



## Características cromosómicas de la familia Felidae

Alejandro Clavijo-Maldonado<sup>1</sup>, Ginés Fernando Ramírez-Benavides<sup>1</sup>

REVISIÓN DE  
LITERATURA

<sup>1</sup>Departamento de Salud Animal, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia.

ajelet.sajar@gmail.com

(Recibido: marzo 14, 2011; aprobado: mayo 4, 2011)

**RESUMEN:** El gato doméstico es considerado como modelo cromosómico para la familia Felidae siendo su  $2n = 38$ , y el  $NF = 72$ . Todo el complemento cromosómico se distribuye en cromosomas somáticos con seis grupos (A-F), y el par sexual, el cual es altamente uniforme. El par  $E_1$ , es el marcador cromosómico de la familia, quien posee una constricción secundaria (satélite) en el brazo corto. El cromosoma X es similar en tamaño y forma en todas las especies. Los patrones de bandeo son muy similares en los pares  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$ , Grupo B y par sexual. Las diferencias cromosómicas son mayores en los grupos C, E y F. Tales modificaciones han sido a expensas de los cromosomas acrocéntricos. La presente revisión ofrece una visión panorámica sobre la estructura cromosómica de la familia Felidae, a fin de brindar puntos de referencia para futuras investigaciones sobre este tópico.

**Palabras clave:** acrocéntrico, cariotipo, cromosoma, felinos, genética

## Chromosomal characteristics of the Felidae family

**ABSTRACT:** The domestic cat is considered the chromosomal model for the Felidae family being its  $2n = 38$ , and  $FN = 72$ . All the chromosomal complement is distributed in somatic chromosomes with six groups (A-F), and the sex pair which is highly uniform. The  $E_1$  pair is the chromosomal marker of the family that has a secondary constriction (satellite) in the short arm. The X chromosome is similar in size and shape in all species. The banding patterns are very similar in the  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$  pairs, B group, and the sexual pair. The chromosomal differences are greater in groups C, E and F. These modifications have occurred at expenses of acrocentric chromosomes. The present review offers an outlook of the chromosomal structure of the Felidae family in order to offer reference points for future researches on this topic.

**Key words:** acrocentric, karyotype, chromosome, felines, genetics

## Introducción

Taxonómicamente, la familia Felidae se compone de tres subfamilias: Acinonychinae, Felinae y Pantherinae, divididas en 14 géneros y 38 especies. Esta familia es relativamente uniforme morfológicamente (Johnson et al., 1999; Wozencraft, 2005).

El cariotipo del gato doméstico (*Felis catus*) ha sido de alta importancia en la medicina veterinaria, especialmente en el descubrimiento y estudio de algunas anomalías de tipo congénito que involucran cambios cromosómicos (Hsu & Rearden, 1965; Mayr et al., 1998) y otras donde están involucradas peculiaridades estructurales (Schmidt-Küntzel et al., 2009). Adicionalmente, es considerado como el modelo de estudio y de caracterización cromosómica para toda la familia Felidae. Se han propuesto dos nomenclaturas de clasificación. La primera, en 1963 por Hsu et al., la cual se basa en el tamaño y la morfología de los

cromosomas, donde se divide todo el complemento cromosómico en ocho grupos (grupos A al H), asignando números para identificar cada par cromosómico ( $A_1$ ,  $B_1$ ,  $C_1$ , etc.). Sin embargo, tal nomenclatura fue redefinida y modificada en la Conferencia de San Juan, Puerto Rico, efectuada en 1965. Estas modificaciones consisten en lo siguiente: reducción de un grupo cromosómico (Grupo H que correspondía al cromosoma Y) y separación del cromosoma X del Grupo B. Varía la clasificación morfológica de los pares cromosómicos y, por lo tanto, la cantidad de los mismos que integran cada uno de los grupos establecidos. El primer par del Grupo E ( $E_1$ ) es de ubicación universal en las nomenclaturas para felinos. El Grupo G de Hsu et al. (1963), es omitido y los pares cromosómicos son incluidos en el Grupo F (Tabla 1). Cabe destacar que la cantidad de pares por grupo variará de acuerdo a la especie y a los métodos de medición y clasificación empleados.

**Tabla 1.** Comparación de los sistemas de clasificación cromosómica para la familia Felidae.

Grupo cromosómico	Hsu et al. (1963)		"Sistema San Juan" (1965)	
	Cromosomas	# pares	Cromosomas	# pares
Grupo A	St grandes, Sm grande.	4-5	Sm grandes.	3
Grupo B	SM grandes. X.	3-4	St grandes.	4
Grupo C	Sm.	1-3	M grandes.	2
Grupo D	Sm o St pequeños.	4-5	Sm o St grandes.	4
Grupo E	St pequeño.	1	M pequeños.	3
Grupo F	Sm pequeños.	1-3	T o A.	2
Grupo G	St pequeños.	1-2	X y Y.	
Grupo H	Y.			

M: metacéntrico. T: telocéntrico. Sm: submetacéntrico. A: acrocéntrico. St: subtelocéntrico.

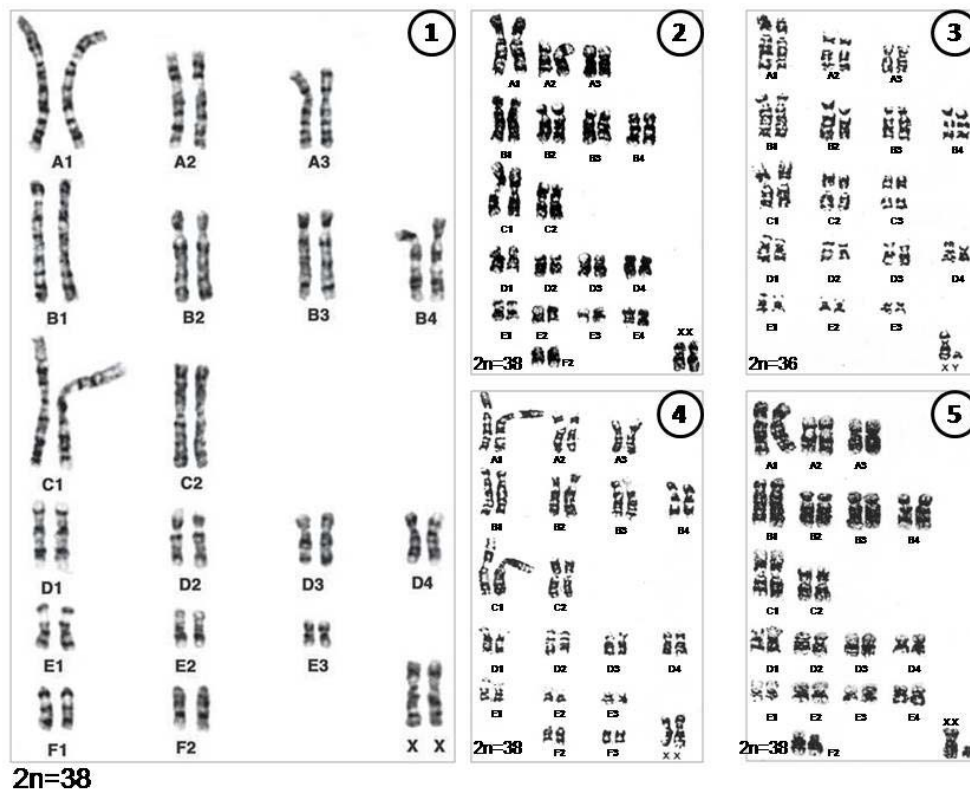
El presente artículo tiene como objetivo presentar una revisión bibliográfica, donde se confrontan las publicaciones realizadas sobre estudios citogenéticos en la familia Felidae, realizando una discusión crítica y argumentativa a fin de brindar una visión general sobre el estado de conocimiento sobre el tema, y de poder tener

puntos de referencia para futuras investigaciones en vista de la importancia que representa la citogenética desde el punto de vista médico y en la protección y conservación de especies que se encuentran en peligro de extinción (Bueno, 2003; Barragán, 2005).

### Características cromosómicas de los felinos

Como se mencionó anteriormente, el cariotipo del gato doméstico es considerado como modelo para la familia Felidae. Este posee un número diploide de 38 ( $2n = 38$ ) y número de brazos cromosómicos o número fundamental de 72 (NF = 72). Presenta cinco pares de cromosomas metacéntricos grandes y tres pares metacéntricos pequeños, ocho submetacéntricos grandes y dos autosomas acrocéntricos pequeños. El cromosoma X es metacéntrico de tamaño

mediano y el Y es un submetacéntrico pequeño. Tal cariotipo es considerado como ancestral ya que 13 de los 19 pares cromosómicos presentes en el gato doméstico se encuentran en las demás especies de felinos (Hsu et al., 1963; Wurster-Hill & Gray, 1975; Collier & O'Brien, 1985; Yang et al., 2000; Nie et al., 2002) (Figura 1). Hasta el momento se ha reportado que los felinos presentan un  $2n$  que varía entre 36 y 38 y un NF que va de 72 a 76, y la estructura de los cromosomas sexuales permanece uniforme (Tabla 2).



1. *Felis catus*. O'Brien et al. (2006).
2. *Acinonyx jubatus*. Wurster-Hill & Centerwall (1982).
3. *Leopardus pajeros*. Wurster-Hill & Gray (1973).
4. *Panthera leo*. Wurster-Hill & Gray (1973).
5. *Prionailurus rubiginosus*. Wurster-Hill & Centerwall (1982).

**Figura 1.** Cariograma comparativo del gato doméstico (*Felis catus*) con otras especies de felinos.

Tabla 2. Semejanzas y diferencias cromosómicas de la familia Felidae.

Género	Características cromosómicas			Bandeo G	Referencia
	2n	NF	Variantes		
<i>Felis</i>	38	72		Idéntico	2; 3; 4; 5; 8; 10; 11; 13; 14; 15
<i>Caracal</i>	38	72	+F <sub>1</sub> F <sub>2</sub>		
<i>Leopardus</i>	36	74	+C <sub>3</sub> -gF	Idéntico	1; 3; 4; 6; 9; 11; 12; 15
<i>Prionailirus</i>	38	74			
<i>Otocolobus</i>	38	74		Idéntico	1; 4; 6; 8; 9; 10; 11
<i>Acinonyx</i>	38	74	+E <sub>4</sub> -F <sub>1</sub> +F <sub>2</sub>		
<i>Puma</i>	38	76*		Único	4
	38	72	+E <sub>4</sub> E <sub>5</sub> -gF *		
<i>Caracal**</i>	38	72			
<i>Lynx</i>	38	72			1; 2; 4; 5; 7; 9; 10;
<i>Pardofelis</i>	38	72	+F <sub>1</sub> F <sub>3</sub>	Idéntico	11; 16
<i>Panthera</i>	38	72			
<i>Neofelis</i>	38	72			

\*: pertenece al *Puma yagouaroundi*.

\*\* : corresponde al *Caracal serval*.

Signo +: presencia de pares cromosómicos que no se encuentran en *F. catus*.

Signo -: ausencia de pares cromosómicos que se encuentran en *F. catus*.

<sup>1</sup> Hsu et al. (1963); <sup>2</sup> Hsu & Rearden, (1965); <sup>3</sup> Hsu & Benirschke (1967); <sup>4</sup> Wurster-Hill & Benirschke (1968);

<sup>5</sup> Hsu & Benirschke (1968); <sup>6</sup> Hsu & Benirschke (1969); <sup>7</sup> Hsu & Benirschke (1970); <sup>8</sup> Hsu & Benirschke (1971); <sup>9</sup> Wurster-Hill & Gray (1975); <sup>10</sup> Robinson (1976); <sup>11</sup> Wurster-Hill & Centerwall (1982); <sup>12</sup> Pieczarka (1984); <sup>13</sup> Berepubo (1985); <sup>14</sup> Nie et al. (2002); <sup>15</sup> Ledesma et al. (2004); <sup>16</sup> Keawmad et al. (2007).

El par E<sub>1</sub> es el marcador cromosómico de la familia Felidae. Este es submetacéntrico de pequeño tamaño con una constricción secundaria (satélite) en el brazo corto (Hsu et al., 1963; Wurster-Hill & Benirschke; 1968; Wurster-Hill & Gray, 1973; Wurster-Hill & Gray, 1975; Wurster-Hill & Centerwall, 1982; Pieczarka, 1984; Collier & O'Brien, 1985; O'Brien et al., 2006). Este marcador fue denominado como el "cromosoma carnívoro" ya que se encuentra en otras familias que integran el orden Carnívora (Tabla 3) (Wurster-Hill & Benirschke; 1968). Otros cromosomas que reafirman la uniformidad cromosómica de esta familia es el par sexual (Figura 2). El cromosoma X es similar en tamaño y forma en toda la familia (Hsu & Rearden, 1965). Del mismo modo, los tres primeros pares cromosómicos del complemento (A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, A<sub>3</sub>) presentan un patrón constante en todas las especies de felinos estudiadas (Ledesma et al., 2004).

El patrón básico de bandeo cromosómico es muy similar entre las diferentes especies de felinos, incluso, algunas especies poseen bandas indistinguibles (Wurster-Hill & Gray, 1973). Esta uniformidad se ve reflejada especialmente en el Grupo B y el cromosoma X cuyo patrón de bandeo es semejante incluso a otras especies de mamíferos (Figura 2) (Wurster-Hill & Gray, 1973; Wurster-Hill & Centerwall, 1982).

La estructura y los patrones de bandeo de los cromosomas sexuales son más uniformes que los cromosomas somáticos entre las diferentes especies. Se encuentra alta semejanza al comparar los cromosomas sexuales de los felinos con otras familias del orden Carnívora (Wurster-Hill & Gray, 1975; Wurster-Hill & Centerwall, 1982; Nie et al., 2002). El par sexual felino posee regiones homólogas con el cromosoma X humano (Figura 3) (Murphy et al., 1999).

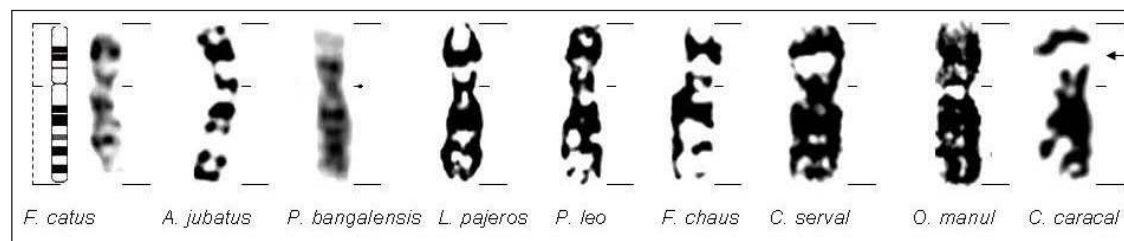
**Tabla 3.** Semejanzas cromosómicas entre la familia Felidae con otras familias del Orden Carnívora.

Especies	Pares Cromosómicos																							
	A1	A2	A3	B1	B2	B3	B4	C1	C2	C3	D1	D2	D3	D4	E1	E2	E3	E4	E5	F1	F2	F3	X	X*
<b>Procionidae</b>																								
<i>B. astutus</i>	*	=	=	=	=	=	*	*			=	=	=	=	*	=	=					=		=
<i>P. lotor</i>	*	=	=	=	=	=	*	*			=	=		=	*	=	=	=					=	=?
<i>Bassaricyon</i> sp.	*				*	*	*	*			=	*			*	*	=					=		=?
<b>Viverridae</b>																								
<i>A. fulgens</i>	*	=	=	*	*			*			=			=	*	=								=
<i>G. tigrina</i>								*			=	=			=	=								=
<i>V. indica</i>		*q	=	=		*	*	*			=	*	=										*p	=
<i>P. linsang</i>	=	=	=	=	=	=	=	=	=	*	=	=							=					=
<i>N. binotata</i>	*	*	=	=	=	=		*			=	*	=	=	=									*
<i>P. hemaphroditus</i>	*		=	=	=	=	=	*	*		=	*	=	=	=	=								=?
<i>P. larvata</i>	*		=	=	=	=	=	*	*		=	*	=	=	=	=								=
<i>A. binturong</i>	*	=	=	=	=	=	=	*	*		=	=	=	=	=	=							=	=?
<i>F. fossa</i>	*	=	=	=	=	=	=	*			=	=	=	=	=	=							=	=?
<i>H. derbyanus</i>	*	=	=	=	=	=	=	*			=	*	=	=	=	=							=	=
<i>G. elegans</i>	*					*		*	*						=	=								=?
<i>A. paludinosus</i>	*	*q	=	=	=	=																	*p	=
<i>Bdeogale</i> sp.	*	*q	=	=	=	*						=	=										*p	=
<i>C. ferrox</i>	*	=	=	=	=	=		*				*	=	=	=	=							=	=
<b>Mustelidae</b>																								
<i>E. barbara</i>	*							*																
<i>G. vittata</i>	*							*																
<i>M. capensis</i>	*							*																
<i>Melogale</i> SP.								*																
<i>M. foina</i>	*	=p	=	=	=	=		*	*		=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	*		=
<b>Hyenidae</b>																								
<i>C. crocuta</i>	*							*																

Clave: = homología cromosómica con los felinos. Espacio en blanco: ausencia de homología cromosómica.  
 \*: modificación cromosómica del homólogo cromosómico. p, q; brazo corto y largo respectivamente del cromosoma.  
 X?: en el macho, sólo fue escogido el cromosoma X por presentar el patrón de bandeo típico del cromosoma X, el cromosoma Y no fue evaluado.  
 X\*: cromosoma X atípico.

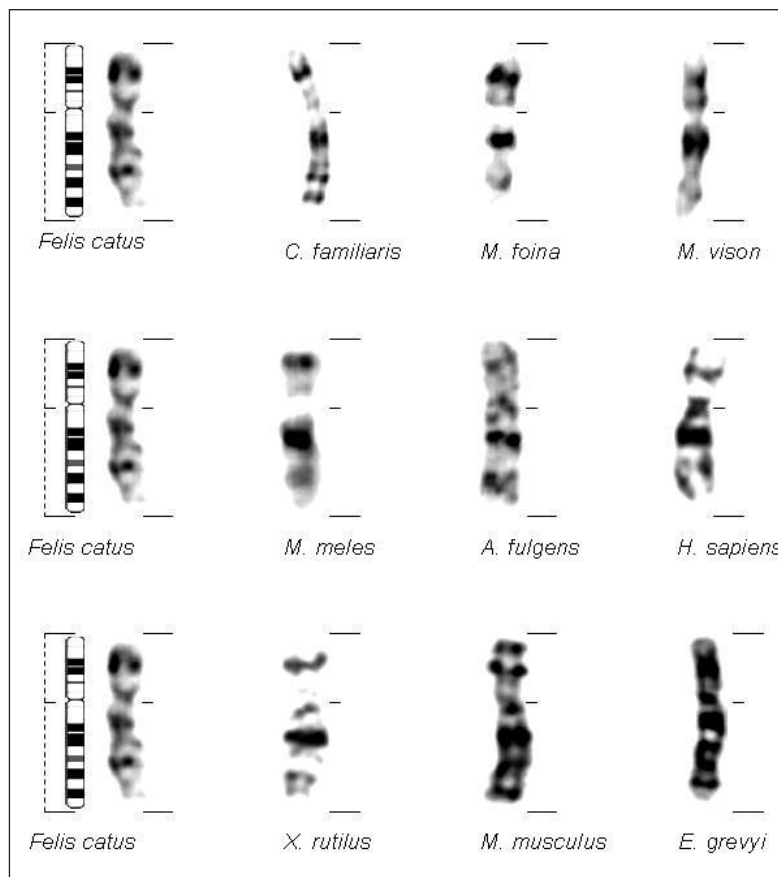
Datos citados de: Wurster y Gray 1975; Wurster y Centerwall, 1982; Nie *et al.*, 2002.

**Figura 2.** Patrón de bandeo cromosómico del cromosoma X de algunas especies de la familia Felidae.



Obsérvese la semejanza en el patrón de bandeo de todas las especies, sin embargo, *C. caracal* posee una gran banda negativa en el brazo corto tal como lo indica la flecha.  
 Imágenes tomadas de Wurster-Hill & Gray (1975), Nash & O'Brien (1982), Wurster-Hill & Centerwall (1982), Nie *et al.* (2002), Keawmad *et al.* (2007).

**Figura 3.** Comparación del patrón de bandeo G del cromosoma X del gato doméstico con el de otras especies no felinas.



Nótese la conservación del patrón de bandeo entre las especies confrontadas. Imágenes tomadas de Pathak & Stock (1974), Yang et al. (2000), Nie et al. (2002), Grahn et al. (2005), Musilova et al. (2007).

### Variantes cromosómicas en la familia Felidae

Las mayores modificaciones cromosómicas encontradas en la familia Felidae las han sufrido los grupos cromosómicos C, E y F. Se observa la presencia de un par adicional en el Grupo C ( $C_3$ ) y la ausencia del Grupo F. Dos pares adicionales en el Grupo E ( $E_4$  y  $E_5$ ) y ausencia del Grupo cromosómico F. Un par adicional en el Grupo cromosómico E ( $E_4$ ) y un sólo par en el Grupo F ( $F_2$ ). Modificaciones internas dentro del Grupo F viéndose integrado en unas especies por los pares cromosómicos  $F_1$  y  $F_2$ , mientras que en otras lo es por los pares  $F_2$  y  $F_3$  (Tabla 2). Así, de esta manera se resalta que casi todas las variantes cromosómicas se han efectuado en los cromosomas acrocéntricos, los cuales integran el

Grupo F. Por lo tanto, se concluye que la existencia de los pares cromosómicos metacéntricos  $C_3$ ,  $E_4$  y  $E_5$  son producto de inversiones pericéntricas y fusiones en tandem, acompañadas en algunos casos de duplicación cromosómica, aunque los patrones del bandeo no apoyan algunas de estas conclusiones, en especial para explicar el origen de los pares  $E_4$  y  $E_5$ . Se advierten cambios estructurales de menor orden en otros grupos cromosómicos. El par sexual es uno de los que presenta menos modificaciones, sin embargo, el tamaño del cromosoma Y puede ir desde pequeño hasta diminuto como en el *Leopardus pardalis*, el cual fue considerado por Hsu et al. (1963) como inerte debido a su mínimo tamaño, siendo uno de los más pequeños observados en mamíferos.

Hace más de 50 años que se inició la investigación citogenética en el gato doméstico, con la posterior ampliación a los demás integrantes de la familia Felidae. Se han dado importantes avances, entre los cuales se encuentra el “refinamiento” de las técnicas de cultivo celular y métodos de muestreo cromosómico, pasando por los avances de tinción diferencial y no diferencial hasta el punto de contar con procedimientos citogenético-moleculares. Gracias a esto, no solo se han aclarado importantes interrogantes sobre la genética de esta familia, sino que se ha llegado a importantes conclusiones respecto al porqué de sus características citogenéticas. Sin embargo, la citogenética en felinos sigue siendo limitada respecto a los estudios realizados en otras familias de mamíferos. Por ejemplo, el bandeo C ha sido incipiente al punto de ser casi nulos los reportes debido a las limitantes técnicas gracias a la mínima cantidad de heterocromatina constitutiva, y también en los bandeos de alta resolución.

Como se afirmó al principio del presente artículo, la citogenética en felinos ha sido una herramienta importante en el área de medicina interna para explicar en parte la patogenia de ciertos procesos mórbidos, pero también reviste importancia ya que arroja datos relevantes para poder desarrollar estrategias de conservación de estas especies, las cuales en su mayoría están en peligro de extinción.

### Bibliografía

- Barragán, K. Citogenética en cérvidos, con énfasis en Venado de cola Blanca (*Odocoileus virginianus*). **Revista de la Asociación de Veterinarios de Vida Silvestre**, v.1, p.3-9, 2005.
- Berepubo, N.A. A cytogenetic study of subfertility in the domestic cat (*Felis catus*). **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, v.27, p.219-223, 1985.
- Bueno, M.L. Importancia de la caracterización genética de especies silvestres en Zoológicos, Unidades de Rescate de fauna y Centros de acopio. **Lyonia**, v.3, n.1, p.45-55, 2003.
- Collier, G.E.; O'Brien, S.J. A Molecular Phylogeny of the Felidae: Immunological distance. **Evolution**, v.39, n.3, p.473-487, 1985.
- Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres -CITES. **Apéndices I, II adaptados por la Conferencia de las Partes y válidos a partir del 11 de junio de 1992**. p.9-10.
- \_\_\_\_\_. **Apéndices I, II, y III, en vigor a partir del 16 de octubre de 2003**. p.9-10.
- \_\_\_\_\_. **Apéndices I, II, y III, en vigor a partir del 23 de junio de 2005**. p.9-10.
- \_\_\_\_\_. **Apéndices I, II, y III, en vigor a partir del 14 de junio de 2006**. p.9-10.
- \_\_\_\_\_. **Apéndices I, II, y III, en vigor a partir del 13 de septiembre de 2007**. p.6-7.
- Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora -CITES. **Appendices I, II, and III, valid from 1 July 2008**. p.6-7.
- Eisenberg, J.F. **The Mammalian Radiations. An Analysis of Trends in Evolution**. In: The University Chicago Press Adaptation, and Behavior, 1981. p.127-128.
- García-Perea, R. The Pampas Cat Group (Genus *Lynchailurus* Severtzov, 1858) (Carnivora: Felidae), a Systematic and Biogeographic Review. **American Museum Novitates**, n.3096, p.35, 1994.
- Grahn, R.A.; Lemesch, B.M.; Millon, L.V. et al. Localizing the X-linked orange colour phenotype using feline resource families. **Animal Genetics**, v.36, p.67-70, 2005.
- Hsu, T.C.; Benirschke, K. An atlas of mammalian chromosomes. **Springer-Verlag**, v.1. p.31-32, 1967.
- Hsu, T.C.; Benirschke, K. An atlas of mammalian chromosomes. **Springer-Verlag**, v.2. p.82-85, 1968.
- Hsu, T.C.; Benirschke, K. An atlas of mammalian chromosomes. **Springer-Verlag**, v.3. p.129-130, 1969.
- Hsu, T.C.; Benirschke, K. An atlas of mammalian chromosomes. **Springer-Verlag**, v.4. p.186-187, 1970.
- Hsu, T.C.; Benirschke, K. An atlas of mammalian chromosomes. **Springer-Verlag**, v.5. p.234-237, 1971.
- Hsu, T.C.; Rearden, H.H.; Luquette, G.F. Karyological studies of nine species of Felidae. **American Naturalist**, v.97, n.895, p.225-234, 1963.
- Hsu, T.C.; Rearden, H.H. Further Karyological Studies

- on Felidae. **Chromosoma (Berl.)**, v.16. p.365-371, 1965.
- Janczewski, D.N.; Modi, W.S.; Stephens, J.C. et al. Molecular Evolution of Mitochondrial 12S RNA and Cytochrome b Sequences in the Pantherine Lineage of Felidae. mtDNA Science Divergente in Cats. **Mol. Biol. Evol.**, University of Chicago, v.12, n.4, p.690-707, 1995.
- Johnson, W.E.; Eizirik, E.; Slattery, J.P. et al. The Late Miocene Radiation of Modern Felidae: A Genetic Assessment. **Science**, v.311, n. 5757, p.73-77, 2006.
- Johnson, W.E.; Slattery, J.P.; Eizirik, E. et al. Disparate phylogeographic patterns of molecular genetic variation in four closely related South American small cat species. **Molecular Ecology**, v.8, p.79-94, 1999.
- Jones, T.C. San Juan conference on karyotypes of Felidae: special report. **Mammalian Chromosomal Newsletters**, v.15, p.121-122, 1965.
- Keawmad, P.; Tanomtong, A.; Khunsook, S.A. Study on Karyotype of the Asian Leopard Cat, *Prionailurus bengalensis* (Carnivora, Felidae) by Conventional Staining, G-banding and High-resolution Technique. **The Japan Mendel Society. Cytologia**, v.72, n.1, p. 101-110, 2007.
- Kleiman, D; Geist, V.; editores. **Cats (Felidae)**. Grzimek's Animal Life Encyclopedia. 2.ed, v.14. Canada: Thomson Gale, 2004. p.369-391.
- Ledesma, M.A.; Ledesma, C.O.; Schiaffino, K. et al. Análisis citogenético de *Panthera onca* (Felidae: Pantherinae) de la Provincia de Misiones, Argentina. **Mastozoología Neotropical**, v.11, n.1, p.85-90, 2004.
- Mayr, B.; Wegscheider, H.; Reifinger, M. et al. Cytogenetic Alterations in Four Feline Soft-Tissue Tumours. **Veterinary Research Communications**, v.22, p.21-29, 1998.
- Murphy, W.J.; Sun, S.; Chen Z.Q. et al. Extensive conservation of sex chromosome organization between cat and human revealed by parallel radiation hybrid mapping. **Genome Research**, v.9, p.1223-1230, 1999.
- Musilova, P.; Kubickova, S.; Zrnova, E. Karyotypic relationships among *Equus grevyi*, *Equus burchelli* and domestic horse using horse chromosome arm specific probes generated by laser microdissection. **Chromosome Res**, v.15, p.107-813, 2007.
- Nash, W.G.; O'Brien, S.J. Genetic mapping in mammals: chromosome map of domestic cat. **Science**, v.216, n.4543, p.257-265, 1982.
- Nie, W.; Wang, J.; Patricia, C.M. et al. The genome phylogeny of domestic cat, red panda and five mustelid species revealed by comparative chromosome painting and G-banding. **Chromosome Research**, v.10, p.209-222, 2002.
- Nilsson, G. **Persecution and Hunting**. In: Animal Welfare Institute (Ed.), 2005. 4p.
- Nowak, R.M.; editor. **Order Carnivora. Felines**. Walker's Mammals of the World. 6.ed, v.1. Baltimore & London: The Johns Hopkins University Press, 1999.
- O'Brien, S.J.; Johnson, W.E. Evolución de los felinos. **Investigación y Ciencia**, p.48-55, 2007.
- O'Brien, S.J.; Menninger, J.C.; Nash, W.G.; editores. **Family Felidae**. Atlas of mammalian chromosomes. New York: John Wiley & Sons, Inc., Publications, 2006. p.511-529.
- Pathak, S.; Stock, A.D. The X-chromosomes of mammals: Karyological homology as revealed by banding techniques. **Genetics**, v.78, p.703-714, 1974.
- Pieczarka, J.C. **Estudo Citogenético em Felinos Sudamericanos**. São Paulo, Brasil: Universidade de São Paulo, Faculdade de Medicina de Ribeirao Preto, 1984. p.38-45, 54, 55.
- Robinson, R. Homologous genetic variation in the Felidae. **Genetica**, v.46, p.1-31, 1976.
- Roma, M.V.; Baruffatti, G.A.; Campagnari, F. et al. Genetic variability of *Herpailurus yagouaroundi*, *Puma concolor* and *Panthera onca* (Mammalia, Felidae) studied using *Felis catus* microsatellites. **Genetics and Molecular Biology**, v.29, n.2, p.290-293, 2006.
- Schmidt-Küntzel, A.; Nelson, G.; David, V.A. et al. A Domestic cat X Chromosome Linkage Map and the Sex-Linked orange Locus: Mapping of *orange*, Multiple Origins and Epistasis Over *nonagouti*. **Genetics**, v.181, p.1415-1425, 2009.
- Vaughan, T.A.; editor. **Carnivores**. Mammalogy. Philadelphia: W.B. Saunders Company, 1972. p.203-206.
- Vaughan, T.A.; editor. **Carnívoros**. Mamíferos. 3.ed. México: Editorial Interamericana - McGraw-Hill, 1988. p.168-174.
- Wozencraft, W.C. **Order Carnivora**. In: Wilson, D.E.; Reeder, D.M. (Eds.). Mammal Species



- of the World. A taxonomic and geographic reference. 3.ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2005. p.532-545.
- Wurster-Hill, D.H.; Benirschke, K. Comparative cytogenetic studies in the Order *Carnivora*. **Chromosoma (Berl.)**, v.24, p.336-382, 1968.
- Wurster-Hill, D.H.; Centerwall, W.R. The interrelationships of chromosome banding patterns in canids, mustelids, hyena, and felids. **Cytogenet. Cell Genet**, v.34, p.178-192, 1982.
- Wurster-Hill, D.H.; Gray, C.W. Giemsa banding patterns in the chromosomes of twelve species of cats (Felidae). **Cytogenet. Cell Genet**, v.12, p.377-397, 1973.
- \_\_\_\_\_. The interrelationships of chromosome banding patterns in procyonids, viverrids, and felids. **Cytogenetic. Cell Genet**, v.5, p.306-331, 1975.
- Yang, F.; Graphodatsky, A.S.; Patricia C.M. et al. Reciprocal chromosome painting illuminates the history of genome evolution of the domestic cat, dog and human. **Chromosome Research**, v.8, p.393-404, 2000.