

SISTEMÁTICA DE REPTILES Y CITOGENÉTICA

Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea

Centro de Investigaciones Biológicas, U.A.E.H. Ciudad Universitaria,
Carr. Pachuca Tulancingo km. 4.5 Pachuca, Hidalgo, México C.P. 42184.
A.P. 1-69 Plaza Juárez, C.P. 42001, Pachuca, Hidalgo.
Teléfono y fax 01 (7)717 2000 ext 6643 y 2112
Email ireneg@uaeh.reduaeh.mx

Resumen. Para clasificar a los reptiles se han usado tradicionalmente caracteres morfológicos. Sin embargo, más recientemente, se ha recurrido a técnicas citogenéticas y moleculares para incrementar el número de caracteres. En este trabajo, se revisan las técnicas citogenéticas que se han empleado para clasificar a algunos grupos de reptiles, se dan ejemplos de su uso y se abordan las perspectivas que hay para su empleo en los estudios filogenéticos en reptiles.

Abstract. Traditional methods for classifying reptiles involve morphological characters. However, new techniques based on cytogenetics and molecular biology have been developed recently. A review of the main cytogenetic techniques used in reptiles, examples of its use in this group, and perspectives of cytogenetic studies are presented.

Palabras clave: Citogenética, cariotipos, reptiles.

Keywords: Cytogenetics, karyotypes, reptiles.

Los reptiles, como la mayoría de los grupos taxonómicos, se han clasificado por sus características morfológicas. Sin embargo, desde mediados del siglo XX se ha intentado clasificarlos no sólo por su morfología, sino también por medio de otros tipos de caracteres. Así, se han usado nuevas técnicas para obtener diferentes tipos de caracteres e incrementar su número. Entre estas técnicas se encuentran las citogenéticas, que proporcionan, por ejemplo, el número de cromosomas de cada especie como un carácter taxonómico adicional.

Este trabajo tiene como fin resumir las técnicas citogenéticas que se han usado para estudiar algunos grupos de reptiles, así como proporcionar ejemplos de tales trabajos.

Historia

Hasta principios del siglo XX, los estudios sobre sistemática de reptiles se cimentaban en gran parte en los análisis morfológicos tradicionales. Fue a partir de la década de los años veinte que comenzaron los estudios cromosómicos en reptiles, con los trabajos de Dalcq en 1920 y Painter en 1921 (citados en Gorman, 1973). En los años treinta y cuarentas, este tipo de investigaciones comenzó a cobrar popularidad, especialmente en Japón y Suiza, y fue acumulándose así un caudal cada vez

mayor de información cariotípica sobre ese grupo zoológico, aunque la mayor parte de ella se obtuvo examinando secciones histológicas, procedimiento que no produce muy buena definición, por lo que el análisis morfológico de los cromosomas se dificulta. Por aquel tiempo se estudiaron los cromosomas de diferentes especies de muchas familias, pero no se analizó la variación cromosómica dentro de ningún género ni se examinaron muchos de los géneros de familias grandes. Esta situación comenzó a cambiar en los años cincuentas, cuando el profesor Matthew, quien había realizado la gran mayoría de los trabajos en las décadas previas, analizó los cariotipos de varias especies de camaleones y discutió las implicaciones sistemáticas y zoogeográficas de sus datos (Gorman, 1973). Así, los herpetólogos comenzaron a examinar los cariotipos con fines taxonómicos, realizando estudios filogenéticos con base en datos provenientes de los cromosomas.

A partir de la década de los sesentas, la citotaxonomía de reptiles entró en una fase de gran desarrollo, debido en gran parte a la introducción de técnicas para realizar cultivos celulares y a la implantación del uso de la colchicina para detener las divisiones mitóticas, lo cual mejoró la resolución de la morfología cromosómica, y se tradujo en una mayor confiabilidad de los resultados obtenidos. Posteriormente, la mayor parte de la

información cariotípica sobre reptiles se basó en preparaciones de diversos tejidos (médula ósea, testículo, bazo y epitelio intestinal, entre otros) teñidos de manera no diferencial, que mostraban a los cromosomas como siluetas oscuras uniformemente teñidas (Gorman, 1973). Mediante estas técnicas, fue posible analizar adecuadamente el número, forma y tamaño de los cromosomas, e incluso identificar ciertos cambios cromosómicos como fisiones y fusiones céntricas y, menos frecuentemente, inversiones pericéntricas, con lo que estos datos cromosómicos pudieron usarse para inferir relaciones filogenéticas.

Al pasar el tiempo, se observó que al analizar los cromosomas solamente por su número y forma, se volvía a incurrir en descripciones puramente morfológicas, sólo que a nivel microscópico; y que existían problemas para determinar homologías cromosómicas al comparar cariotipos de especies relacionadas. Actualmente se siguen llevando a cabo estudios cromosómicos a ese nivel pero, con el surgimiento de técnicas de tinción diferencial, ha sido posible identificar zonas homólogas en cromosomas diferentes, así como regiones en el cromosoma con mayor contenido de heterocromatina constitutiva, lo cual permite según Bickham y Carr (1983) resolver uno de los problemas más difíciles en la reconstrucción de la filogenia: la determinación de caracteres homólogos. La determinación del patrón de bandas cromosómicas, sobre todo de los microcromosomas, está limitada por la resolución de las preparaciones convencionales. Por esto, se han realizado análisis del complejo sinaptonémico que permiten una resolución mayor; tanto en morfología, como en el comportamiento de apareamiento de los microcromosomas durante la meiosis (Reed *et al.*, 1990).

Finalmente, el campo de la citogenética cambió radicalmente al iniciarse el análisis cromosómico a nivel molecular. La citogenética molecular se centra en la técnica de hibridación *in situ* de ácidos nucleicos usando muestras radiactivas o no radiactivas. Además, se han desarrollado técnicas para localizar secuencias de copias de DNA de una cadena en cromosomas mitóticos (Sessions, 1996).

Técnicas

El cariotipo puede definirse como el juego diploide de cromosomas de una especie y está caracterizado por el número, forma y tamaño de los cromosomas (Beçak, 1968). Para obtener cromosomas aislados se debe realizar un sencillo procedimiento que permite que éstos salgan de la célula y se plasmen en un portaobjetos.

Existen diferentes técnicas que se emplean según el grupo que se esté estudiando, y que van desde el simple aplastamiento o "squash" de un órgano completo, hasta el cultivo de células *in vitro* cuyos cromosomas se utilizan después para hacer el cariotipo. Básicamente, las diferencias entre los métodos a usar dependen de las características del tejido del que se extraen las células en división. Por ejemplo, entre los reptiles existen organismos muy pequeños y con un contenido de sangre tan bajo que es insuficiente para hacer cultivo de células, por lo que éstas se obtienen extrayendo médula ósea del organismo para usarla directamente. También existen organismos que no poseen extremidades, lo cual hace difícil la obtención de células de la médula ósea por los métodos ordinarios. Así, en el caso de cocodrilos y tortugas se utiliza fundamentalmente el cultivo de células de la sangre (Bickham, 1975), mientras que en el grupo de las lagartijas se usan comúnmente las células de la médula ósea obtenida al macerar los huesos largos, y en el caso de las serpientes se utilizan órganos completos como las gónadas, el riñón o el bazo (Beçak, 1968).

El método más común para preparar cariotipos de tortugas es el cultivo de células sanguíneas tomadas de la cola, evitando así sacrificar a los organismos, lo cual es de vital importancia sobre todo en especies amenazadas, en peligro de extinción o de tamaño considerable. Este procedimiento requiere de un tratamiento previo, que consiste en la inyección subcutánea de una solución comercial de fitohemaglutinina tres días antes de la obtención de las células. Tres horas antes de la obtención de las células, se inyecta intraperitonealmente una solución de colcemida (Gibco®) y los organismos se incuban a 40° C por veinte minutos para estimular la producción de leuco-

citosis, después de lo cual se extrae una mínima cantidad de sangre de la cola con una jeringa, que se vierte a un vial de separación. La sangre se mantiene en hielo por 40 minutos y después se centrifuga por aproximadamente 5 minutos a 1000 rpm para decantar el plasma. El botón celular se resuspende y se vuelve a centrifugar durante el mismo tiempo y a la misma velocidad tres veces más, resuspendiendo en cada ocasión, para finalmente gotear el contenido del botón celular sobre un portaobjetos (Bickham, 1975). Se puede seguir el mismo procedimiento sacrificando a los organismos, usando células sanguíneas obtenidas de la vena yugular de ejemplares adultos o de sangre obtenida por punción cardíaca de organismos recién eclosionados. El procedimiento es similar cuando se usan órganos completos como el bazo o el riñón para obtener los cromosomas. En estos casos, se extrae el órgano y se transfiere a un vaso de precipitados con solución de citrato de sodio al 1%; se corta en pedazos muy pequeños y se macera con ayuda de mortero y pistilo. La suspensión que se obtiene se centrifuga de la manera descrita anteriormente.

Uno de los métodos más utilizados en saurios es el de Patton (1967) modificado por Cole y Leavens (1971) y Sites (1983), que requiere el sacrificio de los organismos a estudiar y en el que se emplean células de la médula ósea. El procedimiento consiste en inyectar, 24 horas antes del sacrificio, una de las extremidades posteriores con una solución de levadura-azúcar (0.5 g de cada reactivo en 10 ml de agua caliente) que desencadena una infección, la cual a su vez promueve la proliferación celular. Dos horas antes del sacrificio, se inyecta en el abdomen una solución de colchicina al 0.05%, la cual detiene la división celular en metafase. Después se extraen los huesos de las extremidades y se maceran con una solución hipotónica de KCl. Esta suspensión se incuba por espacio de media hora, lo que permite que las células se hinchen; éstas se fijan en seguida con solución Carnoy (metanol- ácido acético 3:1) y se centrifuga la solución por 3 minutos a 1000 rpm. El botón celular se lava con el fijador para eliminar desechos celulares que obstaculicen la observación de los cromosomas. Este procedimiento, lavado y centrifugado, se repite tres veces

más, cambiando el fijador en cada ocasión. El paquete celular se resuspende en un pequeño volumen de fijador y se gotea sobre un portaobjetos limpio, el cual se seca al aire o flama y se tiñe con Giemsa.

En el caso de los ofidios la técnica es un poco distinta, ya que no tienen extremidades de las cuales obtener fácilmente la médula ósea, aunque se ha aplicado el método descrito en los párrafos anteriores usando costillas o vértebras para obtenerla. El procedimiento más utilizado es el descrito por Beçak (1968) que consiste en practicar una punción al corazón para la obtención de células sanguíneas, seguida de la separación de leucocitos e incubación por 72 horas para después proseguir como en el caso de la médula ósea de las lagartijas. Otro método propuesto por el mismo investigador es el de "squash" de gónadas y otros órganos completos (bazo o riñón), el cual consiste en cortar el órgano en fragmentos pequeños, que se mantienen en agua destilada muy fría por 15 minutos y se transfieren a ácido acético al 50% durante media hora. Los fragmentos de tejido se transfieren a portaobjetos limpios y se distribuyen de manera uniforme, se cubren con cubreobjetos siliconizados y se hace el aplastamiento presionando con el dedo. Las preparaciones se tiñen con colorante de Giemsa.

En cocodrilos, se utiliza una técnica muy similar a la propuesta por Bickham (1975) para tortugas, es decir, los cromosomas se obtienen por medio de cultivo de células sanguíneas, ya que sería impráctico sacrificar a los organismos para hacer el cariotipo.

Bandeo de cromosomas

Hasta 1970, solo se podían diferenciar los cromosomas por sus tamaños relativos y posición del centrómero. Sin embargo, en ese año, se hizo posible teñir a los cromosomas de forma diferencial a lo largo de su eje, gracias a nuevos procedimientos citológicos que permiten observar diferentes bandas, que reflejan diferencias entre segmentos del cromosoma. A estas técnicas se les denomina técnicas de bandeo de cromosomas debido a que las bandas obtenidas se parecen a las

bandas de los cromosomas politénicos (Klug y Cummins, 1999). Existen varios tipos: Q, G, C, R y NOR, aunque las más usadas en citogenética de reptiles son las C, G y NOR. Las técnicas para obtener el bandeo de cromosomas en los diferentes grupos de reptiles sólo difieren en la forma de tinción, puesto que el procedimiento para obtenerlo es el mismo.

Las preparaciones teñidas con Giemsa se consideran convencionales y en ellas se puede observar la morfología gruesa de los cromosomas. Las bandas Q son las primeras que se utilizaron en estudios cromosómicos. Se observan al teñir los cromosomas con mostaza de quinacrina, la cual es fluorescente y tiñe las bandas; sin embargo, la tinción no dura mucho, pues la fluorescencia se desvanece pronto, además de que las bandas sólo pueden visualizarse con luz ultravioleta (Sessions, 1996). Las bandas G son las más usadas; para observarlas se lleva a cabo un procedimiento que implica proteólisis con tripsina o citrato de sodio y calor, seguida por la tinción con Giemsa (Sessions, 1996); se pueden observar bandas de color oscuro y claro. Las bandas C se utilizan frecuentemente para observar polimorfismos e inversiones (de heterocromatina constitutiva). En el procedimiento de tinción se extrae casi toda la cromatina y sólo quedan las regiones con acúmulo de heterocromatina constitutiva, por lo que se tiñen estas zonas y los centrómeros (Sessions, 1996). Para obtener estas bandas se utiliza calor y una solución de hidróxido de bario (Sessions, 1996). Las bandas R son contrarias a las G y C; es decir, lo que se observa teñido en las bandas G y C se advierte claro en las bandas R. Las bandas NOR se utilizan para poner de manifiesto las regiones del organizador nucleolar y para obtenerlas se utiliza nitrato de plata (Avers, 1983). Este tipo de bandas ha sido muy utilizado en lacertilios debido a que las técnicas para obtener bandas G y C no han sido fructíferas (Sites, 1983).

La utilidad de la información de los cariotipos en los estudios de sistemática y evolución radica en tres puntos: 1) Las diferencias en el número y forma de los cromosomas pueden dar como resultado un decremento de la fertilidad o hasta esterilidad en los híbridos; por lo tanto, el poder

detectar diferencias en cariotipos entre dos taxa incrementa la posibilidad de que no sean conespecíficos. 2) Debido a que los cambios cromosómicos y morfológicos resultan de diferentes mecanismos evolutivos, es posible detectar convergencias al comparar relaciones filogenéticas sugeridas por los análisis cariotípicos con aquellas derivadas de otros tipos de información como la inmunológica, morfológica o electroforética. 3) En virtud de que algunos cambios cromosómicos parecen ser más comunes que otros, es posible la designación de caracteres primitivos y derivados (Bezy, 1972), aunque debe advertirse que no siempre los caracteres comunes son un indicativo de un estado primitivo.

Ejemplos

A. Testudines

Las tortugas fueron en un principio el grupo de reptiles menos estudiado a nivel citogenético (Gorman, 1973) pero, a lo largo de los últimos años, el conocimiento de la cariología de tortugas ha ido en aumento, obteniéndose además una gran cantidad de datos de bandeo de cromosomas (Bickham, 1983), por lo que en la actualidad las tortugas son uno de los grupos de vertebrados mejor conocidos (Bickham y Carr, 1983).

La evolución cromosómica en el orden Testudines está caracterizada por un conservadurismo extremo a niveles taxonómicos superiores (Bickham, 1983; Bickham y Carr, 1983); así, se tiene que todas las familias y subfamilias del suborden Criptodira están caracterizadas por un cariotipo único y casi no presentan variación intragenérica o intraespecífica (Bickham y Baker, 1979), mientras que en el suborden Pleurodira, la variación en los números diploides se manifiesta en dos tendencias generales: $2n = 36$ en la familia Pelomedusidae y $2n = 50-64$ en la familia Chelidae (Bull y Legler, 1980).

Dentro de los pelomedúsidos parecen existir dos radiaciones: una en América del Sur con números diploides $2n = 26-28$ y otra en África con números $2n = 34-36$ (Bickham, 1983), con excepción de *Podocnemis (Erymnochelis) madagascarensis*,

cuyo número diploide es $2n = 28$ (Rhodin *et al.*, 1978). Según Bickham (1983), esta especie está más relacionada con las especies sudamericanas que con las africanas.

En los quelidos también parecen existir dos radiaciones: una en Australia, con números diploides $2n = 50$ excepto por un género con número $2n = 54$, y la otra en América del Sur con números diploides $2n = 58-64$ excepto por un género con $2n = 50$ (Bickham, 1983).

También se han realizado estudios de bandas cromosómicas a nivel genérico y específico, sobre todo en la familia Chelidae (Reed *et al.*, 1991).

El patrón de variación cromosómico en los organismos del suborden Criptodira es básicamente conservador, como se mencionó anteriormente; sin embargo, existe una variación considerable al comparar los datos entre las familias. Por ejemplo, las tortugas marinas, Cheloniidae, son cariotípicamente idénticas a la tortuga dulceacuícola *Dermatemys mawii*; ambas tienen un número diploide $2n = 56$ y el cariotipo se considera primitivo en el suborden. Los miembros de las familias Tryonichidae y Carettochelidae están entre los criptodiros más divergentes cariotípicamente; mientras que la mayoría presentan 50-56 cromosomas, los trioníquidos y los caretoquelidos tienen $2n = 66$ y $2n = 68$, respectivamente.

Dentro de la familia Emydidae, los batagúridos son considerados los primitivos y los testudínidos como derivados, pues aunque presentan cariotipos morfológicamente iguales, al comparar los patrones de bandas G se aprecian diferencias considerables.

Los cromosomas de kinostérnidos y estaurotípidos han sido estudiados ampliamente; todos los estaurotípidos poseen un número $2n = 54$, mientras que tanto *Kinosternon* como *Sternotherus* tienen un número $2n = 56$ (Bickham, 1983). Sites *et al.* (1979) encontraron variación en la cantidad y distribución de la heterocromatina dentro de los kinostérnidos, y observaron que *K. scorpioides* es diferente a las demás especies del género en su

contenido de heterocromatina y en su patrón de bandas G.

B. Sauria

Las lagartijas son el grupo con mayor número de especies dentro de los reptiles, por lo que es el grupo que más atención ha recibido en lo que a estudios citogenéticos encaminados a sistemática se refiere; muchas familias están bien descritas cariotípicamente, aunque faltan por obtenerse los patrones de bandas cromosómicas, que a la fecha no han sido del todo fáciles de obtener debido a que no se han podido estandarizar técnicas de tinción específicas para todas las familias de lagartijas. En este trabajo sólo se mencionarán los casos más sobresalientes y que ocurren en México.

Las lagartijas del género *Sceloporus* son un ejemplo clásico de aplicación de datos cariotípicos para establecer relaciones filogenéticas. Se han estudiado desde hace ya dos décadas por Cole, Hall y Sites, entre otros, quienes han encontrado una gran variabilidad cariotípica dentro y entre las especies de este género, y han hipotetizado que se están llevando a cabo procesos de especiación en varias de ellas. Se han encontrado números diploides $2n = 22-46$, hipotetizándose que el cariotipo antecesor es $2n = 34$ (Sites *et al.*, 1992), el cual difiere del cariotipo ancestral de los iguánidos en general (considerando como iguánidos a todos los integrantes de la antigua familia Iguanidae, dividida por Frost y Etheridge, 1989) y posiblemente de todos los lacertilios, que es $2n = 36$.

El cariotipo $2n = 34$ se encuentra en todos los géneros de la familia Phrynosomatidae, pero sólo se ha detectado variación intragenérica en *Sceloporus*. Además, existe una especie, *S. grammicus*, que presenta una gran diversidad de números cromosómicos diploides, que van de 32 a 46 (Arévalo *et al.*, 1994; Sites, 1983, 1986) e incluso se han encontrado zonas de hibridación entre poblaciones con diferentes números cromosómicos (Arévalo *et al.*, 1991, Arévalo *et al.*, 1993; Goyenechea *et al.*, 1996; Reed, 1991, Reed *et al.*, 1992, Reed y Sites, 1995; Reed *et al.*, 1995 a,b;

Sites *et al.*, 1993, 1995), lo que hace muy interesante a esta especie para estudios citogenéticos.

También se han realizado estudios cariotípicos para establecer las relaciones filogenéticas en la pequeña pero compleja familia Xantusiidae. Bezy (1972) analizó diez especies cuyos números diploides varían entre 36 y 40, y que difieren también en números de macro- y micro-cromosomas. Él consideró que el cariotipo primitivo para la familia es de $2n = 40$, y detectó variación cariotípica intraespecífica en el género *Xantusia*. Además, encontró similitud cromosómica entre este género y *Klauberina smithi*, por lo que consideró que esta especie debe incluirse dentro del género *Xantusia*. Asimismo, con base en los resultados de su estudio, pudo aclarar la situación taxonómica de la subespecie *Lepidophyma gaigae gaigae*, la cual según Smith (1939) debía formar el género *Gaigae* de acuerdo con su morfología externa, pero que según Savage (1963) debía considerarse dentro del género *Lepidophyma* de acuerdo con su osteología. Los datos cariotípicos obtenidos concordaron con esta última hipótesis.

Un caso especial que se ha estudiado cariotípicamente es el del género *Cnemidophorus*, debido a que aproximadamente un tercio de sus son partenogenéticas; es decir, se reproducen en ausencia total de machos, por lo que las crías pueden considerarse clones de las madres. Dicho de otra forma, estas lagartijas partenogenéticas forman poblaciones de individuos genéticamente idénticos. Este género se distribuye en América e incluye aproximadamente 40 especies. La mayoría de estas especies son bisexuales, pero al parecer 12 son unisexuales o partenogenéticas. Con base en estudios citogenéticos, se ha podido establecer que algunas de las poblaciones unisexuales tienen un número cromosómico inusualmente alto, pues en lugar de poseer un número diploide de cromosomas, como cualquier especie bisexual, son triploides; aunque algunas hembras que son diploides y se reproducen por partenogénesis producen crías diploides. Además, se ha documentado que ciertas especies partenogenéticas han surgido como resultado de la hibridación entre dos especies diferentes. Este es el caso de *C. neomexicanus*. Esta especie comparte una porción

de su área de distribución con dos especies bisexuales: *Cnemidophorus inornatus* y *C. tigris*. Se ha encontrado que *C. neomexicanus* se originó como un híbrido entre *C. inornatus* y *C. tigris*, y se sabe que ha preservado su identidad después de varias generaciones debido a reproducción partenogenética (Cole, 1984).

C. Serpentes

Las serpientes son el grupo menos estudiado a nivel citogenético. En los años sesentas, Beçak describió los cariotipos de muchas serpientes de diversas familias y observó que las serpientes son un grupo conservador en cuanto a sus números cromosómicos. El número diploide más común en serpientes es $2n=36$, el cual se encuentra en todas las familias, aunque existen algunas diferencias entre especies. Por ejemplo, dentro de la familia Viperidae se observan números cromosómicos entre 36 y 42, y en elápidos existe una especie (*Bungarus multicinctus*) con $2n=48$ (Beçak, 1968).

Beçak (1968) sugirió un esquema de evolución de las serpientes con base en sus cromosomas, y planteó que la familia más primitiva es Boidae, con $2n = 36$ salvo una especie que tiene $2n = 40$. En esta familia no existe diferenciación sexual a nivel cromosómico, a diferencia de la familia Colubridae, en la que sí existe heteromorfismo sexual. En la familia Viperidae, que aparentemente es la más derivada, el número diploide es $2n = 36$ y existe un pronunciado heteromorfismo. El mismo autor sugirió que los vipéridos se derivan de los colúbridos.

D. Crocodylia

Este grupo de reptiles fue muy estudiado durante la década de los sesentas por Cohen y Gans, quienes en su trabajo de 1970 dieron a conocer los cariotipos de las 21 especies vivientes, haciendo de éste el grupo mejor estudiado desde el punto de vista citogenético hasta esa fecha. Los números diploides registrados en cocodrilos van desde $2n = 30$ hasta $2n = 42$ (Cohen y Gans, 1970). Posteriormente, Bickham (1983) propuso la filogenia del grupo con base en los números diploides y sugirió que el cariotipo primitivo fue

similar al encontrado en *Alligator*, *Tomistoma* y *Gavialis* ($2n = 32$), y que las otras especies de cocodrilos podían dividirse en dos grupos. Dentro de un grupo están los géneros *Osteolaemus*, *Paleosuchus*, *Melanosuchus* y *Caiman*, con $2n = 38$ o 42 , y en el otro grupo está sólo el género *Crocodylus*, pero con tres subgrupos: *Crocodylus siamensis* y *C. porosus* ($2n = 34$), *C. intermedius*, *C. niloticus*, *C. johnsoni*, *C. acutus*, *C. novaeguineae* y *C. moreletii* ($2n = 32$), y por último *C. cataphractus*, *C. palustris* y *C. rhombifer* ($2n = 30$). Además, Bickham (1983) concluyó que es necesario obtener el patrón de bandas C para comprender el patrón de variación cromosómica en este grupo.

Perspectivas

Desde hace muchos años, el cariotipo forma parte de la descripción estándar de muchas especies de animales y vegetales, por lo que la realización de los trabajos cariológicos está ampliamente justificada aún cuando se hayan desarrollado nuevas técnicas, sobre todo a nivel molecular (v. gr. electroforesis de proteínas, secuenciación de ácidos nucleicos). Aunado a lo anterior, las técnicas de citogenética molecular como la hibridación *in situ* (ISH) o la técnica de hibridación *in situ* más fluorescencia (FISH) han revolucionado la forma de hacer estudios citogenéticos, puesto que con ellos se pueden localizar regiones específicas del DNA en un cromosoma, además de que se pueden identificar homologías cromosómicas entre especies (Sessions, 1996). Con ello, este tipo de estudios se vuelve una herramienta poderosa para descubrir las relaciones filogenéticas de los grupos de reptiles.

Los estudios integrales que usan tanto caracteres moleculares como citogenéticos y morfológicos pueden ser muy útiles en análisis filogenéticos, puesto que se pueden contrastar las hipótesis obtenidas de cada conjunto de caracteres. Este es el tipo de trabajos que están resolviendo poco a poco los problemas taxonómicos en diversos grupos de organismos.

Quiero terminar citando a Bezy (1972): "Los datos cariotípicos no pueden ser interpretados aislada-

mente pues pierden su significado; deben compararse con datos de otras fuentes para establecer las relaciones filogenéticas y que éstas sean significativas."

Agradecimientos

Una versión modificada de este trabajo se presentó como seminario dentro del curso de Herpetología de la Maestría en Ciencias (Biología Animal) de la Facultad de Ciencias, UNAM, impartida por los Drs. Miriam Benabib y Oscar Flores Villela, a quienes agradezco sus sugerencias para mejorar dicha versión. El Dr. Adrián Nieto-Montes de Oca y dos revisores anónimos revisaron el manuscrito y propusieron modificaciones que enriquecieron el mismo.

Literatura Citada

- Arévalo, E., C. Porter, A. González, F. Mendoza, J. L. Camarillo y J. W. Sites, Jr. 1991. Evolution of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico III: Extended population cytogenetics studies. Herpetol. Monog. 5:79-115.
- Arévalo, E., G. Casas, S. K. Davis, G. Lara y J. W. Sites, Jr. 1993. Parapatric hybridization between chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae): Structure of the Ajusco transect. Copeia 1993:352-372.
- Arévalo, E., S. K. Davis y J. W. Sites, Jr. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. Syst. Biol. 43:387-418.
- Avers, C. J. 1983. Biología Celular. Grupo Editorial Iberoamerica, México.
- Beçak, W. 1968. Karyotype, sex chromosomes and chromosomal evolution in snakes. Pp.56-95. In W. Buecherl, Buckley y Deulofeu(eds.). Venomous Animals and their Vemoms. Vol I. Venomous Vertebrates. Academic Press, New York.

- Bezy, R. L. 1972. Karyotypic variation and evolution of the lizards in the family Xantusiidae. Los Angeles Co. Mus., Contrib. Sci. 227:1-29.
- Bickham, J. W. 1975. A cytosystematic study of turtles in the genera *Clemmys*, *Mauremys* and *Sacalia*. Herpetologica 31:198-204.
- Bickham, J. W. 1983. Patterns and modes of chromosomal evolution in reptiles. Pp.16-40. In A.K. Sharma y A. Sharma (eds.) Chromosomes in Evolution of Eukaryotic Groups. Vol. II. CRC Press. Boca Raton, Florida.
- Bickham, J. W. y R. J. Baker. 1979. Canalization model of chromosomal evolution. Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 13:70-84.
- Bickham, J. W. y J. L. Carr. 1983. Taxonomy and phylogeny of the higher categories of cryptodiran turtles based on a cladistic analysis of chromosomal data. Copeia 1983:918-932.
- Bull, J.J. y J.M. Legler. 1980. Karyotypes of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira) Can. J. Zool. 58:828-841.
- Cohen, M. M. y C. Gans. 1970. The chromosomes of the Crocodylia. Cytogenetics 9:81-101.
- Cole, C.J. 1984. Unisexual lizards. Sci. Am. 250: 94-100.
- Cole, C. J. y C. R. Leavens. 1971. Chromosome preparations of amphibians and reptiles: Improved technique. Herp. Rev. 3:T-102.
- Frost, D. R. y R. Etheridge. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). Misc. Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 81:1-65.
- Gorman, G.C. 1973. The chromosomes of the reptilia, a cytotoxic interpretation. Pp. 349-422. In A.B. Chiarelli y E. Cappana (eds.) Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution. Academic Press, London.
- Goyenechea, I., F. Mendoza-Quijano, O. Flores-Villela y K. M. Reed. 1996. Extreme chromosomal polytypy in a population of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) at Santuario Mapathé, Hidalgo, México. J. Herp. 30:39-46.
- Klug, W. S. y M. R. Cummins. 1999. Conceptos de Genética. Quinta edición. Prentice Hall. Madrid, España. 840 pp.
- Patton, J. L. 1967. Chromosome studies of certain pocket mice, genus *Perognathus* (Rodentia: Heteromidae). J. Mammalogy 48:27-37.
- Reed, K. M. 1991. Cytogenetic aspects of hybrid zone dynamics between two cytotypes of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae). Tesis de Doctorado. Texas A & M University, College Station, Texas.
- Reed, K. M., I. F. Greenbaum y J. W. Sites, Jr. 1995a. Cytogenetic analysis of chromosomal intermediates from a hybrid zone between two chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae). Evolution 49: 37-47.
- Reed, K.M., I.F. Greenbaum y J.W. Sites, Jr. 1995b. Dynamics of a novel chromosomal polymorphism within a hybrid zone between two chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae). Evolution 49:48-60.
- Reed, K. M., B. G. Hanks, J. W. Bickham, A. G. J. Rhodin, I. F. Greenbaum, R. A. Mittermeier y L. P. Fedullo. 1991. Cytogenetic analysis of the pleurodine turtle *Phrynosops hogeni* and its taxonomic implications. Amphibia-Reptilia 12:203-212.
- Reed, K. M. y J. W. Sites, Jr. 1995. Female fecundity and mating preferences in a hybrid zone between chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae). Evolution 49:61-69.
- Reed, K. M., J. W. Sites, Jr. e I. F. Greenbaum. 1992. Synapsis, recombination, and meiotic segregation in the mesquite lizard, *Sceloporus grammicus* complex. II. Fission heteromorphism of the FM2 cytotype and evolution of chromosome 2. Cytogenet. Cell. Genet. 61:46-54.

- Reed, K. M., P. D. Sudman, J. W. Sites, Jr. e I. F. Greenbaum. 1990. Synaptonemal complex analysis of sex chromosomes in two species of *Sceloporus*. *Copeia* 1990:1122-1129.
- Rhodin, A. G. J., R. A. Mittermeier, A. L. Gardner y F. Medem. 1978. Karyotypic analysis of the *Podocnemis* turtles. *Copeia* 1978:723-728.
- Savage, J. M. 1963. Studies on the lizard family Xantusiidae. III. A new genus for *Xantusia riversiana* Cope, 1883. *Zoologica* 42:83-86.
- Sessions, S. K. 1996. Chromosomes: Molecular Cytogenetics. Pp.121-168. In D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (eds.) *Molecular Systematics*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Sites, J. W., Jr. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard *Sceloporus grammicus* I. Chromosome polymorphisms. *Evolution* 37:38-53.
- Sites, J. W., Jr. 1986. Chromosomal variation in *Sceloporus grammicus*, what does it mean? Pp.133-145. In *Memorias IV Curso y Simposio Int. Biol. Cont. ENEPI-UNAM-SEDUE*. México.
- Sites, J. W., Jr., J. W. Archie, C. J. Cole y O. Flores-Villela. 1992. A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implications for ecological and evolutionary studies. *Bull. Am. Nat. Hist.* 213:1-110.
- Sites, J. W., Jr., N. H. Barton y K. M. Reed. 1995. The genetic structure of a mosaic hybrid zone between chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae). *Evolution* 49:9-36.
- Sites, J. W., Jr., J. W. Bickham, M. W. Haiduk y J. B. Iverson. 1979. Banded karyotypes of six taxa of kinosternid turtles. *Copeia* 1979:692-700.
- Sites, J. W., Jr., S. K. Davis, D. W. Hutchison, B. A. Maurer y G. Lara. 1993. Parapatric hybridization between chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae): Structure of the Tulancingo transect. *Copeia* 1993:373-398.
- Smith, H. M. 1939. Notes on Mexican reptiles and amphibians. *Zool. Ser., Field Mus. Nat. Hist.* 24:15-35.