

INFORMACIÓN CARIOLÓGICA DEL GÉNERO *CALLICEBUS* EN COLOMBIA

por

M.L. Bueno¹, C. Ramírez-Orjuela², M. Leibovici³ y O.M. Torres³

Resumen

Bueno, M.L., C. Ramírez-Orjuela, M. Leibovici & O.M. Torres. Información cariológica del género *Callicebus* en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (114): 109-115, 2006. ISSN: 0370-3908.

Se describen los cariotipos bandeados (bandas Q, R, C y G) de cuatro ejemplares del género *Callicebus*, de procedencia desconocida, cautivos en zoológicos colombianos. Dos de ellos determinados como *C. cupreus ornatus*, subespecie endémica colombiana, presentaron un cariotipo diferente a los descritos hasta la fecha para dicho género, con 44 cromosomas ($2n = 44$: 16Bi, 26 A). Los cariotipos de los otros ejemplares, un macho de *C. cupreus* cf. *discolor* ($2n = 46$: 16Bi, 28A) y una hembra de *C. torquatus* ($2n = 20$: 8Bi, 10A) son similares a los descritos previamente. Una fusión (o fisión) telomérica que involucra a los cromosomas 1 y 20 de *C. c.* cf. *discolor* y el cromosoma 1 de *C. c.* *ornatus* podrían ser responsables de la variación en el número diploide de estas dos subespecies. La complejidad de la reorganización cromosómica mencionada sugiere el inicio del aislamiento reproductivo entre estos dos taxones.

Palabras clave: Primates, nuevo cariotipo, *Callicebus*, Colombia.

Abstract

Banded karyotypes (Q, R, C and G) were identified from four captive examples of the *Callicebus* genus of unknown procedure in Colombian zoos. A new karyotype with 44 chromosomes ($2n = 44$: 16 Bi, 26 A) was found in two animals, living in different zoos in Colombia, and identified as *C. cupreus ornatus*, an endemic Colombian subspecies, different to all those described to date for this genus. No differences were found from previously described karyotypes for the other two examples: a female *C. torquatus* ($2n = 20$: 8 Bi, 10 A) and a male *C. cupreus* cf *discolor* ($2n = 46$: 16 Bi, 28 A). A telomeric fusion (or fission) involving chromosomes 1 and 20 of *C. c.* cf *discolor*, chromosomes, and chromosome 1 in *C. c.* *ornatus*, is suggested as being responsible for the reduced karyotype. The complexity of this rearrangement could lead to the beginning of the reproductive isolation between these two taxa.

Key words: Primates, new karyotype, *Callicebus*, Colombia.

¹ Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia-Bogotá. Correo electrónico: mlbuenoa@unal.edu.co

² Centro de Primatología Araguatos, Bogotá.

³ Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Introducción

Los *Callicebus* son primates de tamaño mediano ampliamente distribuidos en Suramérica. La taxonomía del género ha sido discutida por varios autores. Recientemente Defler (2003), basado en el trabajo de Hershkovitz (1990), reconoce para Colombia dos especies, *Callicebus cupreus* y *Callicebus torquatus*, con varias subespecies.

Dentro de *C. cupreus* en Colombia se encuentran tres formas nominales: *discolor* y *ornatus*, reconocidas como subespecies (Defler, 2003; Hershkovitz, 1988, 1990) o como especies diferentes (van Roosmalen *et al.*, 2002) y una tercera subespecie no descrita (*Callicebus cupreus* ssp, Defler, 2003), endémica del país. De acuerdo con Van Roosmalen *et al.* (*op cit*) estas formas nominales son especies dentro del grupo *C. cupreus*.

Dentro del grupo *torquatus* en Colombia se encuentran tres formas nominales, *lucifer*, *lugens* y *medemi*, esta última endémica del país. Son reconocidas como subespecies (Defler, 2003, Hershkovitz, 1988, 1990) o como especies (van Roosmalen *et al.*, 2002).

Los estudios citogenéticos en este género han demostrado una amplia variación en la morfología y número cromosómico, comparable con la observada en los géneros *Aotus* (Ma *et al.*, 1976; Torres *et al.*, 1998) y *Alouatta* (Consigliere *et al.*, 1989; de Oliveira *et al.*, 2002; Stanyon *et al.*, 1995; Torres & Leibovici, 2001 y Torres & Ramírez, 2003).

En *Callicebus* se presentan diversos números diploides (Tabla 1) que van desde $2n = 16$ en *Callicebus lugens* del Brasil (Bonvicino *et al.*, 2003; Stanyon *et al.*, 2003), hasta $2n = 50$ en *Callicebus donacophilus* de Bolivia (Minezawa & Valdivia, 1984). El número cromosómico ($2n = 16$) del *Callicebus lugens* brasilero es el más bajo encontrado dentro de los primates.

Acá se presentan, analizan y discuten los cariotipos con bandas G, R y C de 4 individuos cautivos, pertenecientes a tres taxones del género *Callicebus*: *C. cupreus* cf *discolor* (1 ejemplar), *C. c. ornatus* (2 ejemplares) y *C. torquatus* (1 ejemplar).

Materiales y métodos

Animales: Los cariotipos provienen de cuatro ejemplares de origen desconocido, que fueron decomisados por varias entidades colombianas y remitidos a zoológicos del país: Un macho y una hembra, identificados (por T. Defler y C. Ramírez-Orjuela) como *Callicebus cupreus ornatus*, con base en características cromáticas: la presencia de una banda blanca sobre los ojos y las manos y los pies blanquecinos. El macho se encuentra actualmente en el Zoológico de Los Ocarros (cerca de Villavicencio, Meta) y la hembra en el Zoológico del Parque Recreativo Piscilago (en Nilo, Cundinamarca).

Un macho (también en el Zoológico de Piscilago), que por sus características cromáticas corresponde a *Callicebus*

Tabla 1. Variación cromosómica publicada para el género *Callicebus* (organizada en orden ascendente de número cromosómico).

Posible nombre del taxón (sensu Hershkovitz, 1990)	Cariotipo					Autor	Taxón referido en la publicación
	2n	M+S ¹	A ²	X	Y		
<i>C. torquatus lugens</i>	16	8	6	M	?	Bonvicino <i>et al.</i> , 2003	<i>C. lugens</i>
<i>C. torquatus lugens</i>	16	8	6	M	?	Stanyon <i>et al.</i> , 2003	<i>C. lugens</i>
<i>C. torquatus torquatus</i>	20	8	10	S	?	Egozcue, 1969	<i>C. torquatus torquatus</i>
<i>C. torquatus torquatus</i>	20	8	10	S	?	Bernischke y Bogart, 1976	<i>C. torquatus torquatus</i>
<i>C. torquatus</i> ssp	20	8	10	S	?	Este trabajo	<i>C. torquatus</i>
<i>C. torquatus</i> ssp	22	8	12	M	?	Barros <i>et al.</i> , 2000	<i>C. torquatus</i>
<i>C. personatus nigrifrons</i>	42	28	12	S	M	Nagamachi, <i>et al.</i> , 2003	<i>C. personatus nigrifrons</i>
<i>C. personatus</i> ssp	44	26	16	S	?	Rodrigues <i>et al.</i> , 2004	<i>C. personatus</i>
<i>C. cupreus ornatus</i>	44	16	26	M	M	Este trabajo	<i>C. cupreus ornatus</i>
<i>C. cupreus</i> cf <i>discolor</i>	46	16	28	M	M	Este trabajo	<i>C. cupreus</i> cf <i>discolor</i>
<i>C. moloch?</i> <i>C. cupreus?</i>	46	20	24	M	?	Bernischke y Bogart, 1976 Egozcue, 1969	<i>C. cupreus moloch</i>
<i>C. brunneus</i>	48	20	28	S	M	Minezawa <i>et al.</i> , 1989	<i>C. moloch brunneus</i>
<i>C. donacophilus palleescens</i>	50	18	30	S	M	Barros <i>et al.</i> , 2003	<i>C. donacophilus palleescens</i>
<i>C. donacophilus</i> ssp	50	22	26	S	M	Minezawa y Valdivia-Borda, 1984	<i>C. moloch donacophilus</i>

¹ Número de autosomas con dos brazos: M, metacéntricos, S, submetacéntricos.

² Número de autosomas con un brazo: A, acrocéntricos.

cupreus cf *discolor*; aunque carece de la banda transversal oscura contrastante en la frente (C. Ramírez-Orjuela, C. Falla, comunicación personal). Una hembra del Zoológico de Matecaña (en Pereira, Risaralda), cuya muestra de sangre y fotografías fueron remitidas desde el zoológico, identificadas como *Callicebus torquatus*. Este ejemplar no se pudo asignar a ninguna subespecie debido a que las fotografías tomadas no tienen los detalles necesarios para evaluar los caracteres cromáticos de las distintas subespecies. Durante el desarrollo de estos estudios este ejemplar murió y desafortunadamente fue incinerado por el personal del Zoológico, por lo que no existe espécimen de referencia.

Estudio citogenética

Los cromosomas metafásicos fueron obtenidos a partir de cultivos de sangre total de muestras enviadas al laboratorio de Citogenética del Instituto de Genética de Universidad Nacional de Colombia en Bogotá. Se realizaron cultivos de linfocitos (Moorhead *et al.*, 1960), estimulados con extracto crudo de *Vicia faba* (favina) a una concentración de 20 µg/ml en 0.4 ml de sangre.

Para la identificación cromosómica se usaron técnicas de bandas Q, R, G y C: QFQ, (Casperson *et al.*, 1970); RBHG-FPG (Goto *et al.*, 1975); GTG, Seabright, 1971 y CBG, Arrighi & Hsu, 1971, Sumner, 1972). Adicionalmente se realizaron cultivos con pulsos terminales de BrdU (50 µg/ml) durante las últimas 7 horas de cultivo (Willard & Latt, 1976).

De cada uno de los ejemplares se fotografiaron entre 4 y 15 metafases, incluyendo metafases identificadas con dos o más coloraciones (QC, QR, QG) y se organizaron entre 4 y 10 cariotipos. Los cromosomas se organizaron en dos grupos: el primero con los cromosomas de dos brazos (metacéntricos o submetacéntricos) y el segundo con los cromosomas de un brazo (acrocéntricos). En ambos grupos se siguió un orden decreciente de tamaño, con excepción de un par de cromosomas caracterizado por poseer una región acromática proximal al centrómero, evidente en la coloración uniforme con Giemsa (cromosoma marcador), que se ubicó en el último lugar del cariotipo. Se incluyen en cada descripción, adicional al número diploide (2n) y al Número Fundamental (NF), las fórmulas cariotípicas propuestas por Nagamachi *et al.* (2003), en las cuales Bi representa todos los autosomas de dos brazos, metacéntricos y submetacéntricos y A representa el número de autosomas acrocéntricos.

Resultados

Callicebus cupreus ornatus: Los dos ejemplares, macho y hembra, presentaron 44 cromosomas (2n = 44; NF =

58; 16 Bi, 26 A), con 8 pares de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos (pares 1 al 8). Se destacan el par 1, por ser un metacéntrico de gran tamaño, que casi duplica la longitud del siguiente par y el par 8, por ser un metacéntrico bastante pequeño, cuya longitud es aproximadamente la mitad del cromosoma anterior. El segundo grupo contiene 13 pares de cromosomas acrocéntricos. En este grupo el par 21, (cromosoma marcador), presenta satélites en los brazos largos (Fig. 1). En las metafases estudiadas fueron observadas asociaciones frecuentes entre los satélites del par 21 (Fig. 3).

Con la coloración de bandas C se detectaron pequeños bloques de heterocromatina centromérica en todos los cromosomas. En metafases previamente identificadas con bandas Q, se observaron bandas C terminales en los brazos largos de los cromosomas del par 21 y en los brazos cortos de uno de cromosomas 7 (en el macho). Se observaron variaciones en el tamaño (heteromorfismo) en el brazo corto del cromosoma 9 (Fig. 2 y 3). El cromosoma X es metacéntrico, de tamaño mediano, con un patrón de bandas semejante al encontrado en varios de los primates del Nuevo Mundo (Bernischke & Bogart, 1976; Dutrillaux & Couturier, 1981). El cromosoma Y es un cromosoma muy pequeño, cuya morfología no es fácil de distinguir por su tamaño, pero que parece metacéntrico por la banda C situada en posición media.

Callicebus cupreus cf *discolor*: El macho presentó 46 cromosomas (2n = 46; NF = 60; 16 Bi, 28 A), conformado por 8 pares de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos en el primer grupo y 14 pares de acrocéntricos

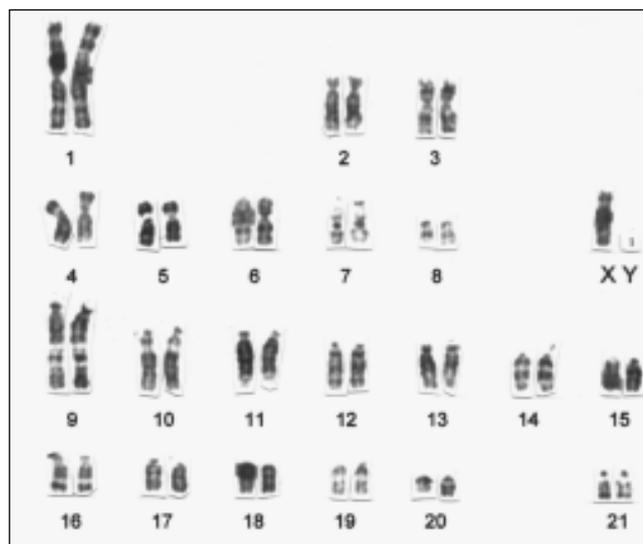


Figura 1. Bandas GTG del macho de *Callicebus cupreus ornatus* (2n = 44; NF = 58; 16 Bi, 26 A).

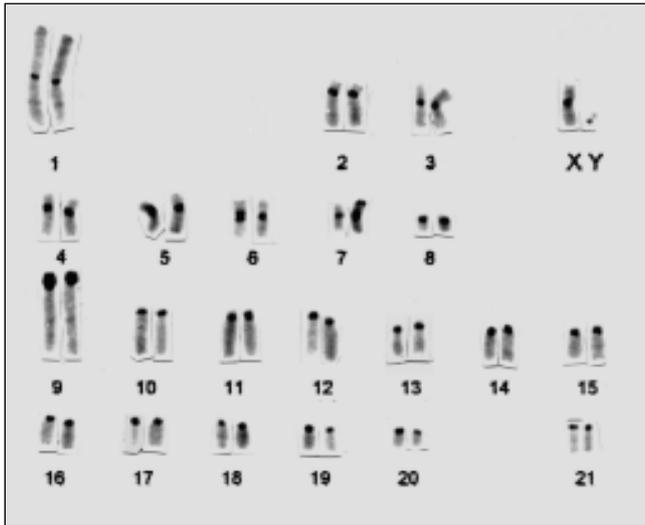


Figura 2. Bandas CBG del macho de *Callicebus cupreus ornatus* ($2n = 44$; $NF = 58$; 16 Bi, 26 A), identificadas previamente con bandas Q. Notar el polimorfismo en la banda telomérica del par 7 y la distribución de la heterocromatina de los brazos cortos del cromosoma 9.

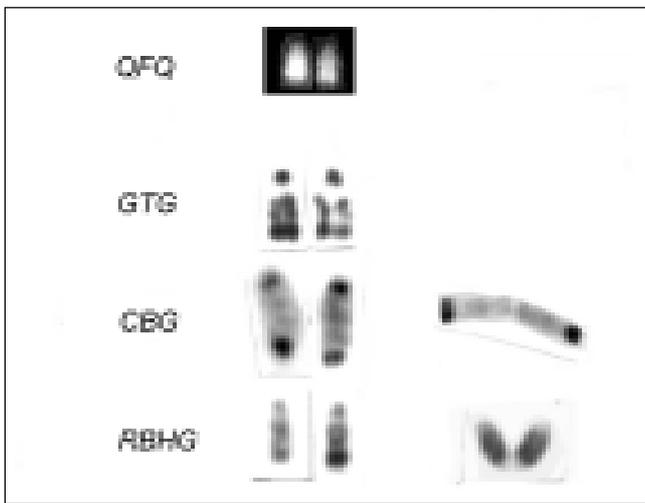


Figura 3. Asociaciones frecuentes del cromosoma marcador 21 en *Callicebus cupreus ornatus*. Notar los satélites que son Q, G, C y R negativos.

en el segundo. En este segundo grupo sobresale el primer par acrocéntrico por su mayor longitud. El cromosoma 22, cromosoma marcador, ocupa el último lugar del cariotipo, aunque no es el más pequeño. El X es un cromosoma metacéntrico de tamaño mediano y el Y es el cromosoma más pequeño y aparece en la mayoría de las metafases como un punto, posiblemente submetacéntrico. Se presenta solo un cariotipo con coloración uniforme (Fig. 4), porque no se obtuvieron cariotipos bandeados de buena calidad.

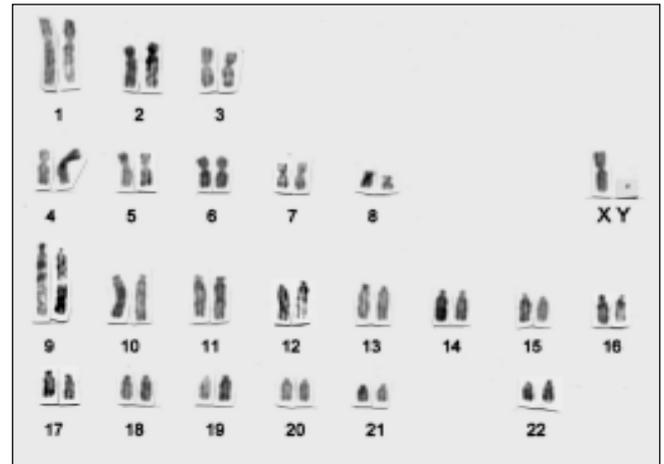


Figura 4. Cariotipo con coloración homogénea en Giemsa de *Callicebus cupreus* cf. *discolor* ($2n = 46$, $NF = 60$; 16 Bi, 28 A).

***Callicebus torquatus*:** La hembra presentó 20 cromosomas ($2n = 20$; $NF = 26$; 8 Bi, 10 A). El primer grupo está conformado por cuatro pares de cromosomas muy grandes, metacéntricos y/o submetacéntricos (pares 1-4), en donde cada uno de los pares presenta patrones de bandas bien definidos (QFQ y RBHG). En la parte distal del cromosoma 4 se visualiza una región acromática (región organizadora del nucleolo). El segundo grupo contiene cinco pares de acrocéntricos (pares 5-9) muy pequeños, que contrastan en tamaño con los del primer grupo. El cromosoma X es un metacéntrico de tamaño medio, identificado por su conducta aloclíclica, con la coloración RBHG-FPG, con la cual se demostró su patrón de replicación tardía característico, en la mayoría de las células analizadas (Fig. 5).

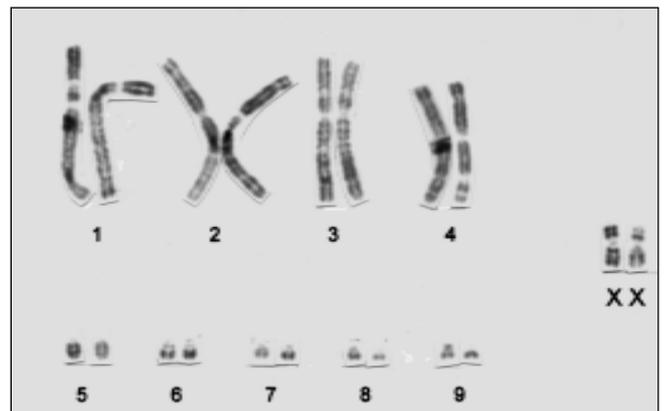


Figura 5. Patrón de bandas R (RBHG) de la hembra de *Callicebus torquatus* ($2n = 20$, $NF = 26$; 8 Bi, 10 A). Notar la replicación tardía en uno de los cromosomas X.

Discusión

El cariotipo de *C. c. ornatus* ($2n = 44$: 16 Bi, 26 A), subespecie endémica de Colombia, es diferente en su estructura a todos los descritos para este género hasta la fecha. Este número cromosómico se ha encontrado en *C. personatus nigrifrons* ($2n = 44$: 26 Bi, 16 A) del Brasil (Rodríguez *et al.*, 2004). Sin embargo, las estructuras de los cariotipos son diferentes; en *C. c. ornatus* ($2n = 44$: 16 Bi, 26 A) hay cinco pares adicionales de cromosomas acrocéntricos (y por consiguiente cinco pares menos de cromosomas de dos brazos), es decir que los dos taxones tienen fórmulas cromosómicas invertidas. Estos resultados son diferentes a los presentados por Benirschke & Bogart (1976) quienes indican que *C. moloch ornatus* tiene $2n = 46$ (igual que *C. moloch cupreus*).

El cariotipo de *C. c. cf discolor* ($2n = 46$; 16 Bi, 28 A) es similar al descrito para *Callicebus cupreus* por Bender & Mettler (1958), considerado como *Callicebus moloch* (= *cupreus*) por Egoscue, 1969) y al obtenido por Benirschke & Bogart (1976) para un macho de "*Callicebus moloch cupreus*" ($2n = 46$; 20 Bi, 24 A). Estos dos cariotipos concuerdan en la gran longitud del primer par de acrocéntricos; las diferencias en la fórmula cromosómica (16 Bi, 28 A vs 20 Bi, 24 A) se deben a los números de cromosomas que se consideran de dos brazos. Para estos autores los pares 10 y 11 son considerados como submetacéntricos, en tanto que en el presente trabajo fueron considerados como acrocéntricos por la naturaleza heterocromática de los brazos cortos.

Existe una gran semejanza en la mayoría de los elementos de los cariotipos de *C. c. ornatus* ($2n = 44$) y de *C. c. cf discolor* ($2n = 46$) acá estudiados. La variación numérica se puede explicar mediante una reorganización que involucra a los cromosomas 1 y 20 de *C. c. cf discolor* y el cromosoma 1 de *C. c. ornatus*. Una fusión telomérica de los cromosomas 1 y 20 podría conformar el cromosoma 1 de *C. c. ornatus*, o viceversa, la fisión de este par 1 podría generar los cromosomas 1 y 20 de *C. c. cf discolor* (Fig. 6). Esta reorganización cariológica puede ser el inicio de un aislamiento reproductivo. Dado que estas dos subespecies presentan, al parecer, áreas de distribución alopatricas contiguas (Defler, 2003, mapa 21), en el caso de presentarse híbridos en la naturaleza o en cautiverio, estos tendrían reducción de su fertilidad, por la presencia de trivalentes en la meiosis, lo cual conllevaría a la producción de gametos desbalanceados, o aneuploidías por la segregación al azar de la translocación (Ford, 1973; Jalbert *et al.*, 1980).

La asignación a subespecie del ejemplar del presente estudio es cuestionable, porque sus características

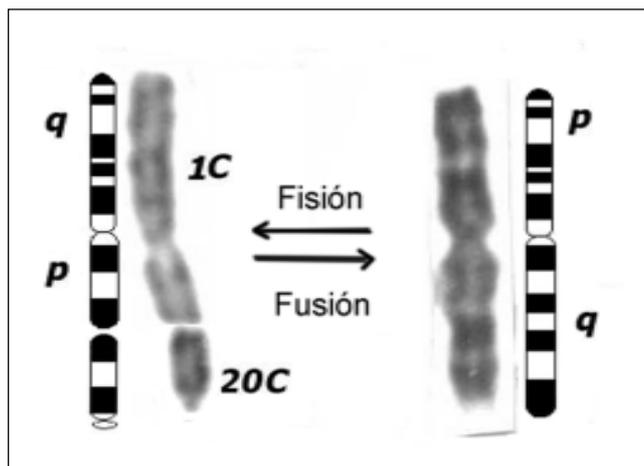


Figura 6. Reordenamiento cromosómico probable propuesto entre los cariotipos de *C. cupreus* cf. *discolor* (C) y *C. c. ornatus* (Co). La fusión 1p tel: 20q tel de C conforman el cromosoma 1 de Co, con la pérdida del brazo corto y del centrómero del 20 C. o la fusión de la parte distal del brazo 1 de Co (p, brazo corto; q, brazo largo).

fenotípicas de coloración coinciden con las de *C. cupreus discolor* (sensu Hershkovitz, 1990), pero no presenta la banda oscura transversa en la cabeza presente en este taxón (Defler, 2003; van Roosmalen *et al.*, 2002). La hembra de *C. cupreus ornatus* ($2n = 44$) y el macho de *C. cupreus* cf. *discolor* ($2n = 46$) han compartido encierro por más de dos años en el Zoológico de Piscilago. Aunque se han visto copular en varias ocasiones, no se ha presentado preñez (C. Falla, comunicación personal); esto puede ser tomado como evidencia de aislamiento reproductivo. Dado que estos ejemplares se encuentran en cautividad; recomendamos realizar parejas con ejemplares del mismo cariotipo mediante el intercambio de ejemplares entre los distintos zoológicos, para mejorar las posibilidades de reproducción *ex situ*.

El cariotipo de *C. torquatus* ($2n = 20$: 8 Bi, 10 A) es similar a los publicados por Egozcue (1969) y por Benirschke & Bogart (1976) y confirma su asignación al grupo *torquatus*, por el bajo número diploide (van Roosmalen *et al.*, 2002). Aparentemente en este grupo han ocurrido una serie de fusiones cromosómicas que han conducido a la reducción de elementos, acompañado con un incremento en el tamaño de los cromosomas y la pérdida de los telómeros, dado que no han detectado remanentes intercalares de estos por hibridación *in situ* (Barros *et al.*, 2003).

Las tres formas nominales del grupo *torquatus* presentes en Colombia son: *medemi*, *lucifer* y *lugens*, y se distribuyen en las vertientes de los ríos Amazonas y Orinoco

(Defler, 2003, mapa 20). Descartamos la asignación del espécimen acá estudiado a *lugens*, con base en su cariotipo, ya que *Callicebus lugens* presenta 16 cromosomas ($2n=16$: 8 Bi, 6 A) en ejemplares brasileiros provenientes de ríos tributarios de la margen izquierda del Río Negro (Bonvicino *et al.*, 2002). Se desconocen los cariotipos de las otras dos formas del género en Colombia (*lucifer*, Amazonia; *medemi*, Putumayo) por lo cual este cariotipo de 20 cromosomas podría corresponder a cualquiera de estas dos subespecies.

Para esclarecer la compleja evolución cromosómica de los *Callicebus* se necesita información cariológica de todas las subespecies, especialmente de animales con localidad exacta. La cariológica es una herramienta útil para inferir el posible origen de los ejemplares decomisados, cuando este no se conoce y en las decisiones sobre los mejores lugares de liberación. La introducción de ejemplares con diferente cariotipo en un área puede perjudicar a las poblaciones naturales por introgresión genética y disminución en la fertilidad, consecuencias que pueden ser catastróficas en poblaciones amenazadas.

Se recomienda a los zoológicos y centros de recepción y rehabilitación de fauna silvestre hacer los arreglos necesarios para que los animales fallecidos sean depositados como especímenes testigo (*vouchers*) en colecciones científicas de referencia de museos de historia natural. La desafortunada práctica de incineración de los animales muertos priva a la ciencia de una oportunidad única de realizar estudios multidisciplinarios detallados, en especies poco conocidas y amenazadas. En el caso de ejemplares utilizados en caracterizaciones cariológicas, hay una gran ventaja en tener tanto cariotipos como descripciones morfológicas detalladas de los mismos animales.

Agradecimientos

A la División de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia (DIB) por la financiación. Al Instituto de Genética de la Universidad Nacional de Colombia por el apoyo logístico y a Miriam Calle por su ayuda con el material fotográfico. A los biólogos y médicos veterinarios de la Asociación Macarena encargados del Centro de Recepción y Rehabilitación de Fauna Silvestre del Departamento Administrativo del Medio Ambiente (DAMA) en Engativá (Bogotá, Distrito Capital, Colombia). A la veterinaria Carolina Falla del Zoológico de Piscilago por su colaboración en la toma de las muestras. A Thomas Defler y a Marcela Gómez-Laverde por la lectura crítica de este documento. A William Usaquén por la toma de las fotografías de los ejemplares.

Bibliografía

- Arrighi, F. & T. C. Shu, 1971. Localization of the heterochromatin in human chromosomes. *Cytogenetics* 10: 81-86.
- Barros, R. M. S., J. C., Pieczarka, M. D. C. O. Brigido, J. A. P. C. Muniz, L. R. R. Rodrigues, & C. Y. Nagamachi. 2002. A new karyotype in *Callicebus torquatus* (Cebidae, Primates). *Hereditas* 133: 55-8.
- , C. Y. Nagamachi, J. C. Pieczarka, L. R. R. Rodrigues, M. Neusser, E. F. Oliveira, J. Wienberg, J.A.P.C. Muniz, J. D. Rissino, & S. Muller, 2003. Chromosomal studies in *Callicebus donacophilus pallascens*, with classic and molecular cytogenetic approaches: Multicolour FISH using human and *Saguinus oedipus* painting probes. *Chr. Res.* 11: 327-334.
- Bender, M. & L. E. Metter, 1958. Chromosome studies of primates. *Science* 128: 186-188.
- Benirschke, K. & M. H. Bogart, 1976. Chromosomes of the tan-handed Titi (*Callicebus torquatus*, Hoffmannsegg, 1807) *Folia Primatol.* 25: 25-34.
- Bonvicino, C. R., H. N. Penna-Fieme, F. do Nascimento, B. Lemos, R. Stanyon & H. N. Seuánez, 2003. The lowest diploid number ($2n=16$) yet found in any primates: *Callicebus lugens* (Humboldt, 1819). *Folia Primatol.* 74: 141-149.
- Caspersson, T., L. Zeach & C. Johansson, 1970. Differential binding of alkylating fluorochromes in human chromosomes. *Exp. Cell Res.*, 60: 315-319.
- Consigliere, S., R. Stanyon, U. Koehler, N. Arnold, & J. Wienberg, 1998. In situ hybridization (FISH) maps chromosomal homologies between *Alouatta belzebul* (Platyrrhini, Cebidae) and other primates and reveals extensive interchromosomal rearrangements between howler monkey genomes. *Am. J. Primatol.* 46 (2) 119-133.
- De Oliveira, E. H. C., M. Neusser, W. B. Figueiredo, C. Y. Nagamachi, J. C. Pieczarka, I. Sbalqueiro, J. Wienberg & S. Muller, 2002. The phylogeny of howler monkey (*Alouatta*, Platyrrhini): reconstruction by multicolor cross-species chromosome painting. *Chr. Res.* 10: 669-683.
- Defler, T. 2003. Primates of Colombia. Conservación Internacional, Colombia. Serie de Guías Tropicales de Campo. J.V. Rodríguez-Maecha, (Ed). Panamericana Formas e Impresos S.A. 543 pp.
- Dutrillaux, B. & J. Couturier, 1981. The ancestral karyotype of platyrrhine monkeys. *Cytogenet. Cell Genet.* 30: 232-242.
- Egozcue, J. 1969. Primates en: *Comparative Mammalian Cytogenetics*, K. Benirschke (ed.), pp. 357-384. Springer-Verlag, New York.
- Ford, E. H. R. 1973. The origin and transmission of the chromosomal Abnormalities en: *Human Chromosomes*, E.H.R Ford (ed.), pp. 152-173. Academic Press, New York.
- Goto, K., T. Akematsu, H. Schimazu & T. Sugiyama, 1975. Simple differential Giemsa staining of sister chromatids after treatment with photosensitive dyes and exposure to light and the mechanism of staining. *Chromosoma* 53: 223-230.
- Hershkovitz, P. 1988. Origin, speciation, and dispersal of South American titi monkeys genus *Callicebus* (family Cebidae, Platyrrhini). *Proc. Nat. Acad. Sci. Philadelphia* 140: 240-272.

- . 1990. Titis, New World of monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary taxonomic review. *Fieldiana Zool.*, New Series 55: 1-109.
- Jalbert, P., B. Sele, & H. Jalbert**, 1980. Reciprocal translocations: a way to predict the mode of imbalanced segregation by pachytene-diagram drawing. *Hum. Genet.* 55: 209-222.
- Ma, N. S. F., T. C. Jones, A. G. Miller, L. M. Morgan & E. A. Adams**, 1976. Chromosome polymorphism and banding patterns in the owl monkey (*Aotus*). *Lab. Anim. Sci.* 26: 1022-1036.
- Minezawa, M. & C. J. Valdivia-Borda**, 1984. Cytogenetic study of the Bolivian Titi and revision of its cytotaxonomic states. *Rep. New World Monkeys-Kyoto Univ. Overseas Res.* 4:39-45.
- , **O. C. Jordan, & C. J. Valdivia-Borda**, 1989. Karyotypic study of Titi Monkeys *Callicebus moloch brunneus*. *Primates* 30: 81-88.
- Moorhead, P. S., P. C. Nowell, W. J. Mellman, D. M. Battips & D. A. Hungerford**, 1960. Chromosome Preparations of Leukocytes Cultured From Human Peripheral Blood. *Exp. Cell Res.* 20(3): 613-616.
- Nagamachi, C. Y., L. R. R. Rodrigues, P. M. Galetti Jr., M. Mantovani, A. Pissinati, J. D. Rissino, R. M. S. Barros & J. C. Pieczarka**, 2003. Cytogenetic studies in *Callicebus personatus nigrifrons* (Platyrrhini, Primates). *Caryologia* 56: 47-52.
- Pieczarka, J. C. & C. Y. Nagamachi**, 1988. The karyotype of *Callicebus moloch moloch* (Cebidae, Primates). *Rev. Brasileira Genet.* 11: 653-659.
- Rodrigues, L. R. R., R. M. S. Barros, A. Pissianti, J. C. Pieczarka & C. Y. Nagamachi**, 2004. A new karyotype of an endangered primate species (*Callicebus personatus*) from the Brazilian Atlantic forests. *Heredity* 140: 87-91.
- Seabright, M.** 1971. A rapid banding technique for human chromosomes. *Lancet*, 2: 971-972.
- Stanyon, R., S. Tofaneli, M. A. Morescalchi, G. Agroramorthy, O. A. Ryder & J. Weinberg**, 1995. Cytogenetic analysis shows extensive genomic rearrangements between red Howler (*Alouatta seniculus*, Linnaeus) subspecies. *Am. J. Primatol.* 35: 171-183.
- , **S. Consigliere, S. Müller, A. Morescalchi, M. Neusser & J. Wienber**, 2000. Fluorescence In Situ Hybridization (FISH) Maps Chromosomal Homologies Between the Dusky Titi and Squirrel Monkey. *Am. J. Primatol.* 50: 95-107.
- , **C. R. Bonvicino, M. Svartman & H. N. Seuáñez**, 2003. Chromosome painting in *Callicebus lugens*, the species with the lowest diploid number (2n=16) know primates. *Chromosoma* 112: 201-206.
- Summer, A.T.** 1972. A Simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Exp. Cell Res.* 75: 304-306.
- Torres, O. M. & M. Leibovici**, 2001. Caracterización del cariotipo del mono aullador colorado *Alouatta seniculus* que habita en Colombia. *Caldasia* 13: 537-548.
- & **C. Ramírez**, 2003. Estudio citogenético de *Alouatta palliata* (Cebidae). *Caldasia* 25: 193-198.
- , **S. F. Enciso, Ruiz, Silva & I. Yunis**, 1998. Chromosome diversity of the genus *Aotus*. *Am. J. Primatol.* 44: 255-275.
- Van Roosmalen, M. G. M., T. Van Roosmalen, & R. A. Mittermeier**, 2002. A taxonomic review of the titi monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the description of two new species, *Callicebus bernhardi* and *Callicebus stephennashi*, from Brazilian Amazonia. *Neotrop. Primates* 10 (Suppl.): 1-52.
- Willard, H. F. & S. A Latt.**, 1976. Analysis of deoxyribonucleid acid replication in human X chromosomes by fluorescence microscopy. *Am. J. Hum. Genet.* 28: 213-227
- Yunis, E., O. M. Torres & C. Ramírez**, 1977. Genus *Aotus* Q-and G-band karyotypes and natural hybrids. *Folia Primatol.* 27: 165-177.

Recibido el 26 de diciembre de 2005.

Aceptado para su publicación el 10 de febrero de 2006.

