



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS
División de Estudios de Posgrado

00361
16
2ej.

**COMPARACION DE LAS BANDAS CROMOSOMICAS
ENTRE LOS ROEDORES DE ABAZONES Liomys pictus,
L. irroratus y L. spectabilis (Heteromyidae)**

T E S I S

Que para obtener el Grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA)

Presenta:

Ana María del Consuelo Lorenzo Monterrubio

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

CIUDAD UNIVERSITARIA

1991.



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.

INDICE

	Página
RESUMEN.....	1
INTRODUCCION.....	3
MATERIALES Y METODOS.....	17
RESULTADOS.....	26
DISCUSION.....	29
CONCLUSIONES.....	43
LITERATURA CITADA.....	45
CUADROS.....	50
FIGURAS.....	54
APENDICE.....	61

RESUMEN

Este trabajo consistió en comparar el patrón de bandas cromosómicas G y C en individuos de las especies de roedores de abazones Liomys pictus (en dos subespecies), L. irroratus y L. spectabilis. El objetivo del estudio fue determinar las relaciones filogenéticas entre estas especies de roedores, examinando los posibles cambios ó rearrreglos cromosómicos que han sufrido al través de su evolución. Los números cromosómicos diploides de estas especies concuerdan con estudios anteriores como el de Genoways (1973) y Beck y Kennedy (1977), aunque el número fundamental de L. irroratus difiere del conocido. Entre estas especies existen variaciones en número y tipo de cromosomas debido a rearrreglos cromosómicos como fusión tandem, fusiones cóncricas, inversiones pericéntricas y adición-pérdida de heterocromatina constitutiva.

Se modifica el esquema anterior de las relaciones sistemáticas de especies de Liomys, proponiéndose un número diferente de rearrreglos con base en el patrón de bandas G. Se sugiere una relación más estrecha entre L. p. pictus y L. spectabilis que con el resto de las especies estudiadas. Las bandas cromosómicas G en L. irroratus coinciden con muchos pares cromosómicos de las especies restantes.

En cuanto al patrón de bandas C en estas especies no difiere del patrón general observado en la familia Heteromyidae a excepción de L. spectabilis. Esta carencia de variación en su heterocromatina constitutiva no contribuye a explicar las

relaciones de parentesco que existen entre las especies.

Se requiere de datos genicos, biogeográficos y cromosómicos adicionales en estas especies y en las otras que conforman al género Lionys para resolver, de manera general, las relaciones sistemáticas ocurridas en este grupo.

INTRODUCCION

El orden Rodentia contiene gran diversidad de especies (1600 aproximadamente) que se distribuyen en tres subórdenes, 43 familias y cerca de 354 géneros, presentando una distribución geográfica muy amplia (Anderson y Jones, 1987). A este orden pertenecen los ratones espinosos de abazones del género Liomys, miembros de la familia Heteromyidae, que junto con el género Heteromys conforman la subfamilia Heterominae (Genoways, 1973; Hall, 1981). Los otros géneros pertenecientes a la familia Heteromyidae son: Dipodomys y Microdipodops (ratas y ratones canguro) y Chaetodipus y Perognathus (ratones de abazones; Rogers, 1989).

Los heterómidos son, en su mayoría, animales adaptados a condiciones climáticas áridas y semiáridas y viven en áreas con patrones estacionales de lluvia y sequía muy marcados (Vaughan, 1988). En general, los miembros de la familia Heteromyidae se distribuyen en zonas desérticas, pastizales y en hábitats subtropicales y tropicales de América del Norte y América del Sur (Genoways, 1973). Por su amplia distribución geográfica, su tiempo de gestación corto, sus complejos patrones evolutivos, su adaptación a ambientes extremos y por su fácil colecta y manutención en el laboratorio, los heterómidos se prestan para profundizar en el estudio de su biología, en especial de la citogenética. Estudios realizados en esta área han contribuido notoriamente al conocimiento de su evolución cromosómica (Anderson y Jones, 1987; Nadler, 1969).

Las especies del género *Liomys* tienen una variación muy amplia entre sus medidas craneales y externas por lo que es posible identificarlas claramente, en particular por el número de tubérculos plantares y el color del pelaje (Genoways, 1973).

Liomys pictus se distribuye en la costa oeste de México desde Sonora a través del suroeste de Sonora, Sinaloa, Durango, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca. En esta área se restringe a las tierras bajas costeras y laderas adyacentes de la Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur. Sin embargo, en Jalisco, Michoacán y Guerrero una subespecie se limita a valles interiores y sistemas fluviales. La especie se encuentra en las proximidades de Chiapas, y se tiene además un registro procedente de Guatemala. También se conoce en localidades del Istmo de Tehuantepec hasta el sureste y centro de Veracruz por la costa este de México (Cervantes y Hortelano Moncada, en prensa; Genoways, 1973; Fig. 1).

Sus medidas externas son de tamaño pequeño a mediano, con una longitud del cuerpo de 183 a 294 mm; presenta seis tubérculos plantares, excepto *L. p. plantinarensis* que tiene cinco. Su pelaje es pardo rojizo, pardo oscuro ó gris brillante; la región ventral de su cuerpo es de color crema y su cráneo es angosto en comparación con su longitud. Muestra cuatro subespecies (Genoways, 1973; Hall, 1981).

Por otro lado, *Liomys irroratus* tiene una amplia distribución en México. Se distribuye desde el suroeste al centro de Michoacán, al este de la Sierra Madre Occidental, y a lo largo de la costa este se conoce desde el sur al centro de Veracruz, extendiéndose hasta el sur de Texas. Habita en las

proximidades del Eje Volcánico Transversal y suroeste de Puebla, Guerrero y Oaxaca (Genoways, 1973; Fig. 1). Esta especie tiene una longitud total del cuerpo mayor a la que presenta *L. pictus* con un intervalo de 194 a 300 mm. Su población varía de grupos de individuos relativamente grandes (como en la subespecie *guerrerensis*) a bastante pequeños (como en la subespecie *torridus*). En general, el color de su pelo dorsal es pardo grisáceo y la parte ventral es blanca; su cráneo es amplio en comparación con su longitud. Presenta siete subespecies y cinco tubérculos plantares (Genoways, 1973; Hall, 1981).

Lionys pictus y *L. irroratus* existen simpátricamente en la parte sur de Jalisco al través de Michoacán, Sierra Madre del Sur en Guerrero y a lo largo de la Sierra Madre de Oaxaca. Sin embargo, ambas especies tienen hábitats diferentes, ya que *L. irroratus* se encuentra a grandes altitudes y *L. pictus* en partes bajas (Genoways, 1973).

Lionys spectabilis es endémico de México y monotípico. Su distribución se restringe al sureste de Jalisco, existiendo registros en Mazamitla y Tecalitlán, pasando por Contla y Pihuamo (Genoways, 1971; Fig. 2). Esta especie tiene una longitud total media de 280 mm, su coloración es pardo rojiza y las partes laterales son de color ocre. Generalmente muestran promedios de medidas craneales mayores que *L. pictus* y *L. irroratus*, y se encuentra en el sureste de Jalisco en simpatria con *L. pictus*. Presenta seis tubérculos plantares (Genoways, 1973).

El género *Lionys* está compuesto por dos especies más (aparte de las mencionadas), *L. adpersus* y *L. salvini*, y en conjunto

presentan cariotipos con una variación en su número cromosómico diploide (2n) de 48 a 60 y una variedad en el número fundamental (NF) de 62 a 86 (Genoways, 1973).

Una de las manifestaciones de la evolución de grupos relacionados, se refleja en la transformación de la morfología de sus cromosomas, mediante los cuales se pueden construir árboles filogenéticos, considerando las diferencias y semejanzas en la forma y en el tamaño de los cromosomas (Hsu y Mead, 1969). Esta consideración es aplicable al género *Lionyx*.

Los estudios citogenéticos, han permitido establecer ó verificar las relaciones filogenéticas y evolutivas de numerosos grupos de mamíferos de varios niveles taxonómicos, particularmente en aquéllos en los que los métodos clásicos resultan insuficientes (Gelder, 1969; Pizzimenti, 1972). Una rama de la Genética que puede ayudar a determinar estos cambios es la Citotaxonomía, en la cual se realizan comparaciones cromosómicas entre especies estudiando su relación con la especiación. Las diferencias cromosómicas que han acompañado la evolución de las especies se originan de rearrreglos que pueden distribuirse y fijarse en una población entera de determinada especie, de tal manera que presenta características genéticas propias paralelas generalmente a las presiones selectivas, las cuales dependen de factores abióticos y bióticos particulares (Huxley, 1974; White, 1968).

Entre los rearrreglos cromosómicos que se identifican con mayor facilidad están las inversiones pericéntricas (giros de 180° de un fragmento de cromosoma que incluye al centrómero) y las translocaciones recíprocas (intercambio de uno o varios

fragmentos cromosómicos no homólogos; Nadler, 1969). Igualmente, es común observar en roedores el mecanismo de fusión céntrica (cuando dos cromosomas no homólogos se fusionan en uno) que origina una disminución en el número cromosómico diploide ($2n$). Las consecuencias de este rearrreglo son, por un lado, la formación de un nuevo cromosoma birráneo, con un pequeño fragmento céntrico que se pierde en divisiones celulares subsecuentes y, por el otro, una reducción en el número cromosómico (Nadler, 1969; Patton, 1967; Pizzimenti, 1972). Asimismo, en muchos grupos de mamíferos los mecanismos más activos que dan lugar a variaciones cariotípicas son: a) adiciones, pérdidas ó cambios que involucran heterocromatina constitutiva, y b) fusiones centrómero-centrómero; centrómero-telómero y posiblemente telómero-telómero (Mascarello *et al.*, 1974).

Ha sido posible identificar los rearrreglos cromosómicos antes mencionados a lo largo de la evolución de las especies, a través de comparaciones de la morfología y tinción diferencial de sus cromosomas mediante el estudio de los patrones de bandas (Baker *et al.*, 1987).

El patrón de bandas cromosómicas es el conjunto de franjas que dividen a los cromosomas de tamaño e intensidad de tinciones diferentes que aparecen sobre cromosomas determinados, y es el mismo para cualquier tejido y en cualquier etapa del desarrollo (Ayala y Kiger, 1984). Los métodos de tinción diferencial dan lugar a patrones de bandas cromosómicas y pueden ser usados para formular hipótesis sobre los segmentos homólogos entre

individuos, poblaciones y especies; además de permitir la detección de cambios estructurales en la reconstrucción del cariotipo, efectuar estudios de polimorfismo en los cromosomas y realizar, por ejemplo, diagnosis en los cromosomas humanos (Baker *et al.*, 1987). Igualmente, a través de métodos de bandas cromosómicas se han determinado las relaciones de parentesco de una gran variedad de especies, siendo importantes los trabajos cromosómicos en los campos de sistemática y evolución (Schröder y Van der Loo, 1979).

Los estudios de rearrreglos cromosómicos realizados mediante bandas cromosómicas han sido de gran importancia para plantear hipótesis acerca de la evolución de diferentes taxa (Baker *et al.*, 1983; Chiarelli *et al.*, 1972). Mediante estudios de cariotipos convencionales, se ha considerado que dos líneas evolutivas del género *Lionys* surgieron a partir de una especie antecesora con un número cromosómico diploide y número fundamental parecido al que presenta actualmente *L. irroratus*, $2n=60$ y $NF=62$. Una línea está formada por *L. pictus* con $2n=48$ y $NF=66$ y por *L. spectabilis* con un $2n=48$ y un $NF=64$. En la segunda línea está *L. salvini* con $2n=56$ y $NF=86$ y *L. adspersus* con $2n=56$ y $NF=84$; estas diferencias son debidas a rearrreglos cromosómicos ocurridos como fusiones céntricas e inversiones pericéntricas (Genoways, 1973; Fig. 3). Esta suposición no ha sido verificada, ya que no se conoce el patrón de bandas cromosómicas presentes en sus cariotipos; por consiguiente, no se han podido comparar ni homologar sus pares cromosómicos para definir con exactitud los rearrreglos que han ocurrido en las especies de *Lionys*. Por esto, no es posible estimar el curso

evolutivo en el género ni, por tanto, esclarecer las relaciones filogenéticas entre las especies del mismo.

Los estudios cariotípicos en el grupo de los heterómidos han comprobado y validado las hipótesis sobre sus relaciones filogenéticas. Si se considera primeramente a las subfamilias que conforman a la familia Heteromyidae como lo es la subfamilia *Perognathinae*, se observa, por ejemplo, que en el género *Perognathus* se han reconocido cinco grupos cariotípicos con $2n=36, 44, 50, 54$ y 56 y NF de 48 a 104 (Williams, 1978). La evolución cariotípica en *Perognathus* parece ser paralela a la evolución de rasgos morfológicos, estando caracterizados los linajes en este género no sólo por similitudes morfológicas sino también por semejanzas cromosómicas (Patton, 1967). Los tipos más frecuentes de cambio en la morfología cromosómica en el género parecen ser fusiones céntricas, translocaciones e inversiones pericéntricas. La heterocromatina constitutiva en este género se localiza en regiones centroméricas de todos los autosomas y en cinco especies se encuentran diferentes citotipos (J. L. Patton y D. S. Rogers, en prensa).

En *Chaetodipus* la evolución cromosómica tiende hacia el decremento del número diploide mediante cambios cromosómicos balanceados en eventos Robertsonianos (fusión) y no-Robertsonianos (inversión, translocación y cambios heterocromáticos restringidos a nivel centromérico en pocos brazos autosómicos; J. L. Patton y D. S. Rogers, en prensa). Se considera, también, que el cromosoma X subtelocéntrico debería ser un rasgo avanzado en casi todos los quastodipinos y muchos

perognatinos, aunque se considera que todos los Heteromyiinae tienen cromosoma X submetacéntrico (Williams, 1978).

En la subfamilia Dipodomyinae (Dipodomys) existe una variación del número diploide entre 52 y 74 y del NF entre 70 y 144 y se supone que tres cambios cromosómicos se han originado en el género en los que cromosomas monorráneos se han transformado en birráneos debido a fusiones, inversiones pericéntricas y adición de heterocromatina, por lo que se han reconocido cinco grupos cariotípicos. Esta hipótesis se debe comprobar mediante bandas cromosómicas y estudios enzimáticos. En Microdipodops se han observado tres citotipos atribuidos a adiciones de heterocromatina en los pares autosómicos más pequeños y en M. megacephalus la adición ocurre en bloques terminales (J. L. Patton y D. S. Rogers, en prensa).

De igual forma, en Geomyidae (la familia más estrechamente relacionada con la Heteromyidae) el NF varía de 68 a 140 y el 2n de 38 a 78, indicando que algún Geomyidae antecesor debió haber tenido un 2n de al menos 78 y se supone que el alto NF es un componente de adaptación a su vida hipogea, teniendo como resultado más rearrreglos cromosómicos que pueden balancear la restricción del flujo génico en las poblaciones pequeñas de estos roedores parcialmente aisladas (Williams, 1978).

Los estudios cromosómicos realizados en varias especies de Heteromys (género filogenéticamente más cercano a Liomys) se observa que presentan 2n de 56 a 60 y NF de 66 a 76 y difieren por rearrreglos cariotípicos principalmente de adición-pérdida de heterocromatina, inversiones pericéntricas o translocaciones recíprocas. Las bandas cromosómicas C en el género se encuentra

generalmente en el centrómero de ciertos pares autosómicos (J. L. Patton y D. S. Rogers, comunicación personal). *H. gaumeri* difiere morfológica, ecológica y cariotípicamente, por lo que se distingue de otras especies del grupo de *H. desmarestianus* y muestra caracteres afines con *Lionys*; ésto sugiere que pueda representar una línea temprana del linaje que guía a otros *Heteromya*, y se ha recomendado que se le remueva del grupo *H. desmarestianus* (Engstrom et al., 1987). En este último taxón se han reconocido morfológicamente dos especies: *H. goldmani* y *H. desmarestianus* representadas en el sur de México y norte de América Central (Rogers y Schmidly, 1982). En *H. desmarestianus* existen nueve citotipos que varían en el NF y parecen formar subdivisiones geográficas discretas dentro de su rango de distribución sin que ocurra simpatria (J. L. Patton y D. S. Rogers, comunicación personal).

Basándose en cariotipos convencionales se ha observado que *H. nelsoni* tiene mayor similitud a *L. pictus* y *L. spectabilis* que a otras especies de *Heteromya*. Igualmente, *L. irroratus* parece estar más relacionado con ciertas especies de *Heteromya*, como *H. desmarestianus* ó *H. anomalus*, que a cualquier otra especie de *Lionys*. En *H. desmarestianus*, *H. oresterus* y *H. sp.*, los rearrreglos cromosómicos observados mediante bandas cromosómicas G han sido inversiones pericéntricas y paracéntricas (giros de 180° de un fragmento de un cromosoma sin incluir al centrómero) y fusiones y fisiones (cuando un cromosoma se divide en dos; Rogers, 1989). Se considera también, por estudios aloenzimicos que *Heteromya* y *Lionys* están relacionados estrechamente, aunque

morfológica y cariotípicamente se trate de diferentes géneros (Rogers, 1990).

Por lo anterior, se muestra que en los géneros relacionados a *Liomys* pertenecientes a otras subfamilias (Perognathinae y Dipodominae) existe un intervalo más amplio en su $2n$ y en su NF; en consecuencia existe una mayor variedad de cariotipos ocurridos dentro de estas taxa, a diferencia del género *Heteromys*, en el que no hay una variación considerable en su $2n$ y NF en comparación con el género *Liomys*.

En *Liomys*, los estudios cromosómicos realizados han sido encaminados a examinar sus relaciones sistemáticas tanto intraespecíficas como interespecíficas y se refieren primeramente a la especie *L. salvini*, en la cual se determinó el patrón de bandas cromosómicas G y C. La presencia de heterocromatina constitutiva se manifiesta en regiones pericentroméricas en pocos pares autosómicos y al final de algunos brazos cromosómicos cortos, siendo el cromosoma sexual Y enteramente heterocromático, a diferencia de *H. desmarestianus* cuyos cromosomas presentan heterocromatina intersticial. En lo que respecta a las bandas G se distribuyen a lo largo de los cromosomas (Mascarello y Rogers, 1988).

Existe un trabajo comparativo llevado al cabo en diferentes localidades donde habita *L. pictus* y se detectó un probable polimorfismo cromosómico en la posición del centrómero del cromosoma sexual Y, el cual es un submetacéntrico mediano, en contradicción con lo expuesto por Genoways (1973) quien lo clasificó como metacéntrico mediano. Sin embargo, para verificar lo anterior es necesario examinar poblaciones periféricas dentro

de la distribución de esta especie donde la selección ambiental puede ser extrema para el genotipo pudiendo proveer información concerniente a un posible polimorfismo interlocal (Beck y Kennedy, 1977).

Recientemente se han realizado trabajos que examinan las variaciones aloenzimicas dentro del ámbito de distribución de las subespecies *L. p. pictus*, *L. p. plantinarenis*, *L. p. annectens*, *L. p. hispidus* y *L. spectabilis*, para obtener niveles de diferenciación génica dentro de los mismos, considerando que las relaciones sistemáticas dentro del grupo son muy complejas. De las diferencias observadas se concluye que *L. spectabilis* y *L. p. plantinarenis* son especies claramente diferentes y que no existe evidencia de hibridación en su área de simpatria, sucediendo lo mismo para *L. p. hispidus* y *L. p. pictus*. Se ha determinado, también, que *L. spectabilis* es génicamente más similar a las muestras de la distribución noroeste correspondientes a *L. p. pictus* (D. S. Rogers y M. D. Engstrom, comunicación personal; Rogers, 1990).

Biogeográficamente, *Lionys spectabilis* parece ser un miembro del grupo *L. pictus* y es probable que el precursor de ambas especies haya habitado en el sureste de Jalisco y que el linaje parental se haya dividido en dos grupos en respuesta a las condiciones ambientales cambiantes. Un segmento probablemente se restringió a la costa oeste de México dando lugar a *L. pictus*, y otra se aisló al interior de Jalisco en sus partes altas, dando lugar a *L. spectabilis*. Subsecuente a la especiación, *L. pictus* (*L. p. plantinarenis*) reinvadió áreas internas de Jalisco y

ahora se encuentra simpátricamente con *L. spectabilis* en varias localidades (Genoways, 1973). Al contrario de la hipótesis anterior, se ha observado mediante estudios basados en distancias genéticas y patrones electroforéticos de isoenzimas, que *L. p. plantinarenis* es el taxón más diferenciado de los asignados al grupo *pictus*, y, probablemente no es un miembro a nivel subspecífico dentro de su misma especie (porque no existe entrecruzamiento con otras poblaciones), por lo que se puede considerar a esta subespecie lejanamente relacionada a muchas otras poblaciones de *L. p. pictus* (Morales y Engstrom, 1989).

Además, se sugiere que *L. spectabilis* pudo haberse derivado alopátricamente como una población periférica que se aisló de poblaciones del noroeste de *L. pictus pictus* sin rompimiento del flujo génico entre *L. p. pictus*, *L. p. hispidus* y *L. p. plantinarenis*. Sin embargo, la segregación genética en las zonas de contacto entre estas taxa y el marcado patrón de discontinuidad aloenzimica dentro de *L. pictus* sugieren que esta aparente carencia de monofilia se deba, probablemente, a una comunidad taxonómica entre especies hermanas (que han adquirido aislamiento reproductivo, pero muestran pocas diferencias morfológicas), más que a una simple derivación de *L. spectabilis* a partir de *L. p. pictus* (D. S. Rogers y M. D. Engstrom, comunicación personal; Rogers, 1990). Igualmente, se cree que sería de gran utilidad obtener datos génicos adicionales a lo largo de la distribución de *L. pictus* para resolver de manera más clara las relaciones sistemáticas dentro de este complejo (Rogers, 1990).

Un examen de la variación morfológica de *L. p. pictus* y de

L. p. plantinarensis en una zona de contacto en Colima y sur de Jalisco determina que el intercambio genético entre estas subespecies es limitado, sugiriendo que puedan ser distintas especies. Ambas difieren significativamente en tamaño craneal, forma y extensión del hueso interparietal, dimensión de la pata, color, aloenzimas y preferencia de microhábitat (Morales y Engstrom, 1989). Estos resultados concuerdan con los estudios enzimáticos anteriormente citados y permiten comprender que cada población de la misma especie responde fisiológica y genéticamente de manera singular a su medio local, y que el grupo de poblaciones emparentadas que se encuentren en la misma región puedan ser diferentes de otros grupos localizados en otras regiones en cuanto a frecuencias de variaciones genéticas (Mettler y Gregg, 1972).

Por lo tanto, por la importancia que revisten los estudios de bandas cromosómicas y por el desconocimiento de las relaciones filogenéticas entre las especies de *Lionys*, el presente trabajo tiene como objetivo comparar los patrones de bandas cromosómicas G y C en el género *Lionys*, particularmente en las especies *L. pictus*, *L. irroratus* y *L. spectabilis*, para obtener información sobre sus relaciones sistemáticas y contribuir al mejor conocimiento de las del grupo de los heterómidos. Específicamente, se pretende inferir los rearrreglos cromosómicos que tomaron lugar en las especies de *Lionys* en la línea filogenética hipotética *L. irroratus*, *L. spectabilis* y *L. pictus* propuesta anteriormente por Genoways (1973). Este estudio ayudará, también, a ampliar el conocimiento acerca de la historia

biogeográfica del grupo, así como complementar los resultados aloenzimicos y morfológicos ya conocidos en el género.

Los estudios biológicos realizados en especies mexicanas del género *Lionya* han permitido, además, sustentar estudios a nivel citogenético, con el fin de profundizar sobre aspectos de evolución y sistemática de la fauna constituida por especies endémicas del país. Cabe mencionar que se han realizado anteriormente estudios citogenéticos en México sobre especies de roedores correspondientes a otras familias como la Sciuridae, Arvicolidae, Muridae y Cricetidae (Uribe-Alcocer, 1977), siendo para la familia Heteromyidae el único estudio realizado anteriormente.

MATERIALES y METODOS

Colecta de mamíferos.--Se obtuvieron ejemplares de dos subespecies de *L. pictus*. Catorce individuos de la subespecie *L. p. pictus* se colectaron en la Estación Biológica "El Morro de la Mancha", a 30 km al noreste de la Ciudad José Cardel, Municipio de Actopan, Veracruz, a una altitud de 8 m. La vegetación de la estación corresponde al tipo de selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia, vegetación de dunas costeras y selva baja perennifolia inundable (Moreno-Cassasola, 1982; Novelo, 1978). De la subespecie *L. p. plantinarenis* se colectaron 17 ejemplares a 1.5 km al sur de Contla, Municipio Tamazula de Gordiano, Jalisco, a 1200 m en zona de cultivo de maíz.

Lionys irroratus se colectó en Mazamitla, Municipio Mazamitla, Jalisco, a 2060 m en cultivo de maíz rodeados por bosque de pino, obteniéndose 24 ejemplares. *Lionys spectabilis* se obtuvo dentro de una zona comprendida entre 3 y 6 km al noreste de Contla, Municipio Tamazula de Gordiano, Jalisco, a una altura entre 1200 y 1300 m en cultivo de maíz y de caña de azúcar, matorral y laderas de cerros, capturándose 18 ejemplares.

La captura de los mamíferos pequeños se llevó al cabo con trampas "Sherman" para individuos vivos, cebándolas con maíz, avena y vainilla. Las colectas se realizaron a partir de octubre de 1989 a septiembre de 1990, con duración de cuatro días cada una.

La identificación de las especies se efectuó de acuerdo con color del pelaje, medidas convencionales y características

craneales, como crestas dentarias y estructura del arco cigomático, según Genoways (1973) y Hall (1981). Los ejemplares, tanto piel como esqueleto completo se depositaron en la Colección de Mastozoología del Instituto de Biología de la UNAM y de los que se obtuvieron cromosomas y están representados en este trabajo se catalogaron con los números IBUNAM 26778q, 26779d, 26810q, 26811d, 28170d, 28171q, 28182d, 28193q, 28194q, 28212q, 28213d, 29184d.

Obtención de cromosomas.--Una vez capturados los roedores se procedió a transportarlos vivos en cajas de acrílico con aserrín al Laboratorio de Mastozoología, del Instituto de Biología, UNAM, para realizar en ellos la técnica de obtención de cromosomas (según O. G. Ward, comunicación personal). Se inyectaron a los mamíferos pequeños en el dorso subcutáneamente con solución de levadura en polvo (Fleischmann's Yeast "Active Dry") y dextrosa previamente disueltos en agua destilada y con indicios de actividad. Se tomó sin aguja la levadura y se inyectó una sola vez en proporción 0.15 ml por 10 g de peso del animal, dejándolo reposar durante 24 horas. La levadura produce una tasa mitótica elevada como respuesta inmune estimulando la división de las células B (Lee y Elder, 1980).

Pasado ese tiempo y con el objeto de acumular células en metafase, se les inyectó intraperitonealmente colchicina (Microlab) en concentración de 0.004t de 40 a 50 minutos antes de sacrificar al animal, en proporción de 0.1 ml de colchicina por 10 g de peso.

Posteriormente se sacrificó al animal por asfixia y en un tiempo aproximado de 5 minutos se extrajeron los fémures, se

limpiaron los huesos quitando todo el músculo y se rompieron con tijeras las epifisis en sus extremos para inmediatamente extraer la médula ósea con jeringas (22X10mm) conteniendo solución hipotónica de KCl (0.075 M) a 37°C.

Se colectó el material celular en tubos de centrifuga de punta cónica y se resuspendió fuertemente con jeringas y agujas del número 23; los tubos se mantuvieron con tapa y en baño maría a 37°C durante 30 minutos con agitación constante. En algunos casos se colocó material de los dos fémures en un tubo.

Es importante el tiempo en colchicina, ya que entre mayor tiempo, los cromosomas se observan cortos y si es menor en ésta, los cromosomas se observan alargados. También es importante el tiempo en solución hipotónica para que exista una mejor separación de los cromosomas.

Se centrifugó el material durante 8 minutos a 800 revoluciones por minuto (rpm) tratando a las células con cuidado después de la solución hipotónica para evitar que se rompieran durante la manipulación. Posteriormente, se dejó el sobrenadante en volumen igual al del paquete celular y se añadió fijador con pipetas Pasteur (metanol-ácido acético en proporción 3:1, previamente preparado y enfriado) por la pared del tubo agitándolo de manera suave hasta un volumen final de 5 ml y se mantuvieron en el congelador durante 24 horas.

Después se centrifugó 8 minutos a 800 rpm y se resuspendió en 3 ml de fijador, repitiendo la misma acción tres veces hasta que el material celular se observó opaco (ni transparente, ni denso). Se tomó una pequeña cantidad del material celular del

tubo previamente resuspendido con la pipeta y se sacó el portaobjetos limpio del agua fría, inmediatamente se dejaron caer sobre éste dos ó tres gotas de material celular a una altura aproximada de 80 cm con el portaobjetos inclinado 45° , dejando secar a temperatura ambiente con el portaobjetos inclinado.

Las preparaciones sin tinción se observaron al microscopio Carl Zeiss de contraste de fases para conocer su calidad, si se encontraban por lo menos 5 mitosis de buena cantidad se procedía a teñir y analizar al microscopio de campo claro. Las laminillas se tiñeron con colorante Giemsa (Microlab) líquido 1:50 durante 5 minutos, después se lavaron con agua destilada y se dejaron secar a temperatura ambiente.

Obtención de bandas G. --Consiste en un tratamiento enzimático suave con una proteasa, lo cual provoca la pérdida de la estructura del cromosoma, dando como resultado la destrucción de enlaces químicos fundamentales para el mantenimiento de la estructura de la cromatina, que se reconstituye al teñir donde aparecen las bandas. Esta técnica se realizó mediante modificaciones a la de deGrouchy y Turleau (1977). Se dejaron envejecer 5 días las preparaciones, para colocarlas en la estufa a 65°C toda la noche (un día antes de aplicar la técnica) para el endurecimiento de cromosomas y producción de buenos patrones de bandas.

Posteriormente se enfriaron a temperatura ambiente y se colocaron en vaso Coplin con solución de Tripsina a 0.025t durante 80 segundos; ésto varió dependiendo de la edad de las preparaciones, ya que entre más tiempo, mayor era el lapso en tripsina para que se pudieran observar con claridad las bandas

cromosómicas. De esta forma, la edad de las preparaciones puede determinar la calidad de las bandas cromosómicas (Drets y Shaw, 1971).

Pasado este tiempo, las laminillas se sacaron del vaso Coplin y se metieron inmediatamente en amortiguador de fosfato salino (PBS) en dos vasos Coplin por separado, lavándolas 10 veces en cada una. Inmediatamente se tiñeron (sin dejar secar) en colorante de Giemsa al 2% en vaso Coplin. Fue necesario agitar este colorante antes de usarlo hasta que hiciera espuma para permitir una mejor tinción, utilizando no más de 10 laminillas por el cambio de pH. Este procedimiento requirió de tres minutos para la tinción.

Se enjuagaron las preparaciones en agua destilada, se secaron a temperatura ambiente con las laminillas inclinadas y se observaron sin cubreobjetos con objetivos de menor aumento y posteriormente con aceite de inmersión con el objetivo de 100X.

Se trataron las preparaciones con dos tiempos en tripsina para observar diferentes resultados y tomar una decisión. En las poco tratadas con tripsina no se observaron las bandas continuas en los cromosomas y en aquellas que estuvieron sobre-tratadas se notaron los cromosomas hinchados con bandas rebasando el límite de éstos.

Obtención de bandas C.--Estas bandas indican la presencia de heterocromatina constitutiva y aparece donde la secuencia de nucleótidos en el ácido desoxirribonucleico (ADN) es altamente repetitivo. Estas regiones heterocromáticas son por su constitución transcripcionalmente inactivas, ya que no contienen

genes estructurales en su ADN ó secuencias que se transcriben en ácido ribonucleico mensajero (ARNm) para la síntesis de proteínas estructurales de la célula, lo que puede deberse probablemente a la fuerte compactación de ADN en la interfase el cual evita que sea accesible como plantilla para la transcripción (Bianchi, 1978; Cortés, 1984; Mascarello y Rogers, 1988; Smith y Keary, 1979).

Esta técnica se realizó con modificaciones a las de Arrighi y Hsu (1971) y Summer *et al.*, (1971). Se dejaron envejecer las preparaciones 5 días y se colocaron en vaso Coplin conteniendo 0.2 N HCl durante 15 minutos.

Se mantuvieron posteriormente 5 ó 6 veces en agua destilada y se secaron a temperatura ambiente, para colocarlas después por diferentes tiempos en hidróxido de bario saturado, ésto varió de acuerdo con la edad de la preparación, porque entre mayor edad se requirió de más exposición en hidróxido de bario para la aparición de bandas, la solución saturada de este compuesto se colocó previamente en baño maría a 45°C en un vaso Coplin y se limpió su superficie con papel secante para evitar que los residuos de bario afectaran el tratamiento. En preparaciones de 5 días se trataron de 0.5 segundos a 10 minutos. El hidróxido de bario actúa en la disociación de eucromatina.

Inmediatamente se sumergieron las preparaciones en 0.2 N HCl en vaso Coplin una vez y a continuación dos o tres veces en agua destilada. Se secaron a temperatura ambiente y se colocaron en cámaras húmedas (cajas Petri con solución salina citrato 2XSSC, pH 7.0). Se colocaron a lo largo de la preparación 4 gotas de 2XSSC con pipeta Pasteur y se acomodó el cubreobjetos (22 X 40

mm) en la parte central. Se incubaron posteriormente las laminillas a 65°C toda la noche y al término de este lapso se retiró el cubreobjetos y las preparaciones se lavaron tres veces en agua destilada.

Se mantuvieron durante 5 minutos en etanol al 70 y al 95% para ayudar a la deshidratación y se secaron a temperatura ambiente. Se tiñeron las preparaciones en Giemsa 4% preparada en amortiguador de fosfatos de sodio pH 7.0 durante 12 minutos y se enjuagaron en agua destilada para dejarlas secar a temperatura ambiente. Se observaron primeramente sin cubreobjetos con objetivos de menor aumento (10X y 40X) y posteriormente con objetivo 100X, quitando el aceite de inmersión poniendo boca abajo las preparaciones en papel secante y posteriormente en xilol por dos horas o toda la noche, para dejar secar a temperatura ambiente.

Fue necesario el uso de filtros verdes para observar con mejor detalle las bandas débiles. La preparación de las soluciones descritas en la técnica se detallan en el apéndice.

Elaboración de cariotipos.--Se revisaron aproximadamente tres preparaciones (teñidas convencionalmente) de generalmente 10 individuos por especie y de cada una de éstas se contaron los cromosomas correspondientes a 20 mitosis en promedio, considerándose el número modal como el número cromosómico de las especies en estudio.

Se tomaron como mínimo tres fotografías de las mitosis de buena calidad por ejemplar en un microscopio Carl Zeiss con película en blanco y negro Technical Pan Film de 35 mm, revelando

posteriormente con revelador HC110 de Kodak y procesando los positivos sobre papel Kodrabromide F3.

Se revisaron en promedio por individuo tres preparaciones y de cada una se seleccionaron cinco de los mejores campos mitóticos, de las cuales se recortó cada uno de los cromosomas acomodándolos por pares homólogos ordenando los cromosomas de acuerdo a su tamaño (de mayor a menor).

Idiogramas.--Para construir los idiogramas se midieron con un vernier las longitudes de los brazos largos (q) y cortos (p) de cada par cromosómico de ocho cariotipos teñidos convencionalmente por especie, correspondientes a cuatro individuos diferentes y se obtuvieron los promedios de sus longitudes totales (valores absolutos) con el fin de obtener la relación q/p para clasificar los cromosomas de acuerdo con la posición del centromero siguiendo la clasificación de Levan *et al.*, (1964) con modificaciones de Genoways (1973). La suma de estas medidas se consideró como el 100% para calcular posteriormente el porcentaje correspondiente a las longitudes del brazo cromosómico largo y corto de cada par (valores relativos). Estos valores se utilizaron para construir los idiogramas, los cuales se esquematizaron por computadora PC usando el editor Flow II. Charting.

Con el fin de comparar los patrones de bandas en cada par cromosómico se identificaron sus bandas más notorias, utilizando cuatro diferentes cariotipos bandeados por especie. Se midió el ancho de cada banda con un vernier y con estos valores se obtuvo el promedio (valores absolutos), éste se consideró como el 100% para calcular después los valores relativos (en porcentaje) de

cada ancho de banda. Estas subdivisiones se integraron al idiograma ya establecido considerando ahora la suma de los valores relativos de cada par cromosómico como 100% y dibujando el resultado (subdivisiones) sobre el idiograma (Uribe-Alcocer, 1977).

Posteriormente, se recortaron cada uno de los cromosomas bandeados en el idiograma y se buscó su correspondencia en cuanto a patrón de bandas con los cromosomas de las especies restantes.

RESULTADOS

Limonys pictus.--Se utilizaron nueve ejemplares (siete hembras y dos machos) de la subespecie *L. p. pictus* para la determinación del número cromosómico diploide por la calidad y cantidad de mitosis que presentaron. Esta subespecie posee un $2n=48$ y un $NF=66$. De los 23 pares de autosomas que constituyen su cariotipo, 10 pares son metacéntricos y 13 pares son telocéntricos. El cromosoma X es grande y metacéntrico y el cromosoma Y es relativamente pequeño y submetacéntrico (Cuadro 1).

El cariotipo se muestra en la Fig. 4 acomodados los pares cromosómicos por su tamaño y posición del centrómero, en donde el primer grupo corresponde a los cromosomas metacéntricos y el segundo a los cromosomas telocéntricos, siendo el último el par sexual. Las bandas G de esta subespecie se observan en la Fig. 5 y su idiograma está esquematizado en la Fig. 6.

Para la subespecie *L. p. plantinarensis* se utilizaron sólo seis ejemplares hembras, (ya que no se colectaron machos) para determinar su número cromosómico diploide ($2n$). Esta subespecie posee un $2n$ de 48 cromosomas y un número fundamental de 66. El número de pares autosómicos que la constituyen corresponden a 9 pares metacéntricos, 1 par submetacéntrico y 13 pares telocéntricos. El cromosoma X es grande y metacéntrico (Cuadro 1). El cariotipo se muestra en la Fig. 7 acomodados los pares cromosómicos por su tamaño y posición del centrómero correspondiendo el primer grupo a los cromosomas metacéntricos,

seguidos por el submetacéntrico y los telocéntricos. Las bandas G correspondientes a esta subespecie se encuentran en la Fig. 8 y su idiograma en la Fig. 9.

Lionya spectabilis.-- Con seis ejemplares (cuatro hembras y dos machos) se determinó el número cromosómico diploide de esta especie por la calidad que presentaron las preparaciones. Presenta un $2n=48$ y un $NF=64$. De los 23 pares de autosomas que constituyen su cariotipo, 9 pares son metacéntricos y 14 pares son telocéntricos. El cromosoma X es metacéntrico grande y el Y es submetocéntrico mediano (Cuadro 1).

El cariotipo se muestra en la Fig. 10, acomodados los pares cromosómicos de acuerdo con su tamaño y posición del centrómero, correspondiendo el primer grupo a los cromosomas metacéntricos y el segundo a los cromosomas telocéntricos, seguidos por el par sexual. Su patrón de bandas G se observa en la Fig. 11 y su idiograma en la Fig. 12.

Lionya irroratus.--Con cuatro individuos (tres hembras y un macho) se realizó la determinación del número cromosómico diploide en esta especie. Presenta un $2n=60$ y un $NF=78$. De los 29 pares de autosomas, 2 pares son metacéntricos, 8 pares son submetocéntricos y 19 pares son telocéntricos. El cromosoma sexual X es submetacéntrico grande y el cromosoma sexual Y es submetocéntrico mediano (Cuadro 1).

El cariotipo se muestra en la Fig. 13 y conforme a su tamaño y posición del centrómero se agruparon primeramente por pares metacéntricos, seguidos por submetocéntricos y por último los telocéntricos seguidos por el par sexual. Su patrón de bandas G se observa en la Fig. 14 y su idiograma en la Fig. 15.

Los valores absolutos promedio de las longitudes de los brazos cromosómicos y la suma de ambos de los ejemplares es estudio se encuentran en la Cuadro 2 y los valores relativos promedio de los brazos de cada par con los que se construyó el idiograma se muestran en la Cuadro 3.

En todas las especies el patrón de bandas cromosómicas G se observa a lo largo de todos los pares cromosómicos incluyendo en los sexuales X y Y, encontrándose en algunos pares cromosómicos bandas más notorias y evidentes (Fig. 19).

Se puede observar que la heterocromatina constitutiva en *L. pictus* se encuentra en las regiones pericentroméricas en cantidades relativamente pequeñas en todos los pares cromosómicos (Fig. 16). En *L. spectabilis* las bandas C se están también en regiones pericentroméricas en pocos pares autosómicos y en otros se encuentra en forma de bloques intersticiales; el cromosoma sexual Y es muy evidente por presentar heterocromatina constitutiva a lo largo de sus brazos cromosómicos (Fig. 17). *L. irroratus* tiene poca cantidad de heterocromatina constitutiva en sus autosomas y está en la región pericentromérica; el cromosoma Y es evidente por presentar dos bandas heterocromáticas notorias en ambos brazos cromosómicos (Fig. 18).

Debido a que no fue posible obtener preparaciones de bandas C de buena calidad no se elaboraron cariotipos e idiogramas, de aquí que se muestran únicamente las fotografías de los campos mitóticos.

DISCUSION

Con base en los cariotipos teñidos convencionalmente, se confirma el hecho de que en las especies del género *Lionys* existe una variación relativamente baja en sus números cromosómicos diploides (de 48 a 60), por lo que se considera que es un grupo cuya distribución de frecuencias en números cromosómicos se ubica dentro de las categorías de bajo a mediano. Lo contrario sucede en especies de la familia Geomyidae cuyos números cromosómicos diploides varían desde 36 hasta alcanzar la categoría de altos (hasta 88), presentando en estas taxa una gran variedad de cariotipos, lo que trae como consecuencia una diversidad en los tipos de sus cromosomas (Hafner y Hafner, 1983).

En las especies de *Lionys* la proporción de cromosomas birráneos y monorráneos varía, no obstante, presentan números cromosómicos uniformes. Se supone que existe en este taxón una tendencia a la disminución en el número cromosómico diploide con la consecuente aparición de un mayor número de cromosomas birráneos, debida a eventos Robertsonianos (fusión) y no-Robertsonianos (inversiones, translocaciones y cambios heterocromáticos), que permiten derivar en los cariotipos existentes (Genoways, 1973). Cabe mencionar que la línea filogenética *L. irroratus*, *L. adpersus*, *L. salvini* (las dos últimas con $2n=56$) puede ser más conservadora que la representada por *L. irroratus*, *L. spectabilis* y *L. pictus*, ya que los números cromosómicos diploides de las especies que la conforman (de 56 a 60) presentan menor variabilidad en sus números diploides con

respecto a la segunda línea filogenética (de 48 a 60).

Los números cromosómicos diploides coinciden con los expuestos anteriormente por Genoways (1973) y Beck y Kennedy (1977), pero los tipos de cromosomas y números fundamentales de las especies en estudio difieren de los ya conocidos (Cuadro 1). De igual manera, los cromosomas sexuales no concuerdan con investigaciones previas en cuanto a tamaño y posición del centrómero en dos especies, ya que para *L. p. pictus* el cromosoma sexual Y es un submetacéntrico pequeño (y no un metacéntrico mediano, como lo establece Genoways, 1973; Cuadro 1); en *L. spectabilis* el cromosoma sexual Y es un subtelocéntrico mediano (en lugar de metacéntrico mediano).

El cromosoma sexual X, en el género *Liomys* varía de metacéntrico a submetacéntrico y en *Heteromys*, el cromosoma sexual Y es de submetacéntrico a acrocéntrico y el cromosoma sexual X existe en las especies que conforman al género como submetacéntrico y subtelocéntrico (en una variante geográfica de *H. demarestanus*; Cuadro 4). Por lo tanto, dentro de la subfamilia Heteromyinae se observa variación en el tipo de cromosomas sexuales, lo que contradice, de algún modo, el hecho de que en la subfamilia se presentan únicamente cromosomas sexuales X submetacéntricos como lo menciona Williams (1978).

En general, los cambios en el tipo de cromosomas sexuales se notan también en las otras subfamilias de Heteromyidae. En la subfamilia Perognathinae (*Perognathus* y *Chaetodipus*) se han encontrado cromosomas X submetacéntricos, subtelocéntricos y acrocéntricos y cromosomas sexuales Y de metacéntricos a acrocéntricos (únicamente en todas las especies de *Chaetodipus*) y

submetacéntricos y subtelocéntricos (sólo en las especies de Perognathus). En la subfamilia Dipodominae (Dipodomys y Microdipodops) el cromosoma sexual X no varía, siendo para todas las especies submetacéntrico, y el cromosoma sexual Y es de subtelocéntrico a acrocéntrico (sólo en las especies de Microdipodops; J. L. Patton y D. S. Rogers, comunicación personal; Cuadro 4).

Comparación de bandas cromosómicas G entre L. p. pictus y L. p. plantinarensis.--Existe uniformidad en los patrones de bandas cromosómicas en estas subespecies con una correspondencia casi en la mayoría de sus pares cromosómicos (Fig. 19). Cabe hacer notar que en L. p. pictus se obtuvieron cromosomas más alargados (por respuestas diferentes de los cromosomas hacia la colchicina) que en cualquier otra especie, por lo que tiene mayor número de bandas. Se consideró, entonces, que si esta subespecie presentaba dos bandas en determinado par cromosómico, éstas debían pertenecer a una sola banda de otra especie u otra subespecie, de acuerdo a la cercanía que presentaban.

Se puede observar que en ambas subespecies algunos cromosomas que deberían corresponderse no ocupan el mismo lugar dentro del cariotipo, por lo que es factible pensar en variaciones individuales naturales lo cual no fue posible detectar y que ocasiona, en alguna medida, modificaciones en los tamaños cromosómicos encontrados en los complementos autosómicos de las diferentes especies. En este caso, donde se realizó el patrón de bandas cromosómicas en las especies, fue relevante comparar los cromosomas por las bandas presentes en ellos, más

que por el tamaño que presentaron los mismos. Un ejemplo de lo anterior sucede con el par 7 de *L. p. plantinarenis* y el par 9 de *L. p. pictus*. Al comparar los valores cromosómicos relativos promedio de ambas subespecies en estos pares se observó que no hay diferencia estadísticamente significativa en sus pares cromosómicos, por lo que probablemente estas especies no han sufrido rearrreglos cromosómicos del tipo adición-pérdida de segmentos cromosómicos en el transcurso evolutivo.

Es posible que el par 10 submetacéntrico de *L. p. plantinarenis* se derive del par 7 metacéntrico de *L. p. pictus*, mediante una inversión pericéntrica (Fig. 20). Lo anterior coincide con una mayor tendencia a la aparición de cromosomas metacéntricos en la línea filogenética de las especies de *Liomys*. Esta inversión se puede considerar como una condición derivada a partir del tronco parental de *L. pictus* para dar lugar, posteriormente, a la aparición de ambas subespecies.

En cuanto al cromosoma sexual X, en ambas subespecies el patrón de bandas no difiere, aunque en *L. p. pictus* se observa una banda más en la parte distal del brazo corto, lo que puede deberse a que en *L. p. pictus* los cromosomas son más alargados. Esto apoya la hipótesis de Ohno (1967) de que los cromosomas sexuales X de los mamíferos son extremadamente conservadores en su contenido genético. Se encuentran también en estos cromosomas dos bandas mayores que caracterizan a las especies de mamíferos, una de estas bandas se localiza en la porción proximal del brazo largo y la otra en la parte media del brazo corto; sin embargo, la localización de estas dos bandas puede variar si se trata de cromosomas monorrámicos en donde se exhibe una banda más distal

que otra (Pathak y Stock, 1974).

El cromosoma sexual Y de *L. p. pictus* presenta dos pequeñas bandas en su brazo largo y suponemos que el correspondiente a *L. p. plantinarenensis* no difiere del anterior, ya que se careció de ejemplares machos en esta subespecie.

Comparación de bandas cromosómicas G entre *L. pictus* y *L. spectabilis*.--Como en el caso anterior, existen algunos pares cromosómicos que no coinciden en número al par asignado, pero sus patrones de bandas sí corresponden, debido probablemente a posibles pérdidas ó ganancias de material heterocromático que no fueron detectadas (Fig. 19). Existen en las poblaciones de mamíferos variaciones naturales en la longitud de sus brazos cromosómicos, por lo que se puede aplicar esta consideración, por ejemplo, a los pares 11 de *L. p. plantinarenensis* y al 10 de *L. spectabilis* y al 13 de *L. p. plantinarenensis* y 11 de *L. spectabilis*. En estas especies existen pares cromosómicos con patrón de bandas similares (aunque no idénticas), por lo que se pueden considerar como pares conservadores los números 6, 8 y del 21 al 23.

En algunos pares cromosómicos es notable la semejanza del patrón de bandas entre *L. p. plantinarenensis* y *L. spectabilis*, como sucede en los pares 5 y 8 de ambas. Hay también un mayor número de bandas en *L. p. pictus*, debido a que tiene cromosomas más alargados, pero que corresponden de igual forma a las bandas de *L. spectabilis*.

Es posible que en el par 13 telocéntrico de *L. spectabilis* haya ocurrido una inversión pericéntrica para coincidir con el

patrón de bandas G del par 7 metacéntrico de *L. p. plantinarenensis*; ésto explica la diferencia en sus números fundamentales (Fig. 21). Aunque este tipo de rearrreglo no se pudo observar en *L. p. pictus* no se descarta el hecho de que pudo establecerse a lo largo de la evolución de esta subespecie.

En lo referente al cromosoma sexual X de *L. spectabilis* el patrón de bandas G es idéntico al presentado en *L. p. plantinarenensis*, y el cromosoma sexual Y de *L. spectabilis* presenta 4 bandas G notorias únicamente en el brazo largo del mismo, en lugar de las dos encontradas en el caso de *L. pictus*.

Aunque la comparación de bandas G entre estas especies nos permite sugerir que existe mayor semejanza entre *L. p. plantinarenensis* y *L. spectabilis* (por su similitud en el patrón de bandas en la mayoría de sus pares autosómicos), la inversión pericéntrica observada en ambas los separa filogenéticamente y relaciona más estrechamente a *L. spectabilis* con *L. p. pictus*.

Comparación de bandas cromosómicas G entre *L. irroratus* y *L. spectabilis*.--En general, el número de bandas cromosómicas presentadas en ambas especies coinciden como se puede observar, por ejemplo, en los pares 3 de *L. spectabilis* y el 1 de *L. irroratus*, el par 12 de *L. spectabilis* y el par 14 de *L. irroratus* y el 11 de *L. spectabilis* y el 13 de *L. irroratus* (Fig. 19).

Probablemente existe una fusión tandem que se realiza entre los pares 26 y 15 y éste a su vez con el 23 de *L. irroratus* para conformar, en cuanto al patrón de bandas, al par 1 de *L. spectabilis*. Suceden también 5 fusiones céntricas entre los pares cromosómicos 6 y 17 de *L. irroratus* para constituir el 4 de

L. spectabilis; entre los 21 y 18 de *L. irroratus* para coincidir con el patrón de bandas del 6 de *L. spectabilis*; entre los 3 y 27 de *L. irroratus* para integrar al 7 de *L. spectabilis*, y entre los 8 y 5 de *L. irroratus* para coincidir en bandas cromosómicas con el 8 de *L. spectabilis* (Fig. 19).

También existen inversiones pericéntricas en el par 11 telocéntrico de *L. irroratus* para conformar al 5 metacéntrico de *L. spectabilis* (Fig. 22); entre el 9 subtelocéntrico de *L. irroratus* para dar lugar al 9 metacéntrico de *L. spectabilis* (Fig. 23) y en los pares 26 y 15 de *L. irroratus* que después de fusionarse y junto con el par 23 del mismo conforman al par cromosómico 1 metacéntrico de *L. spectabilis* (Fig. 24).

En total fueron 4 las inversiones pericéntricas localizadas y observadas en *L. irroratus* (y que caracterizan a las demás especies), aunque se requieren 7 inversiones pericéntricas para explicar el cambio en el número fundamental de *L. irroratus* (78) a *L. spectabilis* (64). De hecho, no fue posible identificar las tres inversiones pericéntricas restantes de acuerdo con los resultados obtenidos en el patrón de bandas cromosómicas G; esto permite pensar en la posibilidad de que esas tres inversiones pericéntricas pueden ser encontradas en el complemento cromosómico de una forma antecesora de estas especies y que se fijaron antes de su especiación.

Por lo anterior, el mayor número de cromosomas telocéntricos en *L. irroratus* apoya el hecho de que sea considerado como antecesor, siendo los rearrreglos una condición derivada. Se observa que en algunos pares cromosómicos de *L. irroratus* existe

mayor número de bandas que coinciden por su cercanía con las bandas encontradas en *L. spectabilis*. El cromosoma sexual X de la misma especie tiene el mismo patrón observado para las otras y, en cuanto al cromosoma sexual Y, presenta dos bandas notorias, una en cada brazo cromosómico.

Como se notó anteriormente, existen algunos grupos cromosómicos cuyo patrón de bandas G coincide de manera similar con los subgrupos correspondientes a las especies y subespecies en estudio, como es el caso del grupo formado por los pares cromosómicos 8 de *L. p. plantinarenis*, 8 de *L. p. pictus*, 8 de *L. spectabilis* y 8 y 5 de *L. irroratus* (Fig. 19). Este grupo con patrón de bandas similares puede considerarse como primitivo. A diferencia de estos grupos, se ha observado en un estudio anterior (Mascarello y Rogers, 1988) grupos cuyo patrón de bandas G es único y sus cromosomas no coinciden ni en tamaño ni en posición del centrómero con algún otro par cromosómico de sus complementos correspondientes. Esto sucede en el presente estudio únicamente en el caso de los pares cromosómicos 7 de *L. p. plantinarenis*, 9 de *L. p. pictus*, 13 de *L. spectabilis* y 4 de *L. irroratus* (Fig. 19). Estos cromosomas con patrón de bandas característico pueden ser considerados como condición derivada.

Es necesario comparar los patrones de bandas cromosómicas G principalmente en otras especies del género *Lionys*, y aún dentro de las especies de *Heteronyx* para determinar si en realidad existen grupos cromosómicos cuyos patrones de bandas G son únicos. Sería importante también, determinar si los tipos de rearrreglos cromosómicos encontrados en las especies en estudio coinciden con las otras especies del género.

Los rearrreglos cromosómicos ocurridos en las especies que aquí se investigaron coinciden con los mencionados por Genoways (1973), en la línea filogenética hipotética propuesta para estas especies (Fig. 3), sin que esto suceda en el número de rearrreglos encontrados.

En cuanto a las bandas cromosómicas C se encontraron dificultades técnicas para su aparición en los cromosomas, debidas probablemente a las condiciones físicas de temperatura y humedad que prevalecen en el laboratorio, así como también a la poca cantidad de heterocromatina constitutiva, lo que hizo más difícil su observación. Aún así, de acuerdo con los resultados obtenidos, se observa que el patrón de bandas cromosómicas C en *Lionys* no difiere significativamente de lo representado en la familia Heteromyidae, y en particular de lo observado en *L. galvini* debido a que se presenta un patrón de heterocromatina constitutiva en las regiones pericentroméricas (Mascarello y Rogers, 1988). Las únicas excepciones son *L. spectabilis* que muestra probablemente bloques intersticiales de heterocromatina constitutiva en la mayoría de sus pares autosómicos (Fig. 17). Lo mismo sucede en *H. degnarestianus*, y en *Microdipodops megacephalus* se encuentran bloques terminales de heterocromatina constitutiva en sus autosomas. En cuanto al patrón de bandas cromosómicas G en estas especies se observa que se encuentra a lo largo todos los brazos cromosómicos en sus complementos, lo que concuerda con el patrón general de los heterómidos y en particular por lo observado en *L. galvini* (Mascarello y Rogers, 1988).

Se han definido morfológica, cariotípica y enzimáticamente tres líneas filéticas en la familia Heteromyidae; la primera comprende a los géneros Liomys y Heteromys; la segunda a los géneros Dipodomys y Microdipodops y la tercera a los subgéneros Perognathus y Chaetodipus (Hafner, 1982).

Particularmente, Liomys y Heteromys muestran afinidades filéticas estrechas aunque tienen caracteres derivados como el pelo, la dentición, el esqueleto, el báculo y el cariotipo, que los separa de otros géneros de heterómidos, pero cuando se comparan aloenzimicamente ambos géneros no se separan claramente en dos grupos distintos. Los cariotipos de L. irroratus y H. desmarestianus coinciden en el número cromosómico diploide de 60, (considerado como primitivo para los Heteromyinae), a partir del cual se originaron por reducción el resto de los números cromosómicos diploides de las especies pertenecientes a Liomys, suponiendo que el principal mecanismo de cambio cromosómico es la fusión céntrica (Genoways, 1973).

Aunque el patrón de bandas cromosómicas G y los resultados obtenidos de bandas C no nos permite apreciar la dirección del cambio cromosómico para aclarar la controversia de si ocurrió fusión o fisión en el género Liomys, se considera que el número diploide alto es un estado primitivo, aunque en algunos casos puedan presentarse duplicaciones cromosómicas ó adiciones de eucromatina y heterocromatina. Es necesario que estos resultados incorporen datos de biogeografía general y aspectos ecológicos para corroborarlos (Hafner y Hafner, 1983). Los rearrreglos cromosómicos que muestra Heteromys coinciden con los presentados en las especies de Liomys estudiadas, lo cual no difiere del

patrón observado en la familia Heteromyidae.

Con base en los resultados obtenidos mediante la comparación del patrón de bandas cromosómicas G y C se observa que las relaciones sistemáticas en el género *Liomys* son complejas. Datos génicos indican que las especies *L. salvini* y *L. adspersus* están estrechamente relacionadas, lo mismo que *L. pictus* y *L. spectabilis*, lo que concuerda con el patrón de bandas cromosómicas que presentan las últimas.

La posición filética de *L. irroratus* con respecto a otras especies del género no es muy clara. Con base en estudios aloenzimáticos no se relaciona a *L. irroratus* con otras especies de *Liomys*. Cariotípicamente el NF de *L. irroratus* aumenta con el descrito anteriormente por Genoways (1973), lo que lo caracteriza de las otras especies del género, además de tener rearrreglos cromosómicos del tipo de fusiones céntricas que cambian en gran medida la morfología cromosómica. Comparando el patrón de bandas G de *L. pictus* y *L. irroratus* se observa que en algunos pares cromosómicos coinciden sus bandas por lo que se puede considerar relacionado al taxón.

Los vínculos sistemáticos entre poblaciones de *L. pictus* y *L. spectabilis* han sido problemáticos. Aunque no hay evidencia de flujo génico entre muestras de Jalisco correspondientes a *L. pictus plantinarenis* y poblaciones simpátricas de *L. spectabilis*, cariotípicamente *L. spectabilis* parece tener relaciones más cercanas con *L. pictus plantinarenis*, debido a la coincidencia en algunos pares cromosómicos de sus patrones de bandas cromosómicas.

En lo que respecta a las subespecies *L. p. pictus* y *L. p. plantinarensis* se ha demostrado, por caracteres morfológicos, que existe un intercambio genético limitado en sus zonas de contacto en Colima y en el sureste de Jalisco (Morales y Engstrom, 1989). Esto no es posible verificar mediante el estudio de sus patrones de bandas cromosómicas, ya que para confirmarlo deben buscarse híbridos. Cariotípicamente las variaciones encontradas en *L. pictus*, basadas en rearrreglos, parecen formar en esta especie subdivisiones geográficas discretas a lo largo de su distribución sin que ocurra simpatria, por lo que puede estar compuesta por una ó más especies biológicas (grupos de poblaciones naturales que se cruzan o pueden cruzarse y se hallan aisladas de los otros grupos en lo que toca a su reproducción, por lo que sus poblaciones pueden reproducirse separadamente; Rogers, 1990).

La existencia de la formación de razas cromosómicas es común en muchas especies de roedores heterómidos; posiblemente esto sucede con poblaciones de *L. pictus* en donde se presenta un proceso de diversificación evolutiva y esto concuerda, a su vez, con las diferencias morfológicas encontradas en la especie, sobre todo en poblaciones de Jalisco.

En heterómidos existe una gran variabilidad en cantidad y posición de heterocromatina constitutiva, siendo ésto un enorme potencial para el estudio molecular de sus cariotipos y para entender, de manera general, los componentes de la evolución genómica. Particularmente, es posible que en el género *LIONYX* se presente adición ó pérdida de heterocromatina constitutiva en algunos pares cromosómicos de las especies en estudio.

Con base en los resultados obtenidos del patrón de bandas G

en la línea filogenética correspondiente a *L. irroratus*, *L. spectabilis* y *L. pictus*, se pueden proponer modificaciones al árbol filogenético realizado por Genoways (1973), en el cual se consideran las relaciones sistemáticas que han ocurrido en estas especies (Fig. 25). Se puede observar que la forma antecesora con $2n=60$ y $NF=78$ origina sin cambios cromosómicos a la especie *L. irroratus* y, por otro lado, da lugar al antecesor del grupo *pictus-spectabilis* con $2n=48$ y $NF=64$, mediante 5 fusiones centrícas, 1 fusión tandem y 6 inversiones pericéntricas (de las cuales sólo se pudieron identificar tres). A partir de este antecesor se origina directamente *L. spectabilis* con $2n=48$ y $NF=64$ sin ningún cambio cromosómico, por otro lado, da origen por una inversión pericéntrica a *L. pictus* con $2n=48$ y $NF=66$, lo que explica el cambio en el número fundamental. Esta especie divergió originando sin ninguna modificación original a las subespecies *L. p. pictus* y *L. p. plantinarenis* mediante una inversión pericéntrica que si fue posible identificar y que explica el cambio en el tipo de cromosomas con la subespecie anterior.

En cuanto a las bandas C es necesario determinar con claridad su patrón en las especies en estudio y en general del grupo, para inferir los rearrreglos cromosómicos ocurridos a través de la evolución y complementar los estudios citogenéticos y sistemáticos.

Por último, el complemento cromosómico de roedores heterómidos (números diploides ó descripciones cariotípicas) son importantes para comprender la variabilidad citológica en

mamíferos, pero los mecanismos de cambio cromosómico determinados han sido ambiguos a través de algunos taxa. Pocos estudios se relacionan con aspectos moleculares en los cromosomas de heterómidos, caracterización, localización y secuenciación de ADN satélites y organizador nucleolar. También, son escasos los análisis de patrones de variación geográfica para entender claramente el papel que juega el cambio cromosómico en la divergencia evolutiva de las especies y las relaciones sistemáticas del grupo.

CONCLUSIONES

El estudio cromosómico de los roedores de abazones *Liomys* confirma que *L. pictus* y *L. spectabilis* presentan un $2n=48$, con un NF=66 y 64 respectivamente y que *L. irroratus* presenta un $2n=60$, aunque su NF es de 78.

Existen diferencias en el tipo de cromosomas que se encuentran entre las dos subespecies de *L. pictus*, por presentar *L. pictus* un par cromosómico birráneo diferente en su clasificación. En cuanto a *L. spectabilis* tiene un par cromosómico monorráneo más que las subespecies de *L. pictus* y *L. irroratus* es la especie que presenta mayor número de cromosomas monorráneos en su complemento cromosómico.

Las diferencias cromosómicas observadas entre estas especies mediante bandas cromosómicas G se deben a rearrreglos cromosómicos del tipo de inversiones pericéntricas, fusiones céntricas, fusión tandem y por los resultados observados en las bandas C las diferencias pueden deberse a adición-pérdida de heterocromatina constitutiva.

La presente investigación sugiere una relación filogenética más estrecha entre *L. p. pictus* y *L. spectabilis*. Aunque morfológica y enzimáticamente *L. irroratus* se vincula escasamente con el resto de las especies de *Liomys*, cariotípicamente algunos pares cromosómicos coinciden en su patrón de bandas G, por lo que se corrobora su parentesco.

Cromosómicamente se modifica la interpretación de Genoways (1973) del reconocimiento de una de las líneas filogenéticas

dentro del género *Lionys* (*L. irroratus* - *L. spectabilis* - *L. pictus*).

Se requiere de datos enzimáticos adicionales en las poblaciones que ocupan la distribución de las especies en estudio (y en general de las restantes) y comparar los patrones de bandas cromosómicas (G y C) con las otras especies que conforman el género, para tratar de resolver las relaciones sistemáticas dentro de este complejo, considerado como un importante sector de la fauna nacional constituido por especies endémicas del país.

LITERATURA CITADA

- Anderson, S. y J. K. Jones. 1987. Orders and Families of Recent Mammals of the World. John Wiley & Sons, New York, U.S.A., 686 pp.
- Arrighi, F. E. y T. C. Hsu. 1971. Localization of heterochromatin in human chromosomes. *Cytogenetics*, 10:81-86.
- Ayala F. J. y J. A. Kiger. 1984. *Genética Moderna*. Fondo Educativo Interamericano, México, D.F., 836 pp.
- Baker, R. J., B. F. Koops y M. W. Haiduk. 1983. Resolving systematic relationships with G-bands, a study of 5 genera of South American Cricetine Rodents. *Systematic Zoology*, 32:403-416.
- Baker, R. J., M. B. Qumsiyeh y C. S. Hood. 1987. Role of chromosomal banding patterns in understanding mammalian evolution. Pp. 67-95, in *Current Mammalogy* (H. H. Genoways, ed.), Vol. 1. Plenum Publishing Corporation, U. S. A.
- Beck M. L. y M. L. Kennedy. 1977. Chromosomal study of *Lionys pictus*. *Journal of the Tennessee Academy of Science*, 52:109-110.
- Bianchi, N. O. 1978. Duplicación cromosómica y heterocromatina a nivel molecular y citológico. Programa regional de desarrollo científico y tecnológico, Washington, D.C., U.S.A., 132 pp.
- Cervantes, F. A. y Y. Hortelano Moncada. En prensa. Mamíferos pequeños de la Estación Biológica "El Morro de la Mancha" Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*,

- Serie Zoología, 62(1).
- Chiarelli, B. A., M. Sarti-Chiarelli y D. A. Shafer. 1972. Chromosome banding with trypsin. *Mammalian Chromosomes Newsletter*, 13:64-65.
- Cortés, F. 1984. Bando de cromosomas. *Investigación y Ciencia*, 97:20-29.
- deGrouchy, J. y C. Turleau. 1977. *Clinical Atlas of Human Chromosomes*. John Wiley & Sons, New York, U.S. A., 270-271 pp.
- Drets, M. E. y M. W. Shaw. 1971. Specific banding patterns of human chromosomes. *Proceedings of Natural Academic Science*, 68:2073-2077.
- Engstrom, M. D., H. H. Genoways y P. K. Tucker. 1987. Morphological variation, karyology and systematic relationships of *Heteromys gaumeri* (Rodentia:Heteromyidae). *Fieldiana Zoology*, 39:289-303.
- Gelder, R. G. 1969. Voucher specimens in comparative cytogenetic studies. Pp. 445-450, in *Comparative Mammalian Cytogenetics* (K. Benirschke, ed.). Springer-Verlag, New York, U.S.A., 473 pp.
- Genoways, H. H. 1971. A new species of spiny pocket mouse (genus *Lionya*) from Jalisco, México. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 5:1-7.
- Genoways, H. H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of the spiny pocket mice of the genus *Lionya*. *Special Publications The Museum of Texas Technological University*, 5:1-368.

- Hafner, M. S. 1982. A biochemical investigation of geomyoid systematics (Mammalia:Rodentia). *Zoological Systematics Evolution-forsch*, 20:118-130.
- Hafner, J. C. y M. S. Hafner. 1983. Evolutionary relationships of heteromyid rodents. *Great Basin Naturalist Memoirs. Biology of Desert Rodents*, 7:3-29.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York, U.S.A., 1:1-606+90.
- Hsu, T. C. y R. A. Mead. 1969. Mechanisms of chromosomal changes in mammalian speciation. Pp. 8-17, in *Comparative mammalian cytogenetics* (K. Benirschke, ed.). Springer-Verlag, New York, U.S.A., 473 pp.
- Huxley, J. 1974. *Evolution. The modern synthesis*. George Allen and Unwin LTD., London, Great Britain, 617 pp.
- Lee, H. R. y F. F. B. Elder. 1980. Yeast stimulation of bone marrow mitosis for cytogenetic investigations. *Cytogenetic and Cell Genetics*, 26:36-40.
- Levan, A., K. Fredga, y A. Sandberg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, 52:201-220.
- Mascarello, J. T., A. D. Stock y S. Pathak. 1974. Conservatism in the arrangement of genetic material in rodents. *Journal of Mammalogy*, 55:695-704.
- Mascarello, J. T. y D. S. Rogers. 1988. Banded chromosomes of *Liomys salvini*, *Heteromys oresterus* and *H. desmarestianus*. *Journal of Mammalogy*, 69:126-130.
- Nettler, L. E. y T. G. Gregg. 1972. *Génetica de las poblaciones y evolución*. UTEHA. México, D.F., 239 pp.

- Morales, J. C. y M. D. Engstrom. 1989. Morphological variation in the painted spiny pocket mouse, *Liomys pictus* (Family Heteromyidae), from Colima and southern Jalisco, México. Occasional Paper of the Royal Ontario Museum, 38:1-16.
- Moreno-Cassasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica*, 7(4):577-602.
- Nadler, Ch. F. 1969. Chromosomal evolution in Rodents. Pp. 277-305, in *Comparative mammalian cytogenetics* (K. Benirschke, ed.). Springer-Verlag, New York, U.S.A., 473 pp.
- Novelo, R. A. 1978. La vegetación de la estación biológica El Morro de la Mancha, Veracruz. *Biótica*, 3:9-23.
- Ohno, S. 1967. *Sex Chromosomes and Sex-linked Genes*. Springer-Verlag, New York, U.S.A.
- Pathak, S. y A. D. Stock. 1974. The X chromosomes of mammals: Karyological homology as revealed by banding techniques. *Genetics*, 78:703-714.
- Patton, J. L. 1967. Chromosome studies of certain pocket mice, genus *Perognathus* (Rodentia:Heteromyidae). *Journal of Mammalogy*, 48:27-37.
- Pizzimenti, J. J. 1972. List of karyotypes of mammals from the Northern Plains Region. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 74:67-75.
- Rogers, D. S. 1989. Evolutionary implications of chromosomal variation among spiny pocket mice, genus *Heteromys* (Order Rodentia). *The Southwestern Naturalist*, 34:85-100.
- Rogers, D. S. 1990. Genic evolution, historical biogeography, and systematic relationships among spiny pocket mice

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

49

- (subfamily Heteromyinae). *Journal of Mammalogy*, 71:668-685.
- Rogers, D. S. y D. J. Schmidly. 1982. Systematics of spiny pocket mice (genus *Heteromys*) of the *desmarestianus* species group from Mexico and Northern Central America. *Journal of Mammalogy*, 63:375-386.
- Schröder J. y W. Van der Loo. 1979. Comparison of karyotypes in three species of rabbit: *Oryctolagus cuniculus*, *Sylvilagus nuttallii* and *Sylvilagus idahoensis*. *Hereditas*, 91:27-30.
- Smith C. L. y Keary, P. F. 1979. Genética, estructura y función. Publicaciones Culturales, México, D.F., 367 pp.
- Summer, A. T., H. J. Evans y R. Buckland. 1971. New technique for distinguishing between human chromosomes. *Nature New Biology*, 232:31-32.
- Uribe-Alcocer, M. 1977. Estudios citogenéticos en algunas especies de roedores y lagomorfos de México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM., México, D.F., 169 pp.
- Vaughan, T. A. 1988. Mamíferos. 3a. ed. Interamericana, México, D.F., 587 pp.
- White, M. J. D. 1968. Models of speciation. *Science*, 159:1065.
- Williams, D. F. 1978. Karyological affinities of the species groups of silky pocket mice (Rodentia:Heteromyidae). *Journal of Mammalogy*, 59:599-612.

Cuadro 1.--Número diploide (2n), número fundamental (NF) y clasificación de los cromosomas, según Levan *et al.* (1964) de *Liomys pictus pictus*, *L. p. plantinarenensis*, *L. spectabilis* y *L. irroratus*.

Cromosomas									
Especie	2n	NF	Autosomas				Sexuales		
			m	sm	st	t	m	sm	st
L.									
<u>pictus</u> (1)	48	66	5	5	13		X,Y		
<u>L. p.</u> (2)	48	66	5	5	13		X	Y	
<u>pictus</u> (3)	48	66	10		13		X	Y	
L. p.									
<u>plantinarenensis</u> (3)	48	66	9	1	13		X		
L.									
<u>spectabilis</u> (3)	48	64	4	5	14		X,Y		
<u>spectabilis</u> (3)	48	64	9		14		X		Y
L.									
<u>irroratus</u> (3)	60	62	1	1	27		X	Y	
<u>irroratus</u> (3)	60	78	2		8	19	X	Y	

(1) Genoways (1973).
 (2) Beck y Kennedy (1977).
 (3) Presente trabajo.

m = metacéntrico
 sm = submetacéntrico
 st = subtlocéntrico
 t = telocéntrico

Cuadro 2.--Valores absolutos promedio de las longitudes de los brazos largos (\bar{q}), brazos cortos (\bar{p}) y la suma de ambos ($\bar{q}+\bar{p}$) de los pares cromosómicos de *Lionus p. pictus*, *L. p. plantinarenensis*, *L. spectabilis* y *L. irroratus*.

Número de par	<i>L. p. pictus</i>					<i>L. p. plantinarenensis</i>					<i>L. spectabilis</i>					<i>L. irroratus</i>								
	\bar{q}	$S_{\bar{q}}$	\bar{p}	$S_{\bar{p}}$	$S_{\bar{q}+\bar{p}}$	\bar{q}	$S_{\bar{q}}$	\bar{p}	$S_{\bar{p}}$	$S_{\bar{q}+\bar{p}}$	\bar{q}	$S_{\bar{q}}$	\bar{p}	$S_{\bar{p}}$	$S_{\bar{q}+\bar{p}}$	\bar{q}	$S_{\bar{q}}$	\bar{p}	$S_{\bar{p}}$	$S_{\bar{q}+\bar{p}}$				
1	10.06	1.41	6.87	0.74	2.15	n	10.12	1.69	7.67	0.96	2.65	n	9.05	2.61	6.51	1.15	3.76	n	6.76	0.47	4.42	0.58	1.05	n
2	8.27	1.56	5.04	0.84	2.40	n	8.75	2.61	6.70	1.04	3.65	n	6.79	1.66	5.43	0.77	1.83	n	4.45	0.49	3.65	0.38	0.87	n
3	7.75	0.95	4.74	1.11	2.06	n	7.03	1.78	5.89	1.31	3.09	n	6.34	1.45	5.58	0.97	2.42	n	5.30	0.49	0.76	0.17	0.66	st
4	6.81	1.31	4.75	0.53	1.84	n	7.11	1.03	4.80	1.04	2.07	n	6.48	1.30	4.64	0.40	1.70	n	5.14	0.47	0.70	0.00	0.47	st
5	6.10	1.19	5.23	1.07	2.26	n	6.57	1.19	4.88	1.03	2.22	n	6.35	1.14	4.50	0.35	1.49	n	4.44	0.59	0.63	0.00	0.59	st
6	6.32	1.29	4.07	0.48	1.77	n	7.84	1.61	4.38	1.00	2.61	n	6.33	1.23	4.17	0.70	1.93	n	3.93	0.35	0.83	0.00	0.35	st
7	4.93	0.67	4.51	0.38	1.05	n	5.37	0.99	4.79	0.86	1.85	n	4.67	0.63	4.16	0.57	1.20	n	3.69	0.63	0.60	0.11	0.74	st
8	4.48	0.69	3.97	0.50	1.35	n	4.82	1.42	3.99	1.48	2.90	n	4.24	0.41	3.94	0.23	0.64	n	3.30	0.16	0.54	0.02	0.18	st
9	2.80	0.93	2.55	0.89	1.52	n	1.09	0.25	0.89	0.22	0.47	n	1.83	1.54	1.58	1.52	3.06	n	3.17	0.69	0.49	0.19	0.88	st
10	1.01	0.64	0.75	0.45	1.09	n	6.16	2.05	3.81	1.75	3.80	sn	8.39	1.90	0.69	0.11	2.01	t	2.41	0.48	0.83	0.00	0.48	st
11	8.71	1.23	1.06	0.27	1.50	t	10.61	1.88	0.54	0.18	2.06	t	7.63	1.52	0.00	0.00	1.52	t	10.00	1.28	0.78	0.07	1.35	t
12	8.19	1.69	0.53	0.17	1.86	t	8.26	1.31	0.58	0.13	1.44	t	7.58	1.31	0.67	0.11	1.42	t	8.78	0.84	0.75	0.23	1.07	t
13	7.33	1.33	0.54	0.23	1.56	t	7.95	1.40	0.42	0.16	1.58	t	6.22	1.08	0.62	0.03	1.11	t	8.38	1.22	0.55	0.00	1.22	t
14	7.04	1.50	0.54	0.31	1.81	t	7.48	1.72	0.48	0.16	1.88	t	6.02	1.24	0.68	0.19	1.43	t	8.03	0.92	0.00	0.00	0.92	t
15	6.81	1.37	0.51	0.11	1.48	t	7.13	0.92	0.84	0.00	0.92	t	5.62	1.18	0.51	0.10	1.28	t	7.57	0.97	0.00	0.00	0.97	t
16	6.59	1.42	0.47	0.05	1.47	t	6.49	1.54	0.75	0.25	1.79	t	5.52	1.03	0.61	0.10	1.13	t	6.84	1.00	0.50	0.16	1.16	t
17	5.56	0.73	0.61	0.81	0.74	t	5.86	1.61	0.47	0.13	1.74	t	5.30	1.15	0.57	0.07	1.22	t	6.57	0.42	0.59	0.15	0.57	t
18	5.32	1.25	0.36	0.01	1.26	t	5.44	1.15	0.52	0.22	1.37	t	5.02	0.86	0.57	0.19	1.05	t	6.35	1.09	0.61	0.28	1.37	t
19	4.65	0.84	0.60	0.00	0.84	t	4.16	1.15	0.49	0.00	1.15	t	4.51	0.90	0.55	0.16	1.06	t	6.15	0.77	0.71	0.00	0.77	t
20	4.26	0.71	0.49	0.87	0.78	t	3.96	1.39	0.50	0.00	1.39	t	4.14	0.51	0.52	0.11	0.72	t	6.16	0.56	0.49	0.00	0.56	t
21	3.59	0.62	0.39	0.89	0.71	t	2.80	0.97	0.56	0.00	0.97	t	3.49	0.48	0.63	0.08	0.48	t	5.46	0.30	0.64	0.00	0.30	t
22	3.62	0.72	0.00	0.00	0.72	t	3.06	1.30	0.00	0.00	1.30	t	2.81	0.88	0.60	0.15	0.95	t	5.25	0.39	0.60	0.04	0.43	t
23	1.45	0.59	0.00	0.00	0.59	t	1.91	0.34	0.00	0.00	0.34	t	2.05	0.50	0.00	0.00	0.50	t	5.60	0.54	0.00	0.00	0.54	t
24																								
25																								
26																								
27																								
28																								
29																								
I	7.68	1.26	5.52	1.31	2.57	n	7.99	1.95	5.47	1.50	3.05	n	6.25	1.42	4.43	0.97	2.39	sn	6.89	1.21	3.81	1.10	2.31	sn
V	2.38	0.60	0.85	0.00	0.60	sn																		

S = desviación estándar
 \bar{p} = promedio de brazos cromosómicos largos
 \bar{q} = promedio de brazos cromosómicos cortos

n = metacéntrico
sn = submetacéntrico
st = subtelocéntrico
t = telocéntrico

Cuadro 3.--Valores relativos promedio de las longitudes de los brazos largos (\bar{q}) y cortos (\bar{p}) y la suma de ambos ($\bar{q}+\bar{p}$) de los pares cromosómicos de ejemplares de *Lio mys pictus pictus*, L. B. *plantinaren sis*, L. *spectabilis* y L. *irroratus*. \bar{q} = promedio de brazos cromosómicos largos y \bar{p} = promedio de brazos cromosómicos cortos.

Número de par	<i>Lio mys pictus pictus</i>			<i>Lio mys pictus plantinaren sis</i>			<i>Lio mys spectabilis</i>			<i>Lio mys irroratus</i>		
	\bar{q}	\bar{p}	$\bar{q}+\bar{p}$	\bar{q}	\bar{p}	$\bar{q}+\bar{p}$	\bar{q}	\bar{p}	$\bar{q}+\bar{p}$	\bar{q}	\bar{p}	$\bar{q}+\bar{p}$
1	5.13	3.50	8.63	4.90	3.71	8.61	4.74	3.41	8.15	3.49	2.28	5.77
2	4.22	2.57	6.79	4.23	3.24	7.47	3.56	2.86	6.42	2.38	1.88	4.18
3	3.95	2.42	6.37	3.48	2.85	6.25	3.32	2.92	6.24	2.73	0.39	3.12
4	3.47	2.42	5.89	3.44	2.32	5.76	3.40	2.43	5.83	2.65	0.36	3.01
5	3.11	2.67	5.78	3.18	2.36	5.54	3.33	2.36	5.69	2.29	0.32	2.61
6	3.22	2.08	5.30	3.41	2.12	5.53	3.32	2.19	5.51	2.03	0.43	2.46
7	2.51	2.30	4.81	2.68	2.32	4.92	2.45	2.18	4.63	1.90	0.31	2.21
8	2.28	2.02	4.30	2.33	1.93	4.26	2.22	2.06	4.28	1.78	0.28	1.98
9	1.43	1.38	2.73	0.53	0.43	0.96	0.96	0.83	1.79	1.64	0.25	1.89
10	0.51	0.38	0.89	2.98	1.84	4.82	4.40	0.36	4.76	1.24	0.43	1.67
11	4.44	0.54	4.98	5.14	0.26	5.40	3.97	0.35	4.32	5.16	0.48	5.56
12	4.18	0.27	4.45	4.00	0.28	4.28	4.00	0.00	4.00	4.53	0.39	4.92
13	3.74	0.27	4.01	3.85	0.28	4.13	3.26	0.32	3.58	4.32	0.28	4.60
14	3.56	0.27	3.83	3.45	0.41	3.86	3.16	0.36	3.52	4.14	0.00	4.14
15	3.47	0.26	3.73	3.62	0.23	3.85	2.95	0.27	3.22	3.91	0.00	3.91
16	3.36	0.24	3.60	3.14	0.36	3.50	2.89	0.32	3.21	3.53	0.26	3.79
17	2.84	0.31	3.15	2.84	0.23	3.07	2.78	0.30	3.08	3.39	0.38	3.69
18	2.71	0.18	2.89	2.63	0.25	2.88	2.63	0.38	2.93	3.28	0.31	3.59
19	2.37	0.31	2.68	2.01	0.24	2.25	2.36	0.29	2.65	3.17	0.37	3.54
20	2.17	0.25	2.42	1.92	0.24	2.16	2.17	0.27	2.44	3.18	0.25	3.43
21	1.83	0.28	2.03	1.35	0.27	1.62	1.83	0.33	2.16	2.82	0.33	3.15
22	1.54	0.00	1.54	1.48	0.00	1.48	1.47	0.31	1.78	2.71	0.31	3.02
23	0.74	0.00	0.74	0.92	0.00	0.92	1.07	0.60	1.67	2.89	0.00	2.89
24										2.50	0.00	2.50
25										2.31	0.00	2.31
26										1.79	0.00	1.79
27										1.85	0.00	1.85
28										0.75	0.00	0.75
29										0.72	0.00	0.72
X	3.92	2.81	6.73	3.87	2.65	6.52	3.28	2.33	5.61	3.55	1.97	5.52
Y	1.28	0.43	1.63				2.65	0.44	3.09	3.26	2.02	5.28

Cuadro 4.--Clasificación de los cromosomas sexuales en la familia Heteromyidae.

Cromosoma	Heteromyinae		Perognathinae	Dipodomysinae
	<i>Liomys</i>	<i>Heteromys</i>		
metacéntrico	X, Y		Y	
submetacéntrico	X, Y	X, Y	X, Y	X
subtelocéntrico	Y	X, Y	X, Y	Y
acrocntrico		Y	X, Y	Y

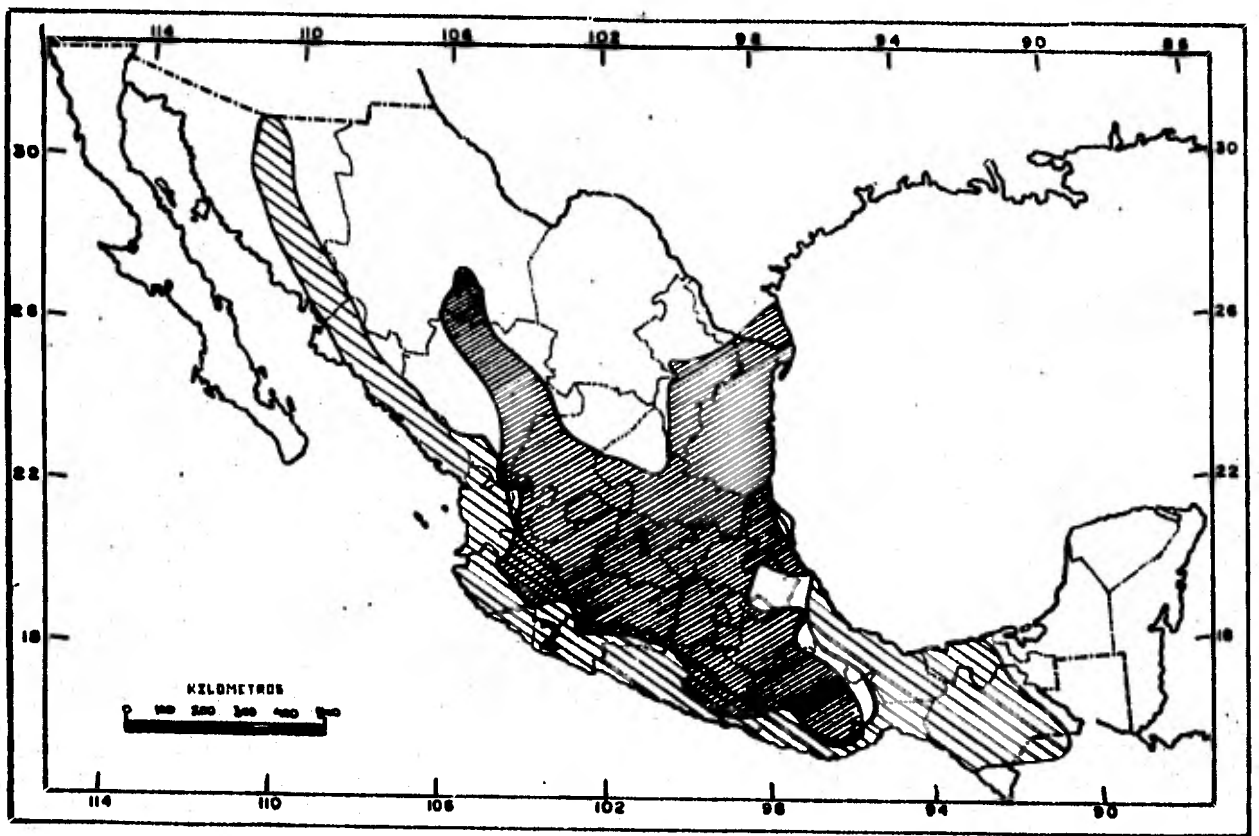


Fig. 1.--DISTRIBUCION GEOGRAFICA DE
Biomys irroratus (1) y *Biomys pictus*
(2) (Genoways, 1973) .

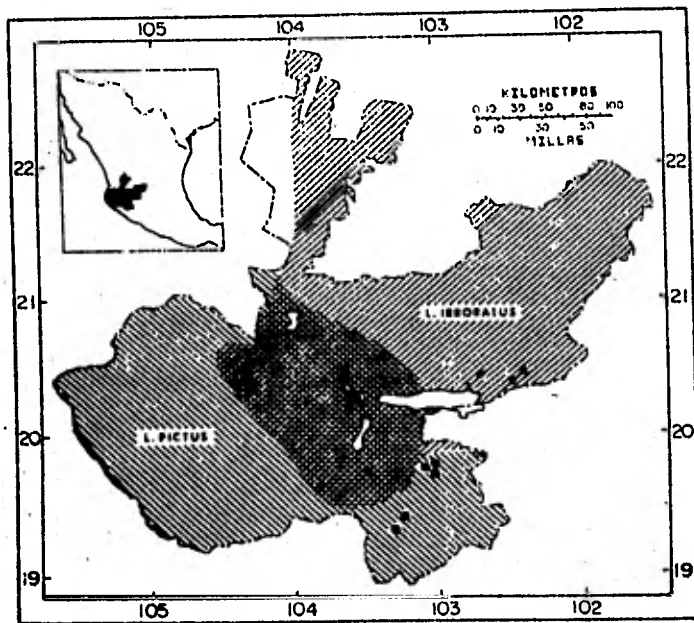


Fig. 2.--Distribución geográfica de tres especies de *LIONYX* en Jalisco. Los puntos negros indican las áreas donde se ha colectado *L. spectabilis* (Genoways, 1973).

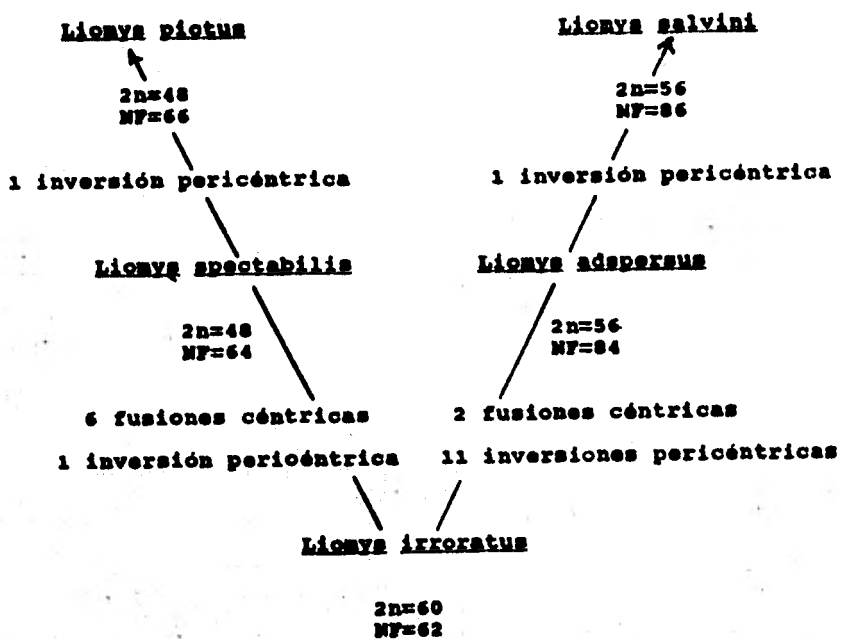


Fig. 3.--Líneas hipotéticas de evolución cromosómica en cinco especies de *Liomya*, suponiendo que *L. irroratus* posee el cariotipo más primitivo (Genoways, 1973).



Fig. 4.--Cariotipo de *Liornyx pictus pictus* (IBUNAM 26810q, IBUNAM 26811d) de la Estación Biológica "El Morro de la Mancha", 3 km N, 3km E Cardel. Mpio. Actopan, Veracruz. Sm. m=metacéntrico; sm=submetacéntrico; t=telocéntrico

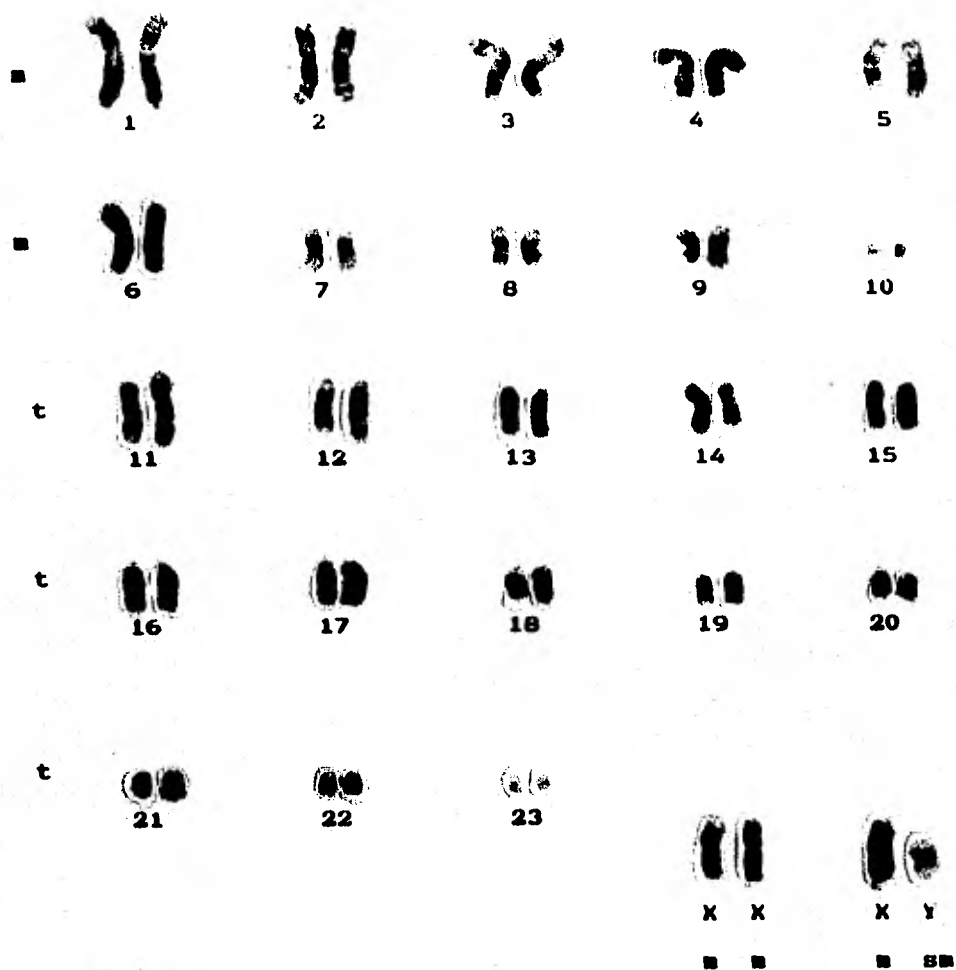


Fig. 5.--Bandas cromosómicas G de Lionys pictus pictus
 (IBUNAM 26778♀, 26779♂) de la Estación Biológica "El Morro de la
 Mancha", 3 km N, 3 km E Cardel. Mpio. Actopan, Veracruz. 8m.

■=metacéntrico; ■■=submetacéntrico; t=telocéntrico

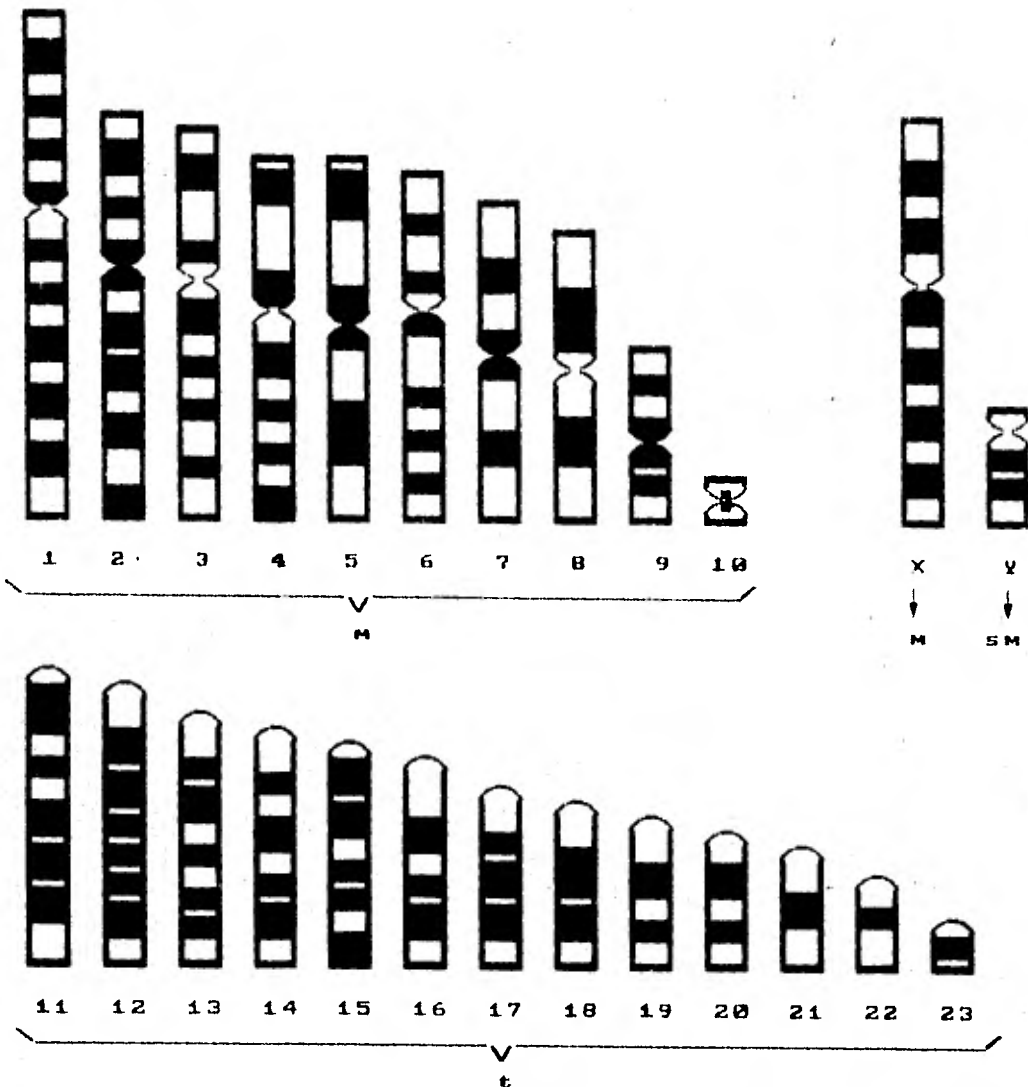


Fig. 6.--Idiograma y patrón de bandas cromosómicas G de *Liomys pictus pictus* (IBUNAM 26779♂) de la Estación Biológica "El Morro de la Mancha", 3 km N, 3 km E Cardel. Mpio. Actopan, Veracruz. 8m.

m=metacéntrico; sm=submetacéntrico; t=telocéntrico



Fig. 7.--Cariotipo de *Lionyx pictus plantinarenensis* (IBUNAM 28194q) de Rancho "Laurel", 1.5 km S Contla. Mpio. Tamazula de Gordiano, Jalisco. 1200m.
 m=metacéntrico; sm=submetacéntrico; t=telocéntrico

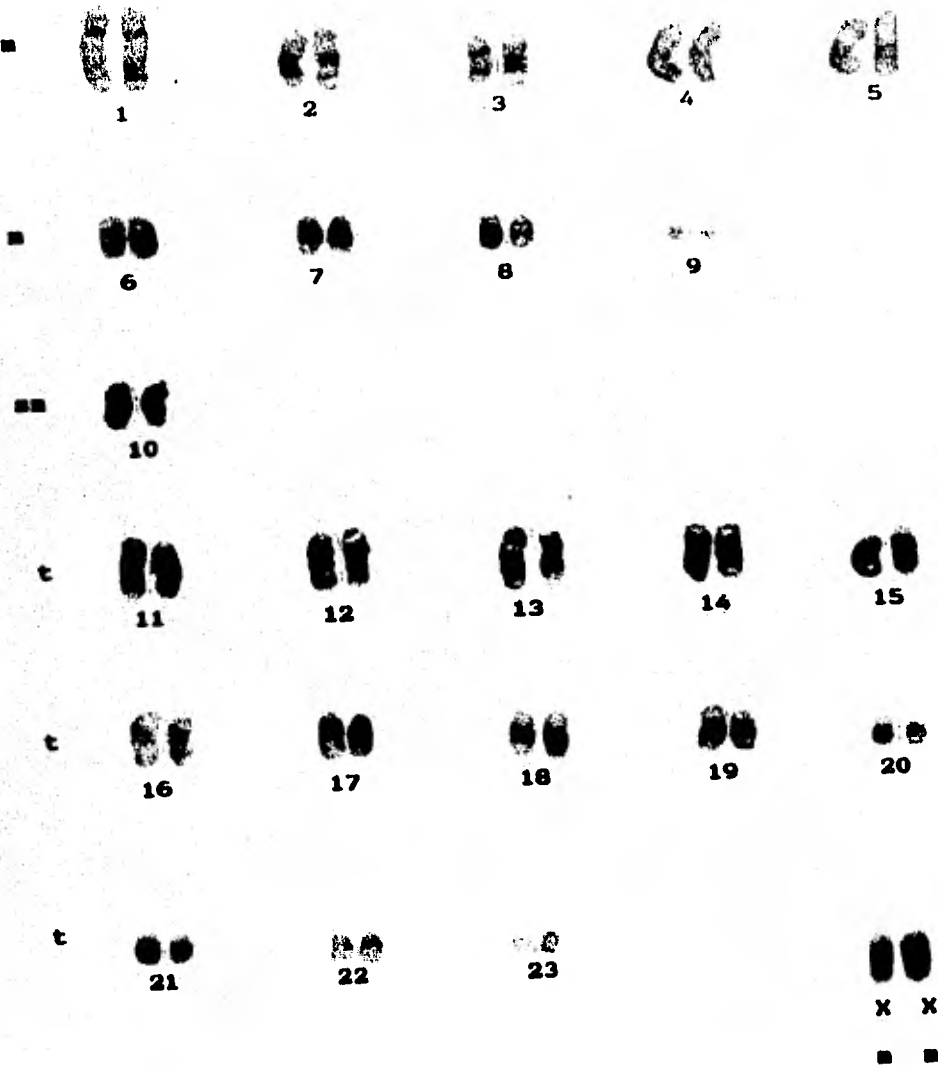


Fig. 8.--Bandas cromosómicas G de *Lionyx pictus*
plantinarensis (IBUNAM 28193q) de Rancho "Laurel", 1.5 km S
 Contla. Mpio. Tamazula de Gordiano, Jalisco. 1200m.

■=metacéntrico; ■=submetacéntrico; t=telocéntrico

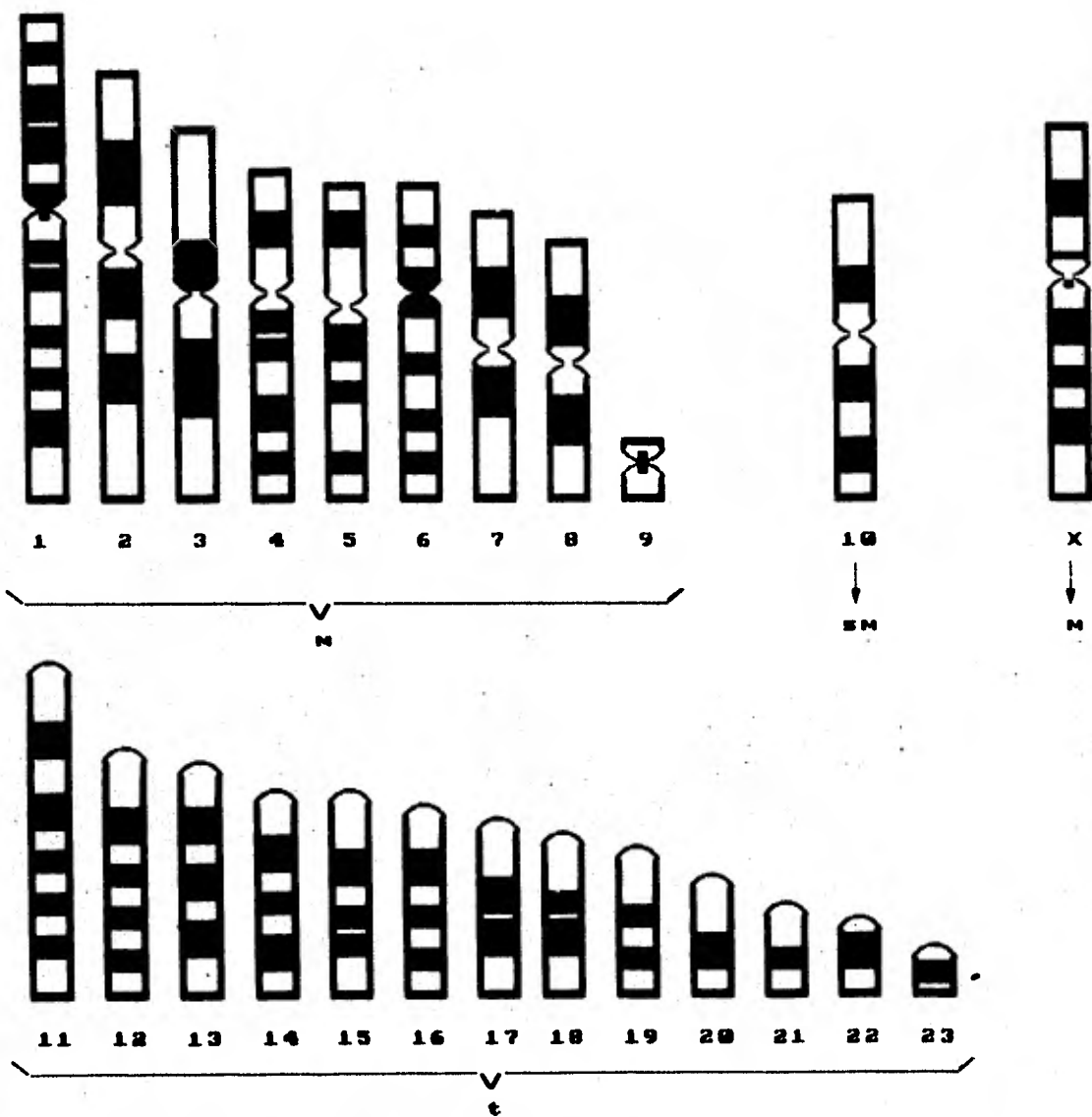


Fig. 9.--Idiograma y patrón de bandas cromosómicas G de *Lionyx pictus plantinensis* (IBUNAM 28193q) de Rancho "El Laurel", 1.5 km S Contla. Mpio. Tamazula de Gordiano, Jalisco. 1200m.

m=metacéntrico; sm=submetacéntrico; t=telocéntrico

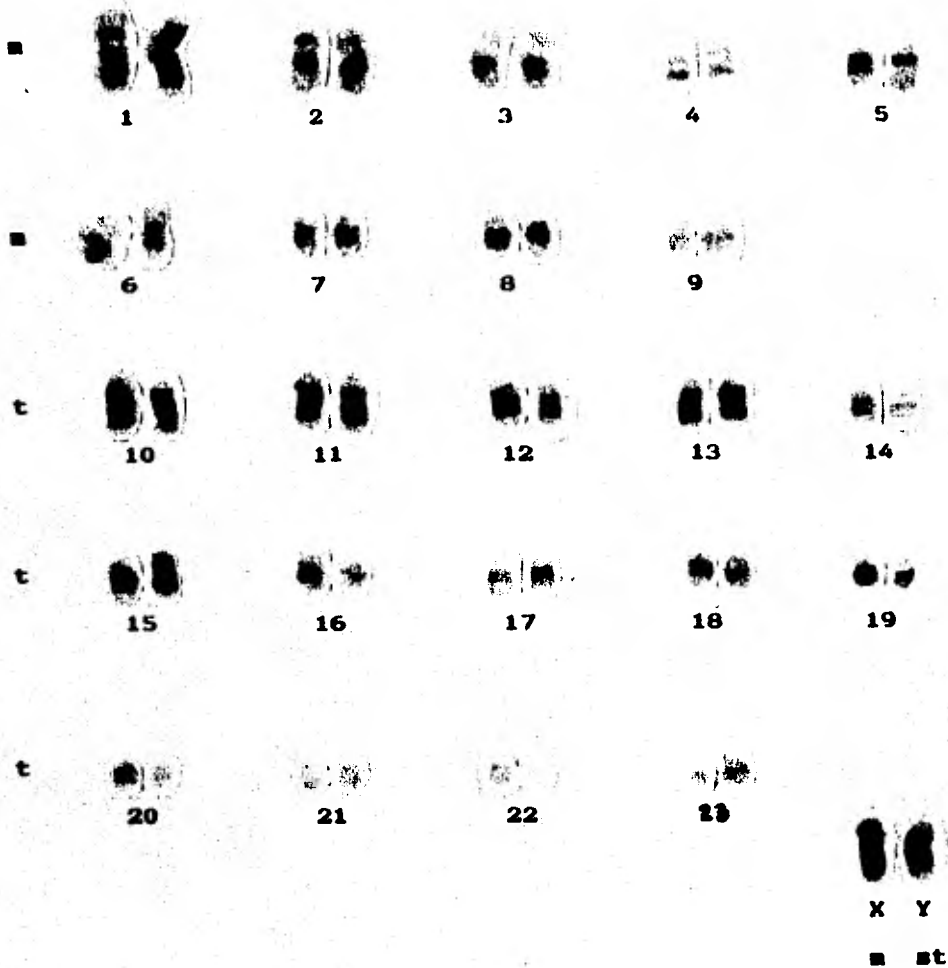


Fig. 11.--Bandas cromosómicas G de Liomys spectabilis
 (IBUNAM 282136) de 5 km NE Contla. Mpio. Tamazula de Gordiano,
 Jalisco. 1300m.

m=metacéntrico; st=subtelocéntrico; t=telocéntrico

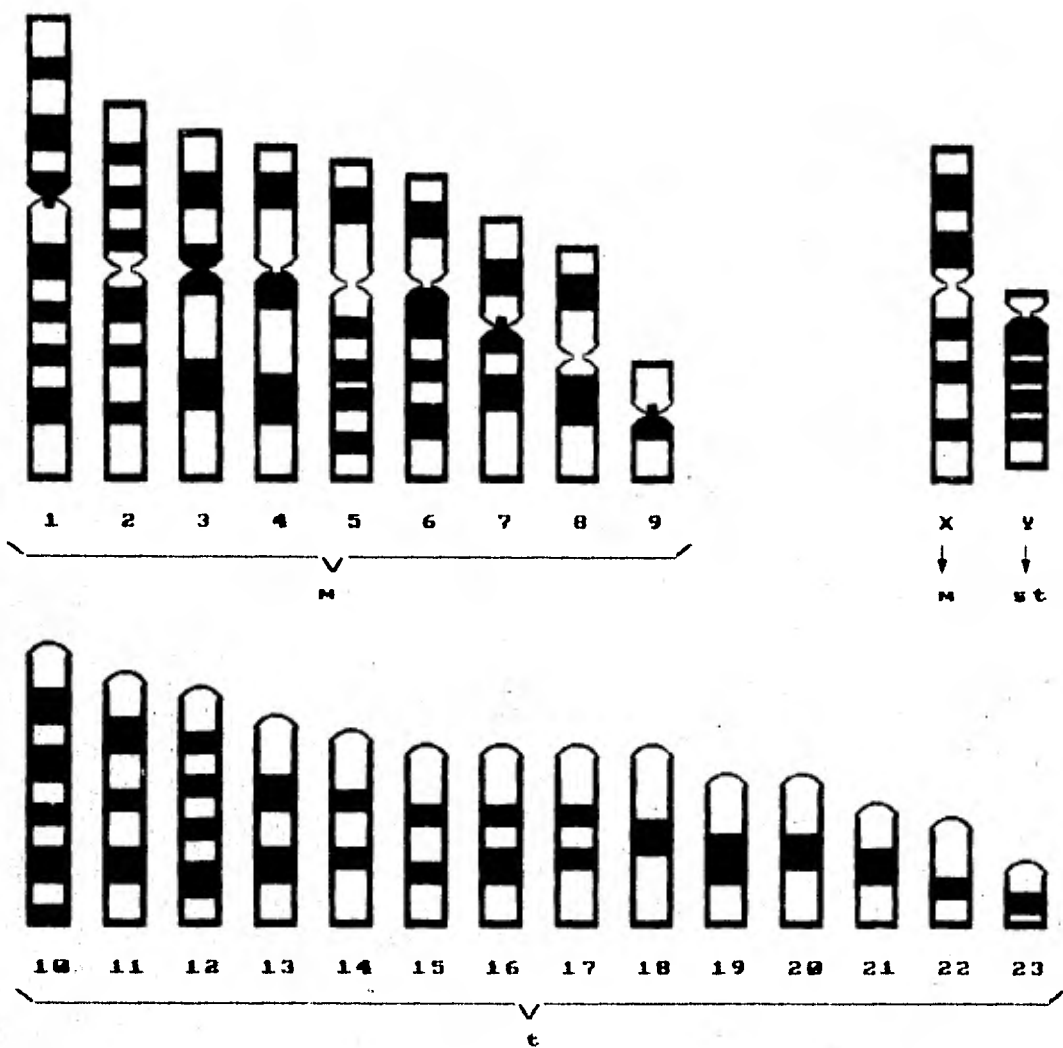


Fig. 12.--Idiograma y patrón de bandas cromosómicas G de *Liomys spectabilis* (IBUNAM 28213♂) de 5 km NE Contla. Mpio. Tamazula de Gordiano, Jalisco. 1300m.
 n=metacéntrico; st=subtelocéntrico; t=telocéntrico



Fig. 13.--Cariotipo de *Liomys irroratus* (IBUNAM 28171q, IBUNAM 28170d) de 7 km SSW Mazamitla. Mpio. Mazamitla, Jalisco. 2060 m.

m=metacéntrico; st=subtelocéntricos; t=telocéntricos; sm=submetracéntricos;



Fig. 14.--Bandas cromosómicas G de Lionye irroratus (IBUNAM 28182d) de Rancho "La Lagunita", 5 km SW Epenche. Mpio. Mazamitla, Jalisco. 2150m.

m=metacéntrico;
t=telocéntrico

ss=submetracéntrico;

st=subtelocéntrico;

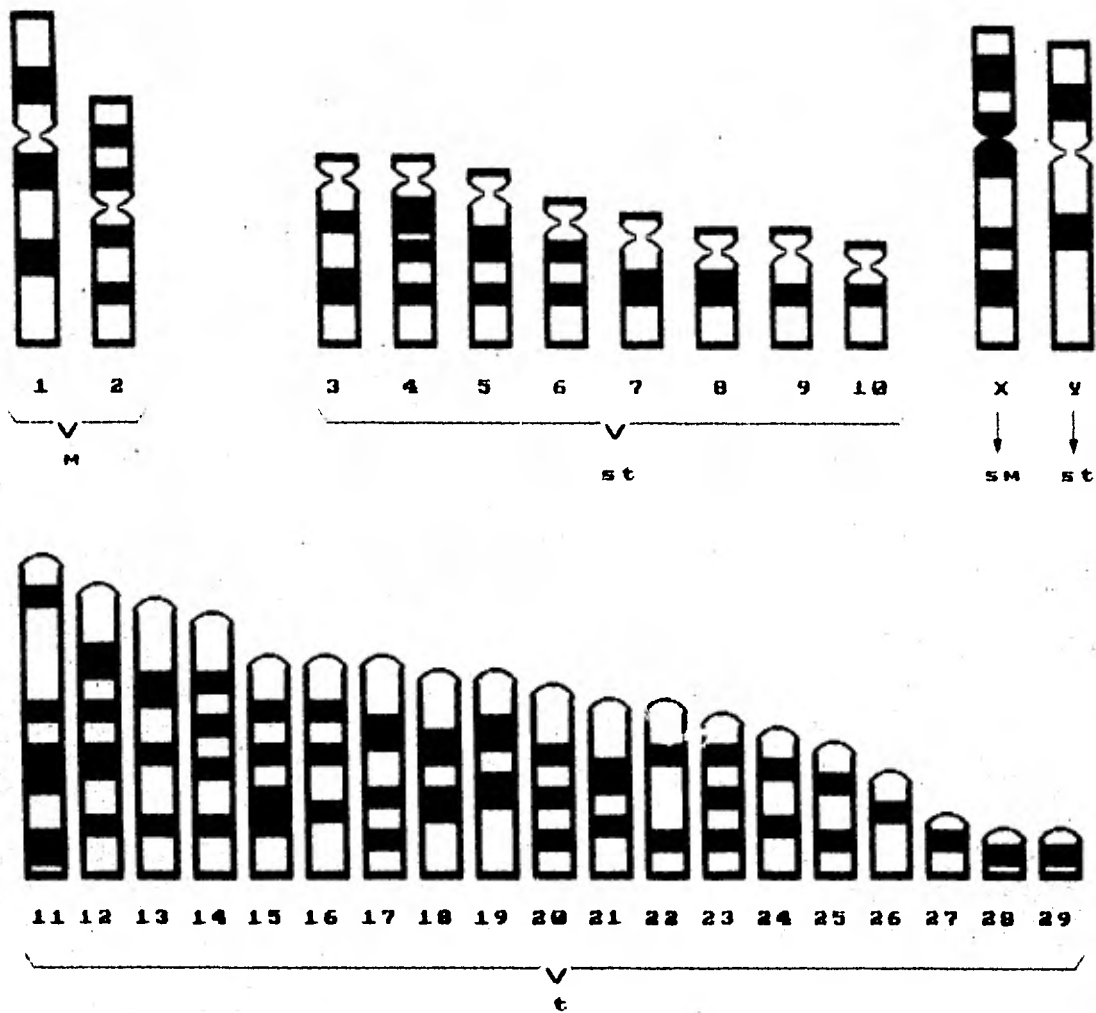


Fig. 15.--Idiograma y patrón de bandas cromosómicas G de *Lioysa irroratus* (IBUNAM 28182♂) de Rancho "La Lagunita", 5 km SW. Epenche. Mpio. Mazamitla, Jalisco. 2150m.
 m=metacéntrico; sm=submetacéntrico; st=subtelocéntrico; t=telocéntrico

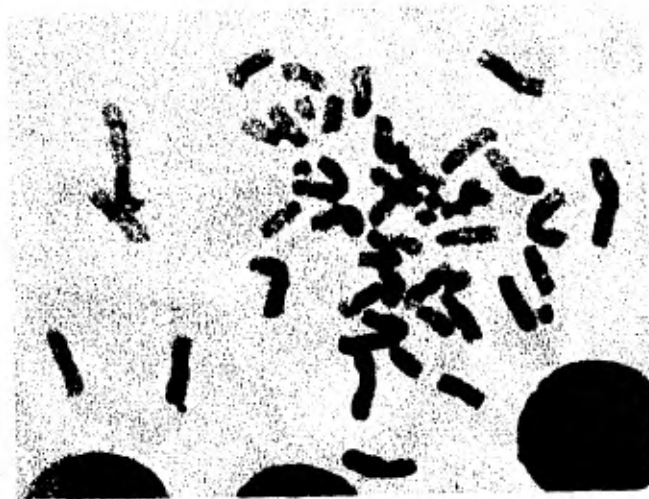


Fig. 16.--Bandas cromosómicas C de Lionys pictus pictus
(26778q) de la Estación Biológica "El Morro de la Mancha", 3 km
N, 3 km E Cardel. Mpio. Actopan, Veracruz. 8m.

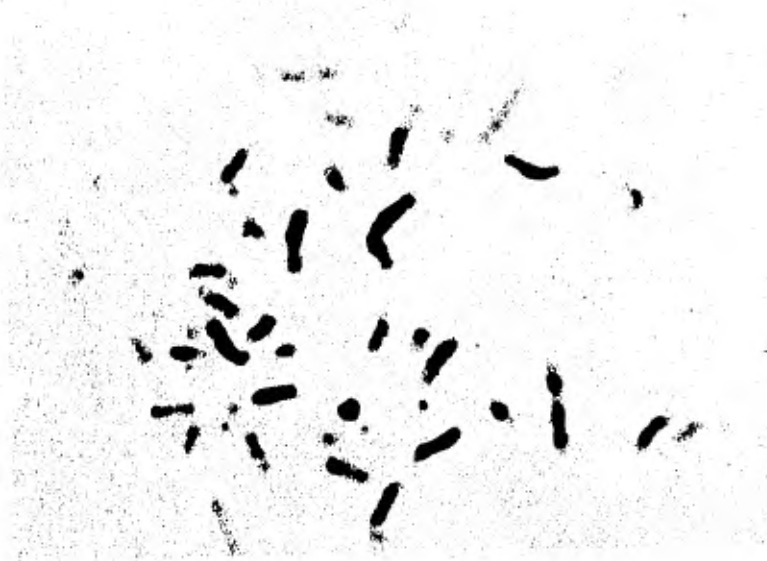
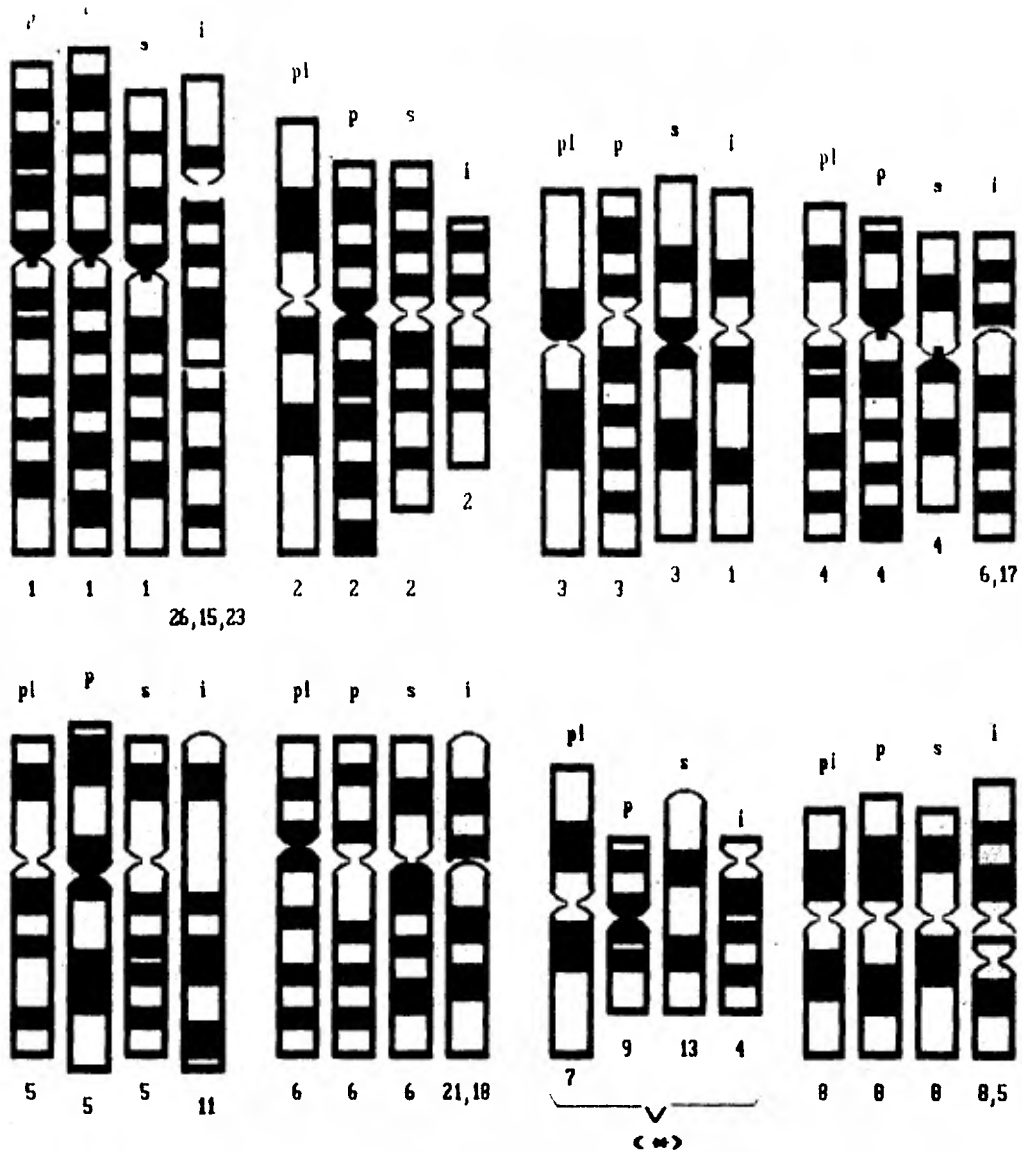


Fig. 17.--Bandas cromosómicas C de Lionys spectabilis .
(IBUNAM 28213♂) de 5 km NE Contla. Mpio. Tamazula de Gordiano,
Jalisco. 1300 m.



Fig. 18.-- Bandas cromosómicas C de Liomys irroratus (IBUNAM 241846) de Rancho "La Lagunita", 2 km W, 2 km NE Epenche. Mpio. Mazamitla, Jalisco. 2110m.



(*) Ver texto para explicación.

Fig. 19.--Comparación de las bandas cromosómicas G entre las especies *Liosys pictus plantinarenis* (pl), *L. p. pictus* (p), *L. spectabilis* (s) y *L. irroratus* (i).

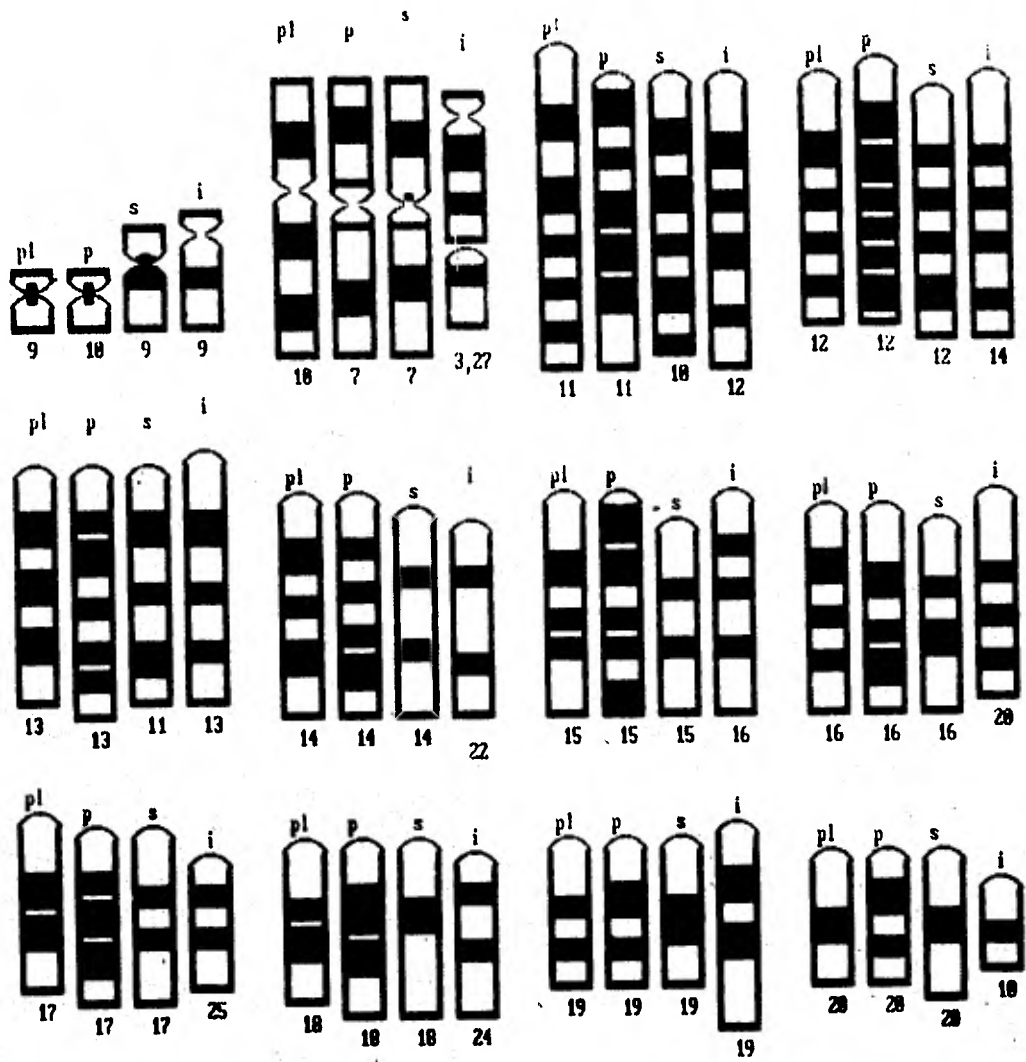


Fig. 19.--Continuación.

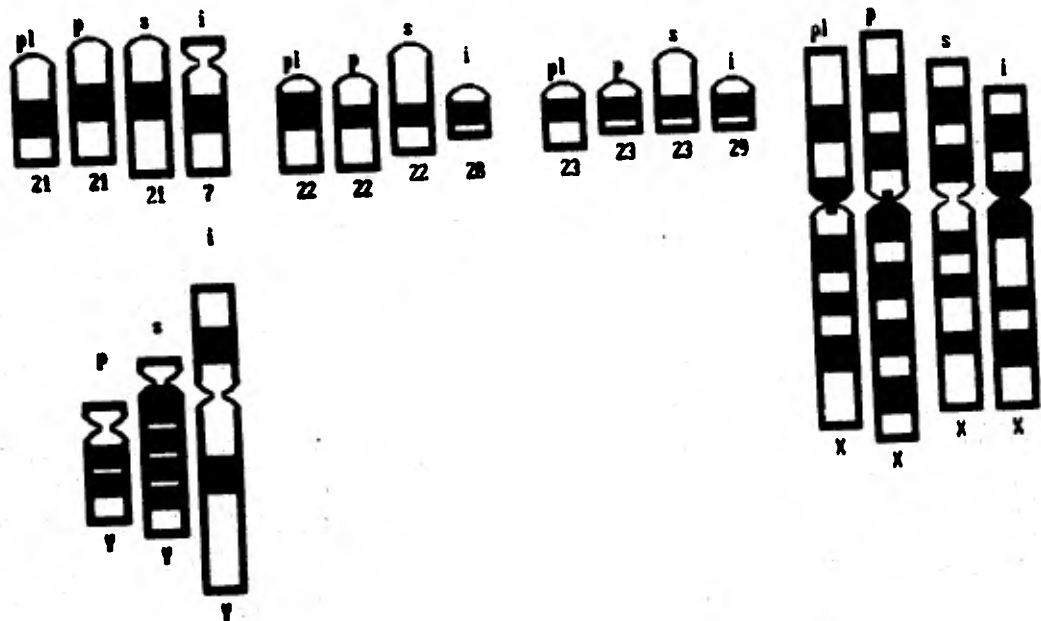


Fig. 19.--Continuación.

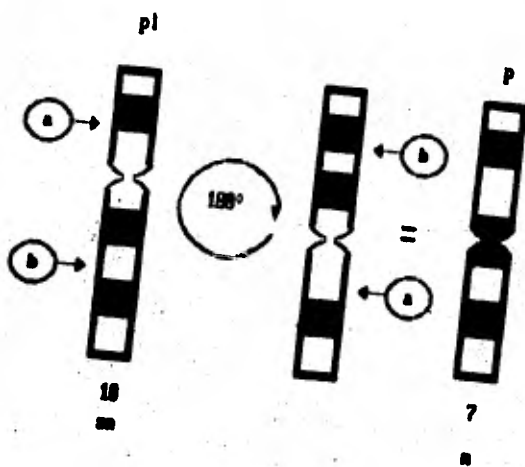


Fig. 20.--Rearreglo cromosómico que ilustra una inversión pericéntrica que hipotéticamente se presentó en el par cromosómico 10 submetacéntrico de *Lichys pictus plantinarensis* para dar origen al par 7 metacéntrico de *L. P. pictus*. a y b representan los puntos en donde ocurrieron rompimientos.

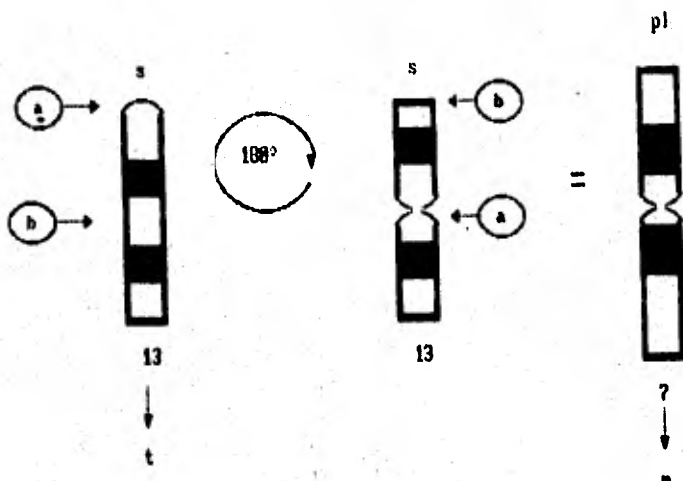


Fig. 21.--Rearreglo cromosómico que ilustra una inversión pericéntrica que hipotéticamente se presentó en el par cromosómico 13 telocéntrico de *Lionys spectabilis* para dar origen al par 7 metacéntrico de *L. p. plantinarensis*. a y b representan los puntos en donde ocurrieron rompimientos.

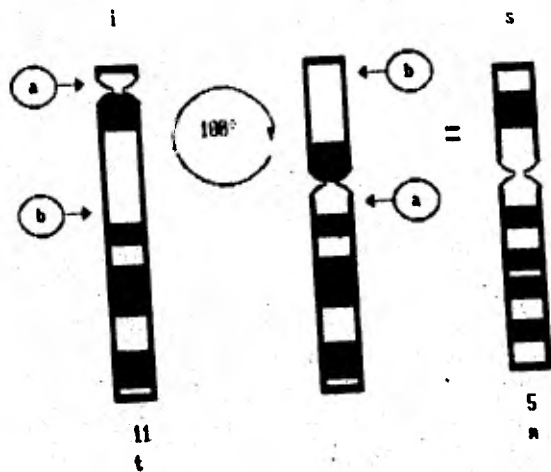


Fig. 22.--Rearreglo cromosómico que ilustra una inversión pericéntrica que hipotéticamente se presentó en el par cromosómico 11 telocéntrico de *Liomys irroratus* para dar origen al par 5 metacéntrico de *L. spectabilis*. a y b representan los puntos en donde ocurrieron rompimientos.

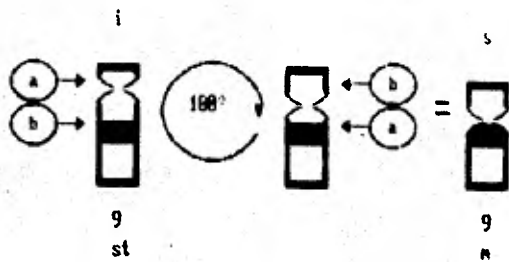


Fig. 23.--Rearreglo cromosómico que ilustra una inversión pericéntrica que hipotéticamente se presentó en el par cromosómico 9 subtelocéntrico de *Lionys irroratus* para dar origen al par 9 metacéntrico de *L. spectabilis*. a y b representan los puntos en donde ocurrieron rompimientos.

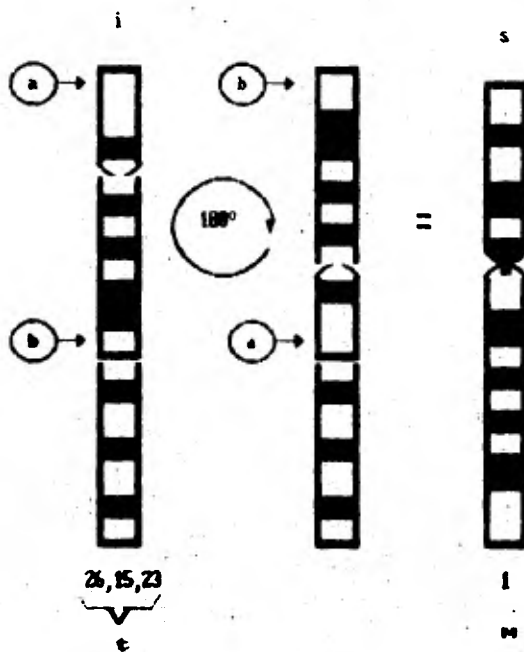


Fig. 24.--Rearreglo cromosómico que ilustra una inversión pericéntrica que hipotéticamente se presentó después de la fusión de los pares cromosómicos 26 y 15 de *Lichya irroratus* para dar origen junto con el par 23 del mismo al par 1 de *L. spectabilis*. a y b representan los puntos donde ocurrieron rompimientos.

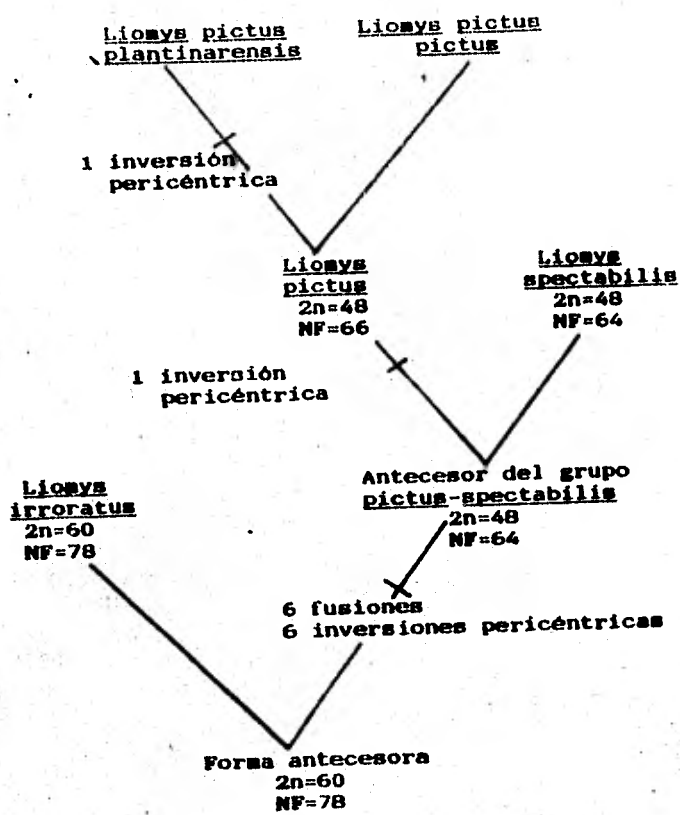


Fig. 25.--Línea filogenética propuesta con base en el patrón de bandas cromosómicas G de las especies estudiadas.

APENDICE.

SOLUCION DE LEVADURA.

3 g de levadura en polvo (Flesh mann's Yeast "Active Dry")
refrigerada.

2 g de Dextrosa.

12 ml de agua destilada.

Esta solución se prepara cuando se va a utilizar sin el uso
posterior.

SOLUCION HIPOTONICA.

0.075 M KCl.

Se pesan 0.56 g de KCl en 100 ml de agua destilada.

Se puede utilizar máximo dos días si no está contaminada y
se guarda en refrigeración.

FIJADOR.

Proporción 3 : Metanol

1 : Acido acético

Debe ser preparado 30 min. antes de ser utilizado,
manteniéndolo en el congelador, usándose 2 ó 3 horas
después de preparado.

COLORANTE GIEMSA PARA TINCION CONVENCIONAL.

- Solución amortiguadora.

10 M NaH_2PO_4 .

Se pesa 1.38 g del reactivo y se diluye en 100 ml de agua
destilada. Solución A. Se utilizan 15 ml.

10 M Na_2HPO_4 .

Se pesa 1.42 g del reactivo y se diluye en 100 ml de agua destilada. Solución B. Se utilizan 10 ml.

Esta solución se puede mantener a refrigerador (4°C) hasta que no se observe contaminada.

- Solución concentrada de Giemsa (Microlab) 1ml.

Se puede mantener a temperatura ambiente indefinidamente.

- Solución amortiguadora (pH 6.5-6.8) 2 ml.

- Agua destilada 47 ml.

Se puede usar durante un día conservándola a temperatura ambiente.

BUFFER GIEMSA 2% PARA BANDAS G.

1 ml 0.14 M de buffer de fosfatos de sodio.

Se pesan 3.752 g de Na_2HPO_4 y se diluye en 100 ml de agua destilada con pH 9.0.

Se puede conservar a temperatura ambiente hasta que se observe contaminado.

1 ml de Giemsa (Microlab).

40 ml de agua destilada.

Esta solución sirve para 10 u 11 laminillas y se debe preparar cuando se va a usar. Debe agitarse hasta que salga espuma antes de usarse y puede mantenerse a temperatura ambiente.

SOLUCION STOCK DE TRIPSINA.

0.05 g de tripsina Difco (1:250).

50 ml de buffer de fosfato salino (PBS).

Se pesa 4 g de NaCl, 0.1 g de KCl, 0.575 g de Na_2HPO_4 ,

0.1 g de KH_2PO_4 y se diluyen en 500 ml de agua destilada.

Esta buffer debe mantenerse en refrigeración (4°C).

La solución "stock" de tripsina debe permanecer en el congelador y puede ser usada mientras no se observe la aparición de hongos o bacterias.

Diluir una parte de la solución "stock" de tripsina con tres partes de PBS para obtener una concentración final de 0.025%.

Solamente debe utilizarse un día.

SOLUCION STOCK 10XSSC PARA BANDAS C.

NaCl 1.5 M.

Se pesan 8.7675 g de este reactivo.

Citrato de Sodio 0.15 M.

Se pesan 4.4117 g de este reactivo.

Los dos reactivos se diluyen en 100 ml de agua destilada.

Esta solución debe permanecer en refrigerador (4°C).

Tomar 10 ml de 10XSSC y 40 ml de agua destilada para obtener una solución 2XSSC. Esta solución sólo se utiliza durante 1 día.

GIEMSA 4% PREPARADA CON BUFFER DE FOSFATOS DE SODIO PARA BANDAS C.

0.01 M de NaH_2PO_4 .

Se pesan 0.1379 g de este reactivo y se diluyen en 100 ml de agua destilada.

0.01 M de Na_2HPO_4 .

Se pesan 0.1419 g de este reactivo y se diluyen en 100 ml de agua destilada.

Combinar en proporción de 68 ml del primero y 100 ml del segundo.

Tomar 2 ml de Giemsa (Microlab) y 48 ml de este buffer para teñir.

Este buffer se puede utilizar durante un día a temperatura ambiente.

SOLUCION DE ACIDO CLORHIDRICO 0.2N.

Preparar solución "stock" de HCl 5N.

Tomar 2 ml de 5N y 48 ml de agua destilada para obtener 0.2N.

La solución "stock" se mantiene a temperatura ambiente hasta que no se observe contaminación y la solución 0.2N se puede conservar durante un día a temperatura ambiente.

SOLUCION SATURADA DE HIDROXIDO DE BARIO.

5 g de hidróxido de Bario.

50 ml de agua destilada.

Se mantiene a temperatura ambiente durante 2 semanas.