

ESTUDIO CITOGENETICO COMPARATIVO DE LA ESPECE *Macaca aretoides* Y EL HOMBRE

Miranda, R.*
Mutchnick, O.**
Ruz, L.**
Estrada, A.***

Introducción

En su preocupación por comprender e interpretar su evolución, el hombre ha mostrado un interés especial por conocer la historia de sus antecesores y sus colaterales. Desde sus inicios, la antropología ha recurrido una y otra vez a la comparación entre los distintos grupos de primates para buscar tanto los caracteres diferenciales que distinguen a la especie humana de sus parientes filogenéticos, como los que ésta comparte con los mismos. De esta manera, los primates han sido objeto de múltiples y variadas investigaciones, y los estudios al respecto han enriquecido nuestros conocimientos sobre los distintos aspectos que constituyen la base del origen evolutivo del género humano y han ayudado a una definición más precisa del mismo.

El proceso evolutivo ha implicado una diversificación que ha permitido que los distintos nichos ecológicos existentes hayan sido ocupados por una gran variedad de especies. El proceso que ha conducido a esta diversificación tiene por base los fenómenos de especiación (Prevosti, 1974).

El fenómeno de la especiación dista mucho aún de ser entendido en su totalidad. Recientemente se ha sugerido que la acumulación gradual de mutaciones en las secuencias de los genes estructurales, como la que mide la evolución proteica, pueden no representar el único factor importante en la especialización (King y Wilson, 1975; Wilson y cols., 1974) y por ello se han buscado otras explicaciones de las fuerzas que guían el proceso de diferenciación de las especies.

En 1968, White postuló que ciertos tipos de rearrreglos cromosómicos, como las inversiones y las translocaciones de varios tipos

* Escuela Nacional de Antropología e Historia.

** Instituto Nacional de la Nutrición.

*** Instituto de Biología de la UNAM.

(incluyendo las fusiones y fisiones), que producen cambios en el número y la morfología cromosómicos, podían jugar un papel determinante en el proceso de especiación, lo que hizo que la comparación de los cariotipos y los patrones de bandas de distintas especies relacionadas adquiriera una importancia creciente (White, 1968).

El estudio citogenético comparativo de diversas especies de primates ha mostrado que éstas están separadas unas de otras por rearrreglos cromosómicos estructurales. La ocurrencia paso a paso de estos rearrreglos en el curso de la evolución representa la filogenia cromosómica de los mismos (de Grouchy y cols., 1978). El conocimiento de ésta permite analizar con mayor precisión el grado de relación existente entre el hombre y los demás primates y conocer los procesos que ha implicado la diversificación al nivel citogenético.

Este tipo de estudios está abriendo nuevas directrices en la investigación que, junto con la evidencia paleontológica y molecular, entre otras, permitan la creación de un cuadro más completo de la evolución del hombre.

Recientemente, autores como Vogel y cols. (1976) han considerado que los datos de la evolución cromosómica pueden refinar el modelo de evolución molecular y que por ello deben integrarse a los estudios de árboles filogenéticos, sobre todo en puntos críticos. Postulan también que la coordinación entre estos dos tipos de trabajos "puede llevar a una mejor comprensión de la determinación genética en los organismos superiores en general y ayudar a resolver problemas de filogenia, en particular en especies estrechamente relacionadas desde el punto de vista taxonómico para las que la evidencia de las secuencias proteicas por sí misma, o junto con la taxonomía 'clásica' da resultados ambiguos". Asimismo agregan que parece ser que "los datos cromosómicos podrán permitir ciertas conclusiones acerca del modo de especiación que no pueden ser obtenidas a partir de las secuencias protéicas". (Vogel y cols., 1976).

Según la teoría cromosómica de la especiación, un tamaño efectivo de la población pequeño sería un requisito indispensable para la rápida fijación de las mutaciones cariotípicas.

Una nueva mutación cromosómica se presenta primero en estado heterocigoto en el organismo diploide; durante la meiosis de este individuo surgirán problemas en el apareamiento cromosómico que, aunados a otros factores, ocasionarán una reducción en su fertilidad. Las condiciones en las cuales podrá fijarse dicha mutación en una población son muy limitadas y más aún en una población grande y abierta. Sin embargo, dentro de una población pequeña, ($n < 20$) existe una oportunidad considerable de que el individuo heterocigoto para la nueva mutación y la descendencia portadora

de la misma se crucen entre sí, de manera que parte de la siguiente generación resulte homocigota para el rearreglo y tenga una fertilidad normal. La endogamia y la deriva génica se encargarían de que la mutación se fijara en la pequeña población si aquélla representara una ventaja selectiva. Los cruces entre los homocigotos para el rearreglo y para el tipo ancestral respectivamente se verían favorecidos provocándose el aislamiento reproductivo de los individuos que pertenecen a cada uno de dichos tipos, llegándose, progresivamente, a la formación de dos especies distintas.

De esta manera, una mutación cromosómica, al fijarse en una determinada población pequeña puede actuar como una barrera de esterilidad impidiendo el flujo génico entre ese deme y otros, y el cariotipo mutante funcionar a nivel de la población como un mecanismo de aislamiento reproductivo.

Las estrechas relaciones filogenéticas entre el hombre y los demás primates hicieron surgir el interés por conocer el complemento cromosómico de estos últimos.

La primera descripción del complemento cromosómico de un primate no humano fué publicada en 1922 por Painter (de Boer, 1972a), quien estudió el de un mono capuchino (*Cebus sp.*) a partir de tejido testicular. No hubo entonces muchos estudios de este tipo debido a que las técnicas existentes exigían dañar seriamente al animal o incluso sacrificarlo. Sin embargo, con el surgimiento de nuevas técnicas de cultivo celular de biopsias de riñón y otros tejidos, y más tarde de fibroblastos de la piel y cultivo de linfocitos de sangre periférica, se facilitaron grandemente los estudios haciéndose posible su sistematización.

A principios de los sesentas, después del nacimiento de la citogenética humana, muchos autores aplicaron las técnicas recién descubiertas al estudio del cariotipo de diversas especies de primates, de manera que para 1963 ya se conocía el cariotipo de 71 especies (Bender y Chu, 1963) y poco después se contaba ya con un cuadro bastante completo de la cariología de las familias que pertenecen a este orden (Egozcue, 1969; Chiarelli, 1971).

Las únicas observaciones posibles en ese entonces eran la determinación de los números cromosómicos en las distintas especies estudiadas y una descripción morfológica de los cromosomas basada en el tamaño, la ubicación del centrómero y el índice de brazos. A pesar de estas limitaciones, que no permitían la identificación exacta de los distintos pares cromosómicos, se pudieron sugerir algunos mecanismos evolutivos y establecer algunas generalidades.

Se encontró que cada una de las especies estudiadas tenía un cariotipo característico y los números cromosómicos observados mostraron una gran variación. Además se pudo constatar cierta variabilidad intraespecífica y, en algunos Platyrrinos, la existencia

de polimorfismos intraespecíficos relacionados a la determinación sexual por el cromosoma Y (por ejemplo ver Ardito, 1974; de Boer, 1972a; Egozcue, 1971). Al lado de estas diferencias, sin embargo, resaltaban muchas características morfológicas comunes, que permitieron en muchos casos, seguir la evolución de un tipo cromosómico a otro a través de pasos relativamente simples (por ej. Chiarelli, 1971; Egozcue, 1969).

El avance en las técnicas citogenéticas ha permitido más recientemente la identificación individual de cada par cromosómico por medio de la observación de bandas de tinción diferencial bajo la acción de diversos tratamientos de las preparaciones cromosómicas. Los patrones de bandas así obtenidos, son únicos para cada par cromosómico en una especie y el patrón de un segmento cromosómico no se altera cuando cambia su localización debido, por ejemplo, a translocaciones o inversiones.

El desarrollo de estas técnicas estimuló a un número considerable de investigadores a realizar estudios comparativos entre los patrones de bandas de los antropoides y el hombre (Dutrillaux y cols., 1973; Egozcue y cols., 1973; de Grouchy y cols., 1972, 1973, etcétera), demostrándose la existencia de homologías considerables entre los patrones de bandas de las especies estudiadas e identificándose con precisión una serie de rearrreglos que establecen diferencias entre los cariotipos de las mismas (Dutrillaux, 1975).

La aplicación de uno o varios de estos métodos ha permitido comparaciones detalladas de los patrones de diversas especies (para una revisión ver de Grouchy y cols., 1978).

Así por ejemplo, Dutrillaux, 1973 sugirió que el hombre y el gorila, el hombre y el chimpancé y el gorila y el chimpancé difieren por inversiones ocurridas en 6 a 8 cromosomas y que entre 9 y 10 inversiones separan a estas especies del orangután y el cariotipo del ancestro común del hombre y los antropoides pudo ser deducido a partir de esos datos (Turleau y cols., 1972).

Los patrones de bandas de los gibones también han sido bastante estudiados (Dutrillaux y cols., 1975; Tantravahi y cols., 1975; Warburton y cols., 1975), habiéndose encontrado muy pocas homologías entre éstos, los antropoides y el hombre, hecho que apoya la conclusión de que el gibón está más alejado filogenéticamente de los antropoides que éstos entre sí (Buettner Janusch, 1966) y que llevó a considerar que especies filogenéticamente más alejadas presentarían homologías aún menos evidentes (de Grouchy y cols., 1978).

En el presente trabajo se realizó el estudio de los patrones de bandas del *Macaca arctoides* y la comparación de los mismos con otras especies de la subfamilia Papinae y el hombre.

Material y Métodos

El estudio se llevó a cabo en cinco machos y cinco hembras de la especie *Macaca arctoides* procedentes de Tailandia y que se hallaban en cautiverio en el Instituto Nacional de Neurología. Se hicieron cultivos de linfocitos de sangre periférica de acuerdo a la técnica usada para linfocitos humanos (Moorehead y cols., 1960) a la que se introdujo una sola modificación: los cultivos fueron incubados a 37° durante 92 horas. Estos fueron tratados con colchicina a una concentración final de 0.02 mg% durante una hora. Como solución hipotónica se usó KCl 0.075M durante 45 minutos después de lo cual los cultivos fueron fijados en una solución 3:1 de metanol y ácido acético glacial. Se prepararon laminillas para análisis con coloración común, bandas G, bandas C y se identificaron las regiones organizadoras del nucleolo por medio de la técnica de tinción con Nitrato de Plata de Goodpasture y Bloom (1975) o bandas NOR.

Se analizaron un promedio de 50 metafases por animal y se fotografiaron y cariotiparon una metafase con coloración común, cinco con bandas G y bandas NOR y una con bandas C de cada espécimen. Los cromosomas fueron clasificados según el método de Rothfels y Siminovich (1958) para facilitar la comparación con los resultados obtenidos por Perticone y cols. (1974) con los cromosomas de *Macaca mulatta*.

Resultados

Los estudios citogenéticos permitieron confirmar en los animales analizados un número modal de 42 cromosomas, 20 pares de autosomas y un par sexual. En la figura 1 se muestra un cariotipo de hembra en el cual pueden observarse 16 pares de cromosomas submetacéntricos y 5 pares casi metacéntricos, de los cuales cuatro pares corresponden a los cromosomas mas pequeños del cariotipo: 18, 19, 20 y 21 y el par restante a un cromosoma mediano: el par 10. Llama la atención el par 9, por presentar una morfología característica dada por una constricción secundaria muy grande en los brazos cortos que se colorea muy pálida y un satélite a continuación de la misma. En relación al macho, (fig. 2), puede observarse que la única diferencia está en el par sexual, el cual está constituido por submetacéntrico mediano y un cromosoma muy pequeño con aspecto de telocéntrico que corresponde al cromosoma Y.

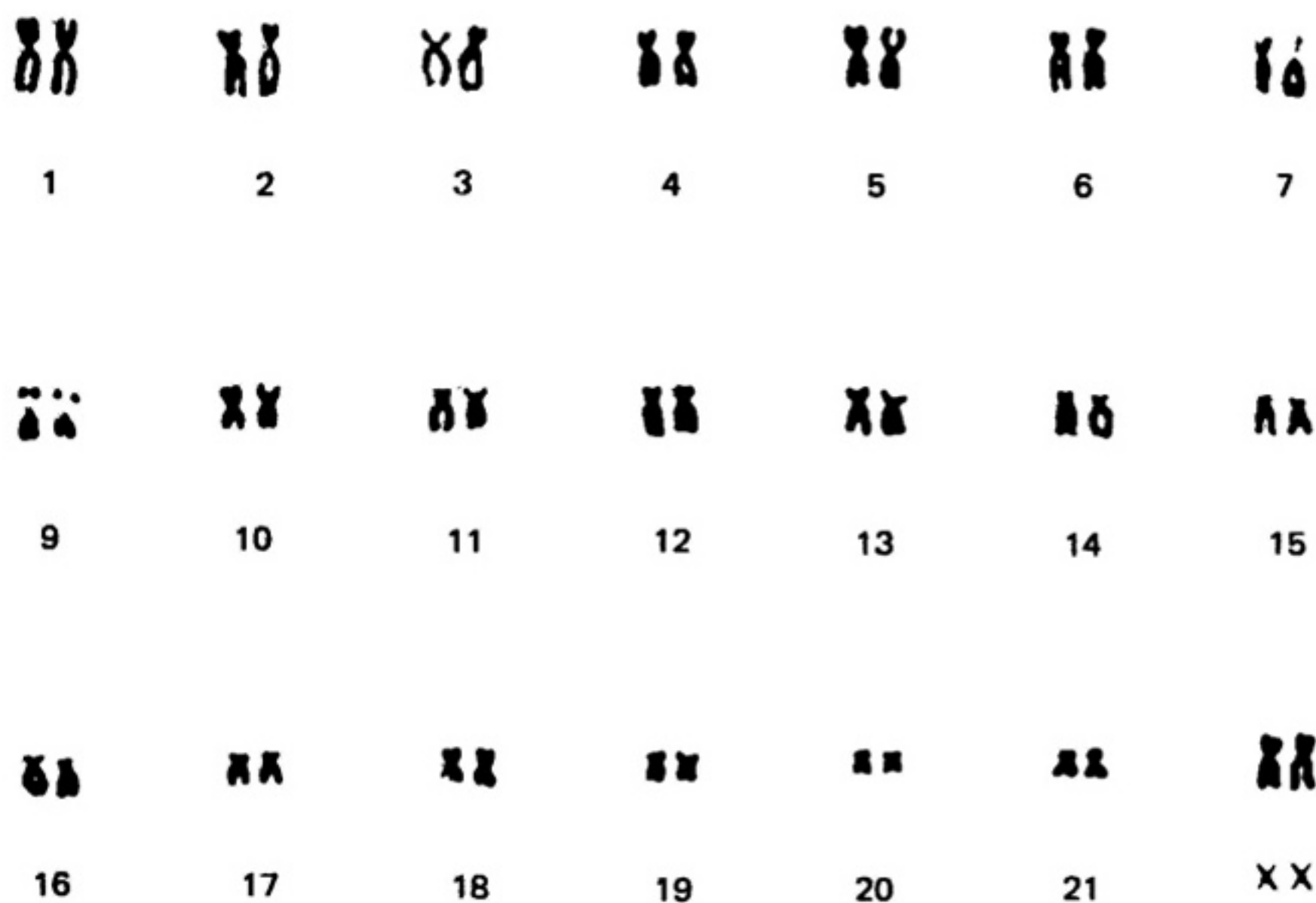


Fig. 1

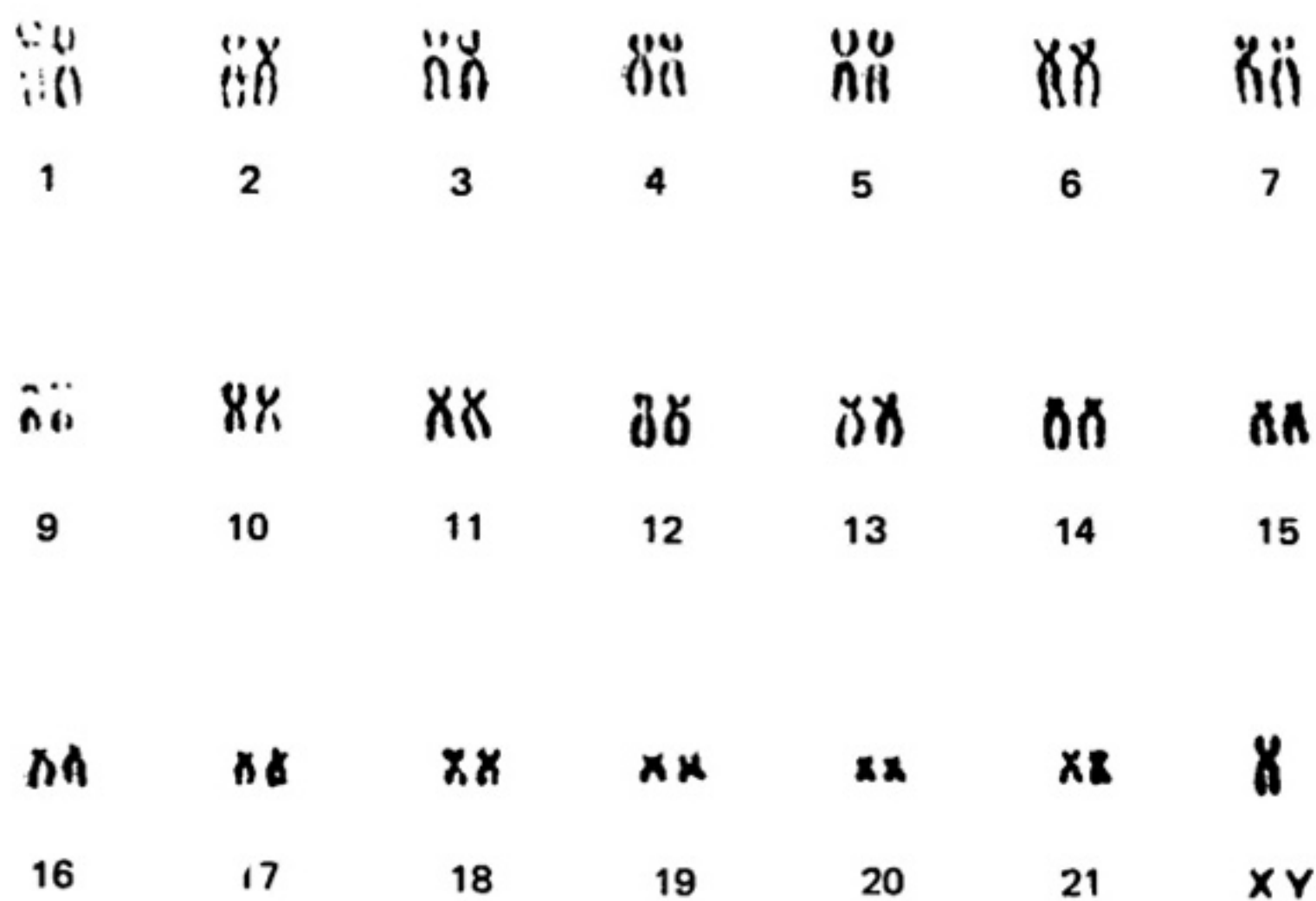


Fig. 2

Con la técnica de bandas G (figs. 3 y 4) fué posible la fácil identificación de todos los pares cromosómicos con excepción de los pares 6 y 7 en los cuales fué más laborioso ya que presentan un patrón de bandas muy semejante. Otra característica fué la presencia en el satélite del par 9 de cuatro bandas, dos oscuras y dos claras. Fué difícil la observación de bandas en forma constante en el cromosoma Y debido a su pequeño tamaño.

En lo que respecta al cariotipo con bandas C de la hembra (fig. 5), se puede apreciar que todos los pares muestran la característica heterocromatina centromérica, siendo éstas de tamaño grande. En el macho (fig. 6), el cromosoma Y no presenta ninguna región heterocromática. No se encontraron polimorfismos de heterocromatina centromérica o yuxtacentromérica.

En lo que respecta a la localización de la región organizadora del nucleolo, sólo un par cromosómico muestra el depósito de nitrato de plata en forma específica y constante. En repetidos intentos con esta técnica, dichas características no se presentaron en ningún otro par cromosómico, si bien en ciertas metafases se observó el depósito de granos de plata en algún brazo de algún cromosoma, se consideró a tal marcación como casual ya que dichos depósitos de plata eran al azar.

Las únicas regiones que siempre mostraron el depósito de dicha sal en forma constante fueron las constricciones secundarias del par 9 (fig. 7).

También fué analizada la frecuencia de asociación de satélites del par 9 en 50 metafases, siendo ésta del 18%. Este fue el único par cromosómico que se observó participando en asociaciones.

Discusión

Los hallazgos citogenéticos observados por nosotros en *Macaca arctoides* son muy similares a los observados por Perticone y cols. (1974) en *Macaca mulatta* y Rubio Goday y cols. (1976) en *Macaca fascicularis* y *Papio sphinx*. La única diferencia en cuanto al patrón de bandas de Perticone y cols. y el nuestro radica fundamentalmente en que dichos autores publican un patrón con un número de bandas menor al observado por nosotros. Consideramos que tal diferencia radica exclusivamente en las características morfológicas de los cromosomas seleccionados en ambos estudios, ya que el número de bandas factible de ser observado en una preparación cromosómica está en relación directa con el largo del cromosoma estudiado, hecho bien conocido en la especie humana en la cual, en preparaciones estándar de acuerdo a la Conferencia de París (París Conference, 1971), el número de bandas es de 327 y

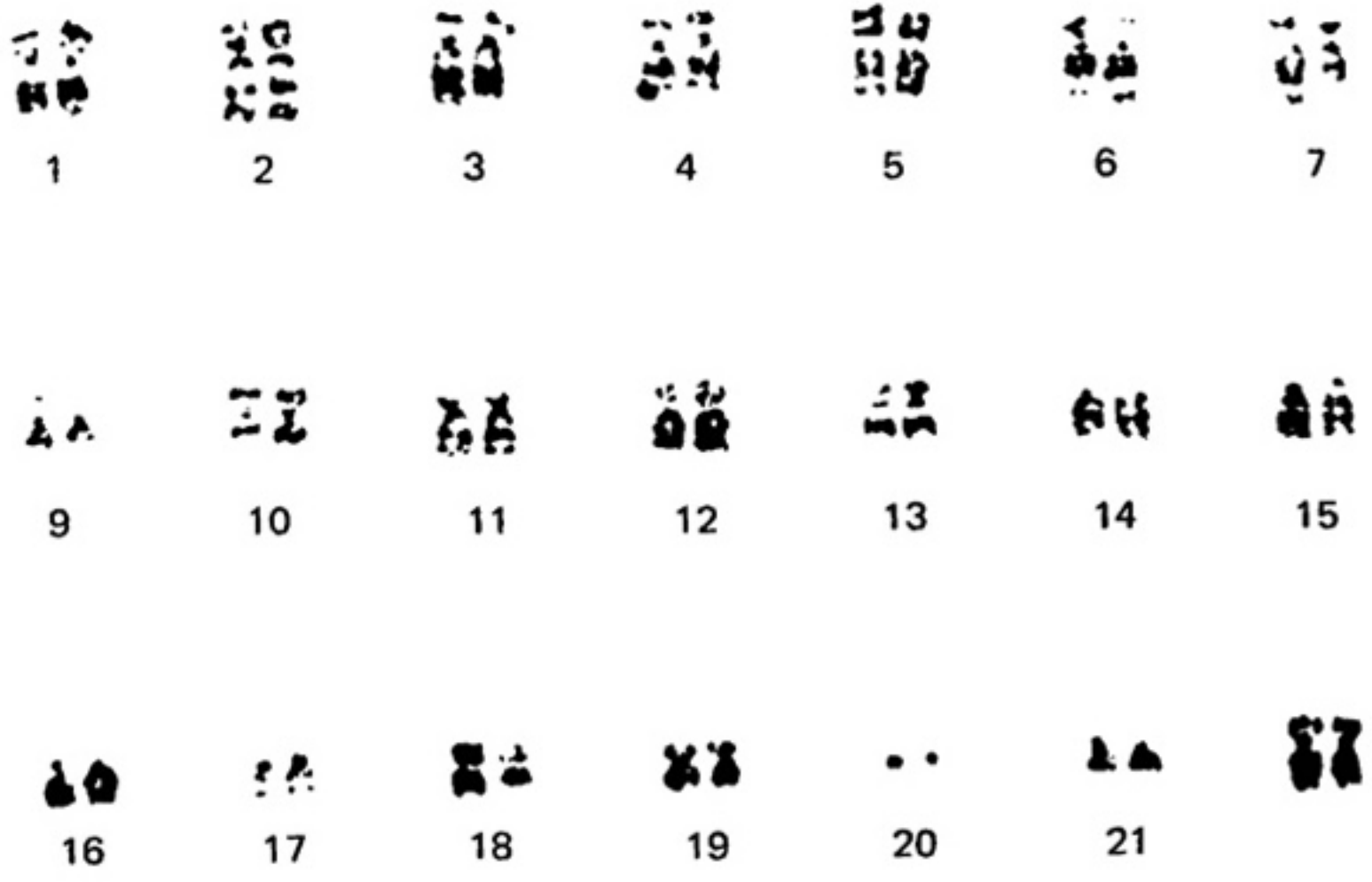


Fig. 3

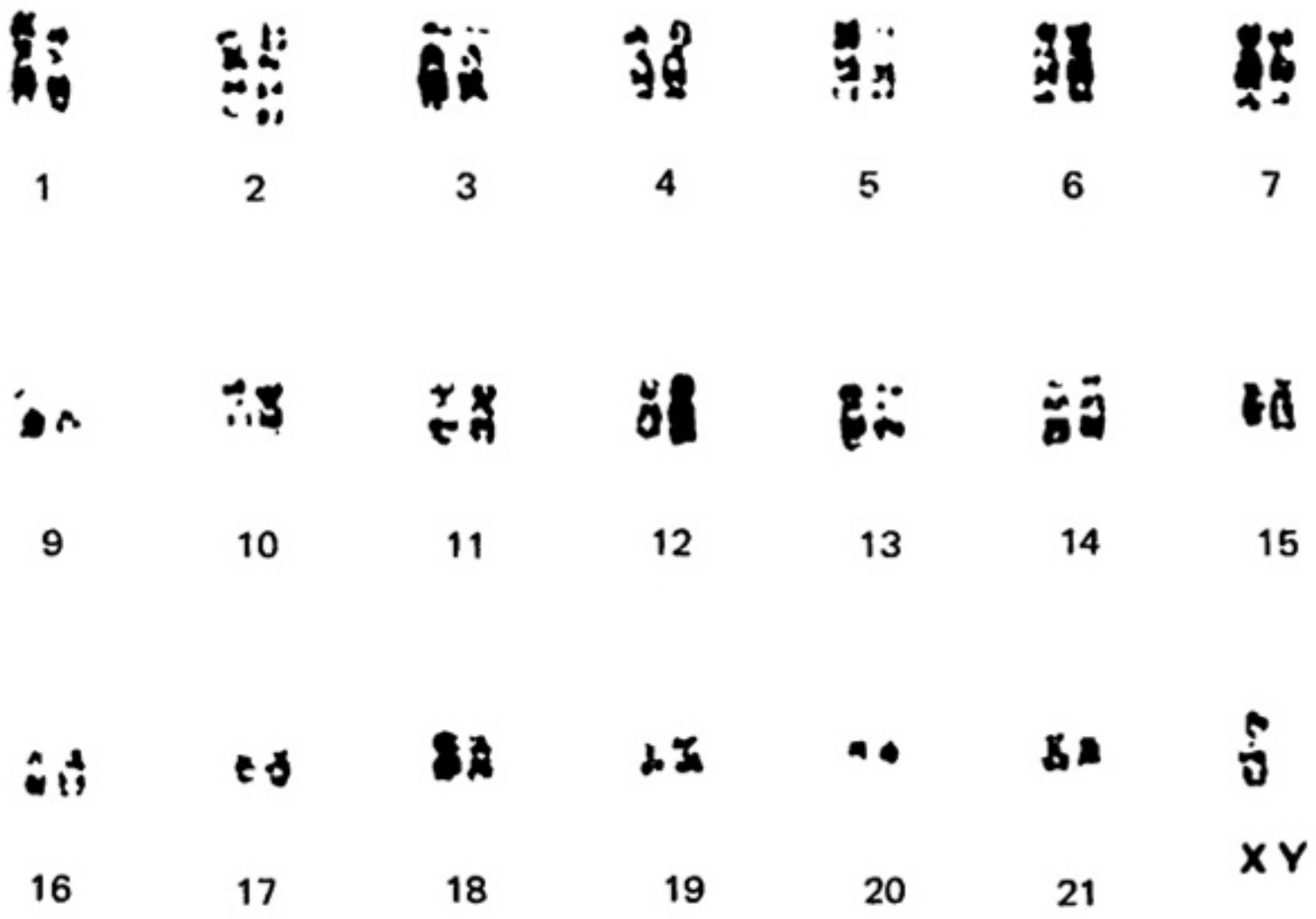


Fig. 4

Macaca arctoides

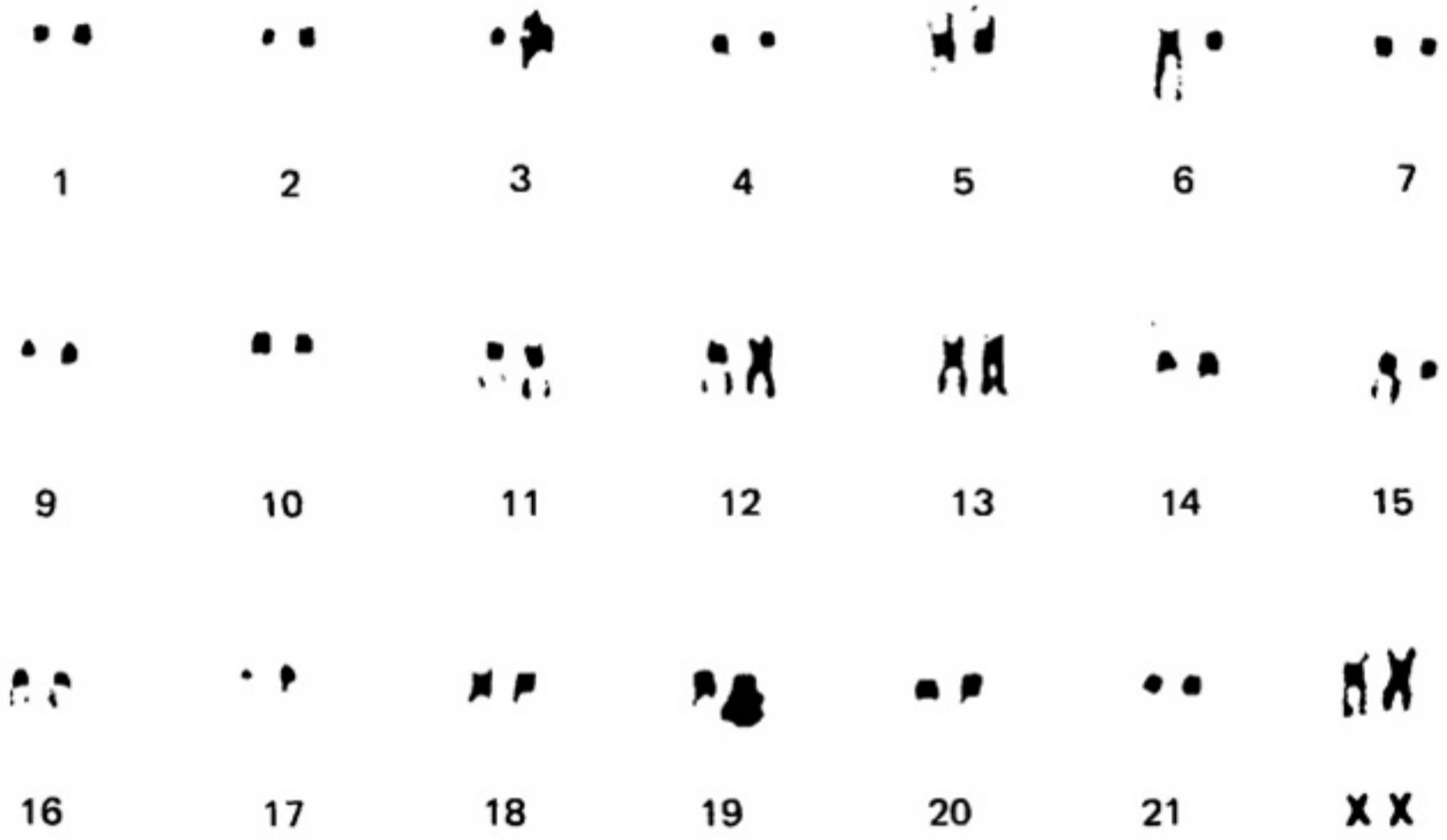


Fig. 5

Macaca arctoides

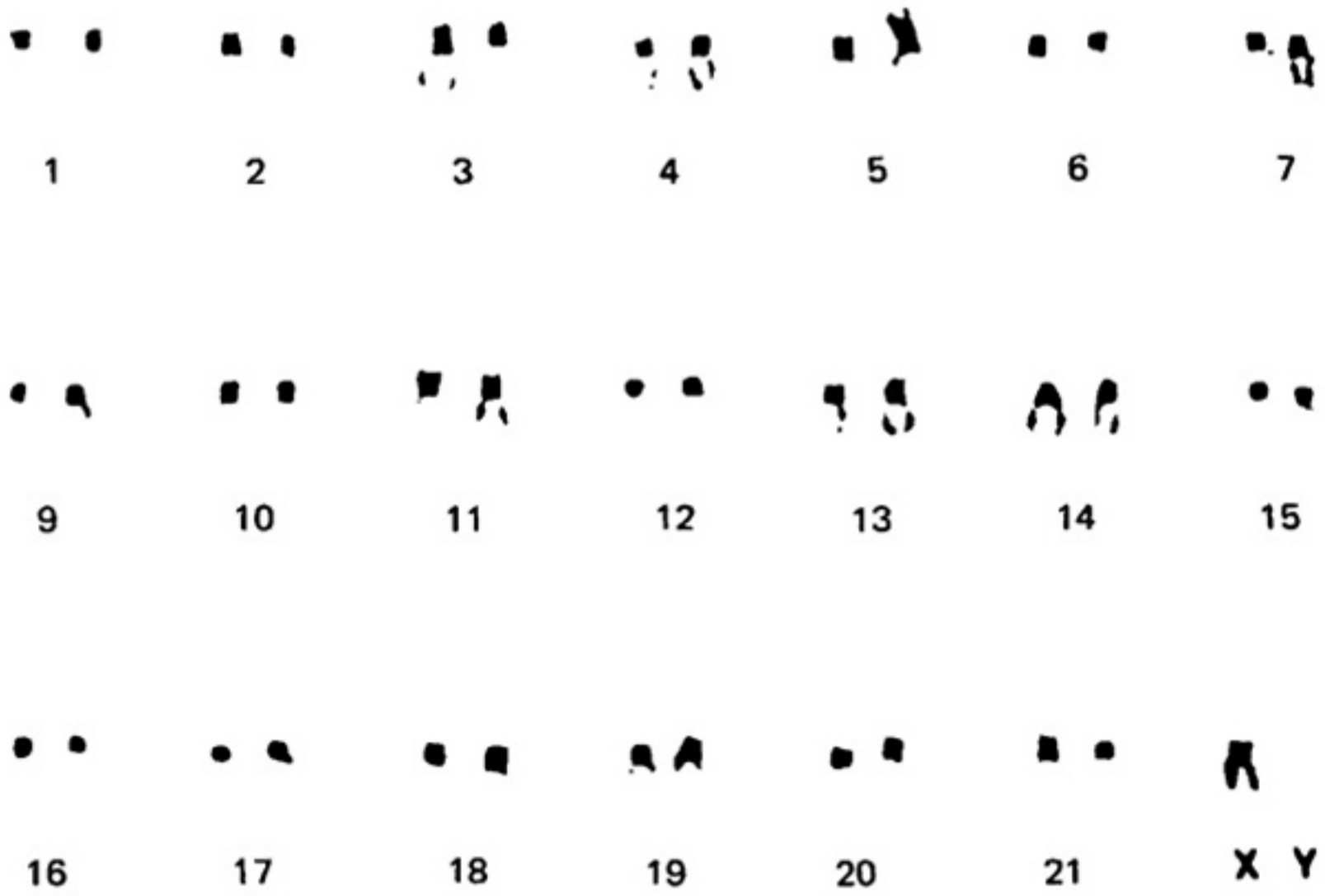


Fig. 6



Fig. 7

en preparaciones de cromosomas prematafásicos el mismo se eleva a 1500 (Yunis y cols., 1977).

Los análisis comparativos de diferentes especies pertenecientes a los géneros *Macaca*, *Papio* y *Cercocebus* han mostrado una homología casi completa en su número modal, morfología y patrón de bandas de los cromosomas (Egozcue y cols., 1973; de Boer, 1972b; Perticone y cols., 1974; Rubio-Goday y cols., 1976, etcétera), lo que llevó a separarlos de los *Cercopithecus* entre los que se encontró una variabilidad cromosómica muy considerable (Chiarelli, 1972). Chiarelli (op. cit.) propuso incluirlos en una subfamilia, la Papinae y sugiere que en este grupo los procesos de especiación se han dado a un nivel génico y no cromosómico. Sin embargo aún no se ha podido explicar por qué no ha sido alcanzado el total aislamiento reproductivo entre los miembros de esta subfamilia como lo demuestra la existencia de híbridos en libertad.

En lo que respecta a la comparación del cariotipo con bandas G de *Macaca arctoides* y el hombre, encontramos que, a pesar de su separación filogenética, presentan una estrecha homología de bandas cromosómicas (fig. 8). Así, en lo que se refiere al recuento total de bandas en ambas especies encontramos que el hombre, como ya mencionamos, presenta un total de 327 bandas, 149 oscuras y 178 claras, mientras que el macaco, según el patrón de bandas obtenido por nosotros, tiene 323 bandas, de las cuales 147 son oscuras y 176 claras.

De los cromosomas del macaco, los pares 6, 11, 12, 13, 19, 21 y el 8 o X, no parecen haber sufrido ningún rearrreglo estructural a través del tiempo pues coinciden totalmente con los pares 5, 9, 10, 20, 16 y X respectivamente del hombre, lo que sugiere su existen-

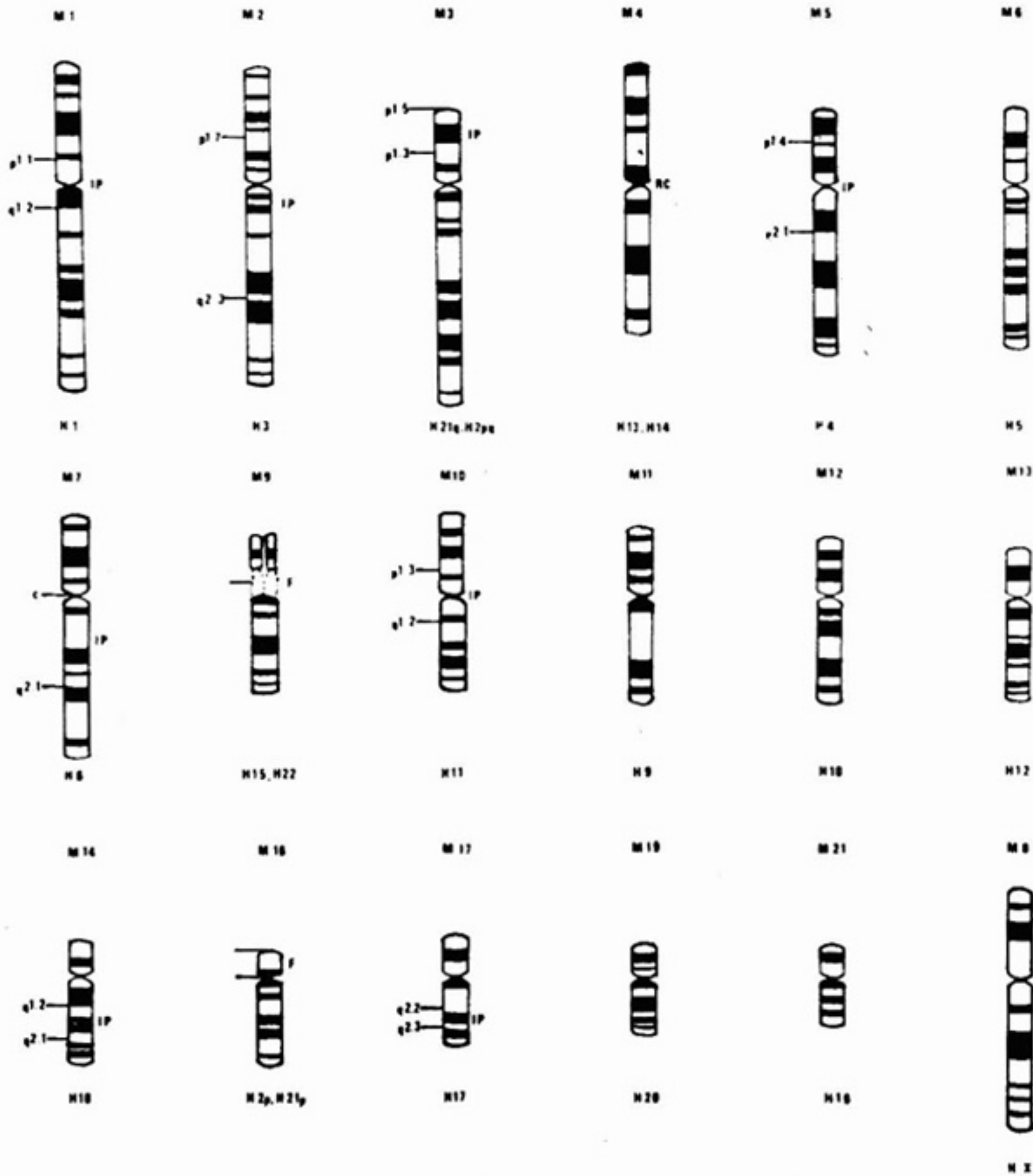


Fig. 8. Presenta el esquema de bandas de los cromosomas del *Macaca arctoides* a los que nosotros les encontramos homologías con el cariotipo humano. En la parte superior de cada cromosoma está el número que le corresponde en el cariotipo del macaco y en la parte inferior el que corresponde en el humano. Las líneas representan las líneas de corte de los reordenamientos sugeridos por nosotros, los cuales se indican por las letras IP (inversión peri o paracéntrica), F (fisión) y RC (reordenamiento complejo). La ausencia de líneas es indicativa de la homología de los cromosomas sin necesidad de recurrir al reordenamiento.

cia en el ancestro común. Además, el número de diferencias estructurales entre los cariotipos de estas especies no es elevado, y dado que la identidad de bandas cromosómicas corresponde también, al menos parcialmente, a una homología a nivel génico, según se desprende de los estudios de mapeo genético (Chen y cols., 1976; Finaz y cols., 1975), las similitudes se ven reforzadas.

Se conoce desde hace mucho tiempo que en las más diversas especies ciertos cromosomas presentan regiones encargadas de la organización nucleolar. Estas regiones, en ciertos casos, se diferencian

con características morfológicas y tintoriales típicas, y en otros, se confunden dentro del genoma y sólo son identificadas por medio de técnicas especiales como la hibridación *in situ* con rRNA marcado con análogo de base, o con la técnica de tinción con nitrato de plata de Goodpasture y Bloom (1975).

Henderson y cols. (1977), al estudiar la distribución cromosómica de estas regiones en especies representativas de los principales grupos de primates encontraron una distribución múltiple en el hombre, los póngidos, los platirinos (a excepción de *Ateles geoffroyi*) y los prosimios, mientras que en los catarrinos, reportan un sitio único de marcaje. El que nosotros hallamos localizado la Región Organizadora del Nucleolo del *Macaca arctoides* en un sólo par cromosómico (el par (9)), corresponde con los hallazgos publicados por dicho autor en otras especies de los géneros *Macaca* y *Papio* (Henderson y cols., 1974, 1977).

La tinción diferencial característica y altamente consistente de la heterocromatina constitutiva revelada por las bandas C significó un criterio adicional para la identificación de los cromosomas.

En *Macaca arctoides*, las manchas correspondientes a las bandas C presentaron un tamaño mayor a las del hombre lo que puede ser reflejo de una mayor cantidad de heterocromatina centromérica. Sin embargo, el papel de ésta aún no está bien entendido y esto dificulta las interpretaciones de la variabilidad encontrada entre las especies y el establecimiento de conclusiones (de Grouchy y cols., 1978).

La taxonomía tradicional basada en caracteres morfológicos y la taxonomía molecular, basada en caracteres bioquímicos han sido comparadas con la evidencia surgida de los estudios comparativos de los primates. De esta comparación han surgido algunas diferencias que deberán ser motivo de ulteriores investigaciones. Entre éstas se cuenta la posición taxonómica de los Papinae, los Cercopithecinae y los Hylobatidae y sus interrelaciones. La existencia de estas diferencias no invalida ninguna taxonomía en particular, sino que por el contrario, enfatiza la necesidad de entender la totalidad de la base biológica de la especiación y subraya la necesidad de enfocar el problema en forma interdisciplinaria (de Grouchy y cols., 1978).

Consideramos que el conocimiento de la filogenia cromosómica de los primates está siendo de gran utilidad en los campos de la biología sistemática, la paleontología y la antropología pues la correlación de los datos que aporta con la información derivada de las diversas líneas de información molecular, así como de los estudios de hibridación del ADN y el mapeo genético, sin duda enriquecerán el conocimiento de la evolución del hombre.

BIBLIOGRAFIA

- ARDITO, G.
1974 Numerical data on the chromosomes of the New World monkeys. *Journal of Human Evolution*: 3, 319-322.
- BENDER, M. A. y CHU, E. H. Y.
The chromosomes of Primates, en *Evolutionary and genetic biology of Primates*, vol. 1. Academic Press.
- DE BOER, L. E. M.
1972a Chromosome studies in primates from zoological gardens in The Netherlands. *Genen en Phaenen*: 15, 41-64.
1972b Marked chromosome associations in Catarrhine monkeys, with a note on chromosome associations in other Primate groups. *Journal of Human Evolution*: 1, 83-86.
- BUETTNER-JANUSCH, J.
1966 *Origins of Man*, vol. 1. New York: Willey.
- CHEN, S., MCDUGALL, J. K., CREAGAN, R. P., LEWIS, V. y RUDDLE, F. H.
1976 Genetic homology between man and the chimpanzee: syntenic relationships of genes for galactokinase and thymidine kinase and adenovirus 12 induced gaps using chimpanzee-mouse somatic cell hybrids. *Somatic Cell Genet.*: 2, 205-13.
- CHIARELLI, B.
1971 Comparative cytogenetics in primates and its relevance for human cytogenetics, en *Comparative genetics in monkeys apes and man*. Academic Press.
1972 Speculations sur les chromosomes et la phylogénese des singes Catarhiniens. *L'Anthropologie (Paris)*: 76. 525-33.
- DUTRILLAUX, B.
1975 Comparaison du caryotype de l'orangutan (*Pongo pygmaeus*) à celui de l'homme, du chimpanzé et du gorille. *Ann. Genet.*: 18, 153-161.
- DUTRILLAUX, B., RETHORE, M. O., PRIEUR, M. y LEJEUNE, J.
1973 Analyse de la structure fine des chromosomes du Gorilla (*Gorilla gorilla*). Comparaison avec *Homo sapiens* et *Pan troglodytes*. *Humangenetik*: 20, 243-54.
- DUTRILLAUX, B., RETHORE, M. O., AURIAS, A y GOUSTARD, M.
1975 Analyse du caryotype de deux especes de Gibbons (*Hylobates lar* et *H. concolor*) par différentes techniques de marquage. *Cytogenet. Cell Genet.*: 15, 81-91.
- EGOZCUE, J.
1969 Primates, en *Comparative mammalian cytogenetics*. Springer Verlag, New York.
1971 A note on the chromosomes of *Aotus trivirgatus* (Humboldt, 1812). *Folia Primatologica*: 15, 274-76.

- EGOZCUE, J., CABALLIN, R. y GODAY, C.
1973 Q and G banding patterns of the chromosomes of some Primates. *Journal of Human Evolution*: 2, 289-95.
- FINAZ, C., COCHET, C., DE GROUCHY, J., NGUYEN VAN CONG, REBOURCET, R. y FREZL, J.
1975 Localisations géniques chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*). Comparaison avec la carte factorielle de l'homme (*Homo sapiens*). *Ann. Génét.*: 18, 169-77.
- GOODPASTURE, C y BLOOM, S. E.
1975 Visualization of nucleolar organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining. *Chromosoma*: 53, 37-50.
- DE GROUCHY, J., TURLEAU, C., ROUBIN, M., KLEIN, M.
1972 Evolutions caryotypiques de l'homme et du chimpanzé. Etude comparative de topographies de bandes après dénaturation ménagée. *Ann. Génét.*: 15, 79-84.
- DE GROUCHY, J., TURLEAU, C., ROUBIN, M., CHAUVIN-COLIN, F.
1973 Chromosomal evolution of man and the primates (*Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*). *Nobel Symp. 23, Chromosome Identification* pp. 124-31. New York and London: Academic Press.
- DE GROUCHY, J., TURLEAU, C., FINAZ, C.
1978 Chromosomal phylogeny of the primates. *Ann. Rev. Genet.*: 12, 289-328.
- HENDERSON, A. S., WARBURTON, D. y ATWOOD, K. C.
1974 Localization of rDNA in the chromosome complement of the Rhesus (*Macaca mulatta*). *Chromosoma*: 44, 367-70.
- HENDERSON, A. S., WARBURTON, D., MEGRAW-RIPLEY y ATWOOD, K. C.
1977 The chromosomal location of rDNA in selected lower primates. *Cytogenet. Cell Genet.*: 19, 281-302.
- KING, M. C. y WILSON, A. C.
1975 Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science*. 188-107.
- MOOREHEAD, P. S., NOWELL, P. C., MELLMAN, W. J., BATTIPS, D. M. y HUNGERFORD, D. A.
1960 Chromosome preparations of leukocytes cultured from human peripheral blood. *Exp. Cell. Res.*: 20, 613-616.
- PAINTER, T. S.
1922 The sex chromosomes of the monkey. *Science*: 56, 286-87. (Cit. por de Boer, 1972).
- PARIS CONFERENCE
1971 Standardization in human cytogenetics. *Birth Defects: Original Article Series*: Vol. 8, no. 7. The National Foundation, New York.
- PERTICONE, P., RIZZONI, M., PALITTI, F y DI CHIARA, P.
1974 Banding patterns of the chromosomes of the Rhesus Monkey (*Macaca mulatta*). *Journal of Human Evolution*: 3, 291-95.
- PREVOSTI, ANTONIO
1974 Mecanismos genéticos de la evolución, en *La Evolución*. Biblioteca de autores cristianos, Madrid: La Editorial Católica.

- ROTHFELS, K. H. y SIMINOVICH, L.
1958 The chromosome complement of the Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) determined in kidney cells cultivated *in vitro*. *Chromosoma*: 9, 1963. (Cit. por Perticone y cols., 1974).
- RUBIO-GODAY, A., CABALLIN, M. R., GARCIA-CALDES, M. y EGOZCUE, J.E.
1976 Comparative study of banding patterns of the chromosomes of cercopithecidae. I. Subfamily Papinae: *Macaca fascicularis* and *Papio sphinx*. *Folia Primatol.*: 26: 306-9.
- TANTRAVAHU, R., DEV, V. G., FIRSCHEIN, I. L., MILLER, D. A., MILLER, O. J.
1975 Karyotype of the gibbons *Hylobates lar* and *H. moloch*. Inversion in chromosome 7. *Cytogenet. Cell. Genet.*: 15, 92-102.
- TURLEAU, C., DE GROUCHY, J y KLEIN, M.
1972 Phylogénie chromosomique de l'homme et des primates hominiens. (*Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus*). Essai de reconstitution du caryotype de l'ancêtre commun. *Ann. Genet.*: 15. 225-40.
- VOGEL, F., KOPUN, M. y RATHENBERG, R.
1976 Mutation and molecular evolution, en *Molecular Anthropology* (Genes and proteins in the evolutionary ascent of the primates). Advances in Primatology. Plenum Press. New York and London).
- WARBURTON, D., HENDERSON, A. y ATWOOD, K. C.
1975 Localization of rDNA and Giemsa bands chromosome complement of white-bearded gibbon, *Hylobates lar*. *Chromosoma*: 51, 35-40.
- WHITE, M. J. D.
1968 Models of speciation. *Science*: 159, 1065-70.
- WILSON, A. C., SARICH, V. M. y MAXSON, L. P.
1974 The importance of gene rearrangement in evolution; evidence from studies on rate of chromosomal, protein and anatomical evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*: 71, 8: 3028-3030.
- YUNIS, J., TSAI, M. WILLEY, A.
1977 Molecular organization of the human genome, en *Molecular Structure of Human Chromosomes*. Academic Press. New York, San Francisco and London.

