que se presume cercano y de una distribución mayor que Reithrodontomys, tenga en general un cariotipo más primitivo que el de este último. Quizá esto se debe a que un organismo de amplia distribución tiene mayor necesidad de mantener un cariotipo generalizado y primitivo para hacer frente a las exigen-

cias que surgen de cada medio ambiente en que se encuentran. Sin embargo, el género Neotomodon, de distribución más bien restringida, debería tener un cariotipo más evolucionado, cosa que no sucede. Tal vez la respuesta se deba buscar en el hecho de que Reithrodontomys representa una rama del grupo de los Cricetinae que se desprende antes que Peromyscus y Nectomodon y que sean organismos en los cuales fortuitamente en un principio, los cromosomas hayan cambiado su estructura de telocéntricos a metacéntricos. Los descendientes de tal rama pueden así presentar un cariotipo compuesto exclusivamente o casi exclusivamente de cromosomas birráneos. (La guarda et al., 1974; Uribe et al., 1972, 1973; Rodríguez et al., 1974).

Por no haberse realizado estudios citogenéticos de otras especies cuyo ámbito de distribución sea cercano a las poblaciones estudiadas, no existen bases para poder sugerir los mecanismos específicos y una secuencia exacta de los pasos evolutivos de R. chrysopsis, que hubieran originado su actual complemento cromosómico.

Para poder definir las relaciones que existen entre los patrimonios hereditarios de las poblacio-

nes estudiadas y de otras especies, será necesario recurrir a técnicas de bandeo cromosómico y técnicas autorradiográficas, que permitirán aolarar si existen patrones de comportamiento cromosómico semejantes a los de especies ya estudiadas; así como para compararlos con otras especies del género y con otros grupos, tratando de establecer el grado de afinidad entre los mismos.

CONCLUSIONES.

1. Se considera que las dos subespecies de Reithrodontomys chrysopsis estudiadas, forman una población homogénea en lo que respecta al número, tamaño y estructura de los cromosomas; ambas presentan un número diploide de 40 cromosomas, todos ellos bivalentes, incluyendo a los cromosomas sexuales. El cromosoma X, es de tipo duplicado (dato que coincide con la hipótesis planteada por Ohno, 1969).

2. Desde el punto de vista de la Citogenética, basándose en el número y estructura de los cromosomas, se sugieren relaciones con Reithrodontomys megalotis y R. raviventris, situando a Reithrodontomys chrysopsis en un nivel taxonómico intermedio entre los dos.

3. Para poder establecer las bases de los mecanismos específicos evolutivos y presentar un panorama general de las relaciones filogenéticas intra e interespecíficas, se sugiere realizar estudios citogenéticos en un mayor número de poblaciones de las

subespecies en estudio; así como, extender las investigaciones hacia poblaciones de otras especies, cuyo ámbito de distribución sea cercano a las poblaciones en cuestión y a otros grupos afines.

4. La posible obtención de resultados satisfactorios, dependerá en gran parte de la aplicación oportuna de técnicas de laboratorio eficaces, tales como las técnicas de bandeo cromosómico y las técnicas autorradiográficas, las cuales han abierto nuevas perspectivas al campo de la Citogenética.

B I B L I O G R A F I A .

- AL-AISH, M., 1969. Human Chromosome Morphology. I. Studies on Normal Chromosome Characterization, Classification and Karyotyping. Can. Jour. Gen. and Cytol. 11:370-381.
- ATKIN, N.B., S. OHNO, 1967. DNA values of four primitive chordates. Chromosoma 23:10-13.
- BAKER, R.J. y J.F. MASCARELLO, 1968. Karyotyping analyses of the genus Neotoma (Cricetidae-Rodentia). Cytogenetics 8:187.
- BENIRSCHKE, K., 1967. Sterility and fertility of interspecific hybrids. In Comparative Aspects of Reproductive Failure, Benirschke, K. (Ed.)
- BLANKS, G.A. y H.S. SHELLHAMMER, 1968. Chromosome polymorphism in California populations of Harvest Mice. Jour. Mamm. 49 (4): 1 - 9 .
- BOWERS, J.H., R.J. BAKER y J.L. SMITH, 1974. Chromosomal, Electrophoretic and Breeding studies of selected populations of Deer Mice (Peromyscus maniculatus) and Black-eared Mice (P. melanotis). Evolution 27 (3):378-386.
- CHU, E.H.Y. y V. MONESI, 1960. Analysis on X-Ray induced Chromosome aberration in mouse somatic cells in vitro. Genetics 45:981.
- DARLINGTON, D.E., 1936. Crossing over and its mechanical relationships in Chortippus and Stauradarus. J. Genet. 33:465.

- DE ROBERTIS, E.D., W.W. NOWINSKI y J.A. SAEZ, 1971. Biología Celular.
Edit. El Ateneo. 591 pp.
- HOOPER, E.T., 1952. A systematic review of the Harvest Mice (Genus
Reithrodontomys) of Latin America. Misc. Publ. Mus.
Zool. Univ. Michigan 77:216.
- HSU, T.C., 1952. Mammalian chromosomes in vitro. I. The Karyotype.
J. Heredity 43:167-172.
- HSU, T.C. y F.E. ARRIGHI, 1966. Chromosomal evolution in the genus
Peromyscus (Cricetidae-Rodentia). Cytogenetics 5:355-359.
- HSU, T.C. y F.E. ARRIGHI, 1968. Chromosomes of Peromyscus (Cricetidae-
Rodentia). I. Evolutionary trends in 20 species. Cyto-
genetics 7:417-446.
- HSU, T.C. y BENIRSCHKE, K., 1968. An atlas of Mammalian Chromosomes.
2 folio 67.
- JOHN, B., y K.B. LEWIS, 1968. The chromosome complement. Protoplasmato-
logica 6:1-206.
- KREIZINGER, J.D. y M.W. SHAW, 1970. Chromosomes of Peromyscus maniculatus
(Cricetidae-Rodentia). Cytogenetics 9: 52-70.
- LACUARDA-FIGUERAS, A., J. ROMERO-JARERO, J. PAULETE VANRELL y S. SCAGLIA
DE PAULETE VANRELL, 1971. Cytogenetic Analysis of Pappogeomys (Crateo-
geomys) merriami merriami. Mamm. Chrom. Neval. 12:129.
- LEVAN, A., K. FREDGA y A. SANDBERG, 1964. Nomenclature for centromeric
position of chromosomes. Hereditas 52:201-220.
- LEWITSKY, G.A., 1931. The Morphology of Chromosomes. Bull. Appl. Bot.
PP - Breed 27:19-174.

- MATTHEY, R., 1954. Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dans le genre Gerbillus (Rodentia - Muridae - Gerbillinae). Experientia 10: 464.
- MATTHEY, R., 1957. Cytologie Comparée Systematique et phylogenie des Microtinae. (Rodentia - Muridae). Rev. Suisse Zool. 64:39.
- MATTHEY, R., 1963. Polymorphism chromosomique intraspécifique chez un mammifere Leggada minutoides Smith (Rodentia - Muridae). Rev. Suisse Zool. 70:173.
- MAYR, E., 1969. Species, Speciation and Chromosomes. In K. Benirschke (Ed.) Comparative Mammalian Cytogenetics. Springer - Verlag.
- MEYLAN, A., 1967. Microtus chrotorrhinus, another species with giant sex chromosomes. Mamm. Chrom. Newsl. 8:280-281.
- MURAMOTO, J., S. OHNO y N.B. ATKIN, 1968. On the diploid state of the fish order Ostariophisi. Chromosoma 24:59-66.
- NADLER, C.F., 1966. Chromosomes of Spermophilus franklini and Taxonomy of the Ground squirrel genus Spermophilus. Syst.Zool. 15:199.
- NADLER, C.F., 1969. Chromosomal evolution in Rodents. In K. Benirschke (Ed.) Comparative Mammalian Cytogenetics. Springer - Verlag.
- NAVASHIN, S.C., 1916. On some signs of the internal organization of Chromosomes. Sborn. K.A. Timiriazev. 185-214.
- OHNO, S. y C. WEILER, 1962. Relationship between large "Y" Chromosome and side pairing of the "XY" bivalent observed in the Chinese Hamster Cricetus griseus. Chromosoma 13:106.

- OHNO, S., J. JAINCHILL y C. STENIUS, 1963. The creeping vole (Microtus oregoni) as a gonosomic mosaic. I. The OX/XY-constitution of the male. Cytogenetics 2:232-239.
- OHNO, S., 1965. A phylogenetic view of the X-chromosome in man. Ann. Genet. 8:3.
- OHNO, S., N.B. ATKIN, 1966. Comparative DNA values and chromosome complements of eight species of fishes. Chromosoma 18:455-466.
- OHNO, S., 1967. Sex Chromosomes and Sex-linked genes. Vol. I. Monographs on Endocrinology. Springer - Verlag.
- OHNO, S., 1969. Evolution of Sex chromosomes in Mammals. In Annual Review of Genetics. Vol. III: 495-524. Palo Alto: Annual Review.
- OHNO, S., 1969. The Mammalian genome in Evolution and conservation of the original X-linkage group. In: K. Benirschke (Ed.) Comparative Mammalian Cytogenetics. Springer - Verlag.
- OHNO, S., 1970. Evolution by Gene Duplication. Springer - Verlag. Nueva York. 146 pp.
- RHOADES, M.M., 1940. Studies of a telocentric chromosome in maize with reference to the stability of its centromeres. Genetics 25:483-520.
- RODRIGUEZ - ROMERO, F., M. URIBE - ALCOCER y A. LAGUARDA - FIGUERAS, 1974. Cytogenetic studies in Nectomodon alstoni perotensis. Mamm.Chrom.Newsletter. en prensa.
- ROJAS - MENDOZA, P., 1951. Estudio Biológico del Conejo de los Volcanes;

SHELLHAMMER, H. S., 1967. Cytotaxonomic studies of the Harvest Mice of the San Francisco Bay region. Jour. Mamm. 48(4): 549-556.

SOLIS - WOLFOVITZ, V., 1972. Estudios citogenéticos en Peromyscus truei del Pedregal de San Angel. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

TAYLOR, K.M., D.A. HUNGERFORD, R.L. SNIDER y F.A. ULMER Jr., 1968. Uniformity of karyotypes in the Camelidae. Cytogenetics 7: 8-15.

TJIO, J.H. y A. LEVAN, 1956. Chromosome Analysis of three hyperdiploid ascites tumors of the mouse. K. Fysiogr. Sällsk. Handb. 65: 51.

URIBE - ALCOCER, M., 1972. Estudios Citogenéticos en Neotomodon alstoni alstoni Merriam, 1898. (Cricetidae - Rodentia). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

URIBE - ALCOCER, M., A. LAGUARDA-FIGUERAS, J. ROMERO-JARERO, J. PAULETE - VANRELL y S. SCAGLIA DE PAULETE VANRELL, 1973. Chromosome Analysis and meiotic behaviour of Neotomodon alstoni alstoni. Mamm. Chrom. Newsl. 14: 12-13.

URIBE - ALCOCER, M., A. LAGUARDA-FIGUERAS, J. ROMERO-JARERO, J. PAULETE - VANRELL y S. SCAGLIA DE PAULETE VANRELL, 1974. Cytogenetic Analysis of Neotomodon alstoni alstoni. Cytologia (Tokyo) 39: 437-442.

WHITE, M. J. D., 1954. Animal Cytology and Evolution. Cambridge University Press, Londres.