

ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y CROMOSÓMICA EN ALGUNAS ESPECIES DE ORTÓPTEROS DE ALTA MONTAÑA

C. LÓPEZ-FERNÁNDEZ, J. GOSÁLVEZ, J. de la TORRE & E. MORALES AGACINO

López-Fernández, C., Gosálvez, J., de la Torre, J. & Morales Agacino, E., 1984. Análisis de la distribución geográfica y cromosómica en algunas especies de Ortópteros de alta montaña. *Misc. Zool.*, 8: 93-99.

Analysis of the geographic and chromosomal distribution in some species of Orthoptera from mountain habitats. Some aspects of the chromosome system and the geographic distribution of six species of Iberian grasshoppers (*Gomphocerus sibiricus*, *Arcyptera fusca*, *A. tornosi*, *Podisma pedestris*, *Melanoplus frigidus* y *Chorthippus jucundus*), some of them characterized by a close relationship with mountain habitats, are commented in order to interpret the role that both could have played in the process of specific differentiation. The existence of a connection between the Pyrenees and the Sistema Central and the existence of isolated populations widespread within these areas, afford the means to make general comments about the evolutionary relationship between populations within determined species.

(Rebut: 11-V-83)

C. López-Fernández, J. Gosálvez, J. de la Torre, E. Morales Agacino, Dep. de Genética, Fac. de Ciencias, Univ. Autónoma de Madrid, Madrid, España.

INTRODUCCIÓN

La aparición de una nueva especie puede verse condicionada por un primer paso evolutivo, según el cual, distintas poblaciones de un organismo se ven sometidas a condiciones ambientales distintas. El proceso de adaptación a estas nuevas condiciones suele dar como resultado la acumulación de diferencias genéticas, no transmitidas entre las distintas poblaciones, debido a la carencia de un flujo genético entre las mismas y como consecuencia de este hecho pueden surgir variedades morfológicas y fisiológicas. Por lo tanto, los mecanismos genéticos de aislamiento presentan una importancia extraordinaria en la formación de determinadas especies. A grandes rasgos podríamos decir que el proceso de separación de dos especies se alcanza cuando se consigue un total aislamiento reproductivo entre las poblaciones (DOBZHANSKY, 1937). Este aislamiento suele ir acompañado de una cierta separación física, como el aislamiento etológico, o lo que es mucho más común, el aislamiento geográfico. Pero en cualquier caso, este

proceso nada sencillo, sólo se produce cuando tanto las condiciones ecológicas como la estructura genética de la población resultan especialmente favorables para que ello suceda.

La situación geográfica de la Península Ibérica ofrece unas características tan propias que condicionan en gran parte la ubicación de sus distintas poblaciones. En este sentido habría que decir que la Península Ibérica está sometida a diversas presiones coincidentes de grupos de especies distintas; por una parte, las de influencia etiópica y mediterránea que hacen que se puedan encontrar en ciertas áreas especies tan características como *Brachycrotaphus tryxalicerus*, típica de la sabana africana, o bien las incluidas dentro de los grupos Decticinae, Ephippigerinae y Tetrigidae. Por otra parte la influencia Paleártica introduce, a través de la barrera pirenaica, grupos y especies características de áreas septentrionales como son por ejemplo algunas de las incluidas dentro de los Catantopinos.

En el presente trabajo, se recogen parte de los datos relacionados con la distribución

geográfica y mecanismos citogenéticos que operan sobre poblaciones de distintas especies de ortópteros de la Península Ibérica, a fin de analizar y calibrar el peso que los procesos de diferenciación cromosómica junto con un aislamiento geográfico pueden haber tenido en la formación de nuevas especies. De igual manera, se pretende también hacer hincapié en el papel definitivo que juega la barrera pirenaica como filtro para la colonización de determinadas especies en su proceso de expansión desde áreas europeas más nor-orientales.

POLIMORFISMO Y POLITIPISMO EN POBLACIONES NATURALES

Los primeros autores que alrededor de los años 40-50 estudiaron el proceso de la especiación, se encontraron en muchos casos, ante hechos que mostraban que la diferencia morfológica observada entre las distintas especies no iba acompañada de variación cromosómica; tal es el caso de *Drosophila* estudiado por CARSON et al. en el año 1967. Los diferentes análisis comprendían especies distintas pero con un patrón de bandas idéntico en sus cromosomas politénicos (especies homosecuenciales). Han tenido que pasar varios años para que las nuevas técnicas (fluorescencia, diferentes tipos de bandeo cromosómico, etc.) empleadas en el análisis de ciertos problemas dentro de la citogenética de poblaciones nos den diferencias más precisas que la de la mera morfología cromosómica. De esta forma, en las especies de *Drosophila* estudiadas por CARSON et al. (1967) se observan diferencias en cuanto a la distribución de ADN satélite, en sus segmentos heterocromáticos o en el contenido de heterocromatina que no puede ser fácilmente analizada en los cromosomas politénicos (JOHN, 1981). De hecho, WARD & HEED (1970) mostraron que dos especies mejicanas de *Drosophila* consideradas como homosecuenciales actualmente diferían en sus segmentos heterocromáticos.

En la actualidad podemos detectar diferencias no sólo entre distintas especies sino también entre los individuos que componen una población. De esta forma, es posible conocer las variaciones que existen para un carácter determinado del complemento cromosómico de un individuo (bloques de heterocromatina, cromosomas B, translocaciones, inversiones, fusiones, etc.) y que podría constituir un carácter polimórfico dentro de una determinada población. Según JOHN (1981) la variación cromosómica existente entre las poblaciones puede mostrarse bajo tres formas distintas:

1. Entre los distintos individuos que componen una población; hecho que originaría un polimorfismo.
2. Entre las diferentes poblaciones de una misma especie estableciéndose razas cromosómicas para originar un politipismo.
3. Entre especies relacionadas pero que difieren entre ellas por cambios fijados en su estructura cromosómica.

Un ejemplo típico de polimorfismo cromosómico, para bloques de heterocromatina, ocurre en el pargomórfido *Atractomorpha similis* (JOHN, 1981) donde existe una gran variabilidad en el patrón de bandas entre y dentro de las diferentes poblaciones.

Por otra parte un claro ejemplo de politipismo es el caso de *Cryptobothrus chrysochrous* ($2n = 23\delta$) (JOHN & KING, 1977) donde la presencia de diferentes polimorfismos entre dos poblaciones es capaz de determinar dos razas desde el punto de vista cromosómico.

En este caso se ha tenido la oportunidad de estudiar algunas especies de ortópteros que presentan polimorfismos para bloques de heterocromatina (ligados a ciertos autosomas) o para cromosomas accesorios (cromatina libre). Los resultados del análisis cromosómico, así como su distribución geográfica, quedan parcialmente recogidos en la Tabla 1. Los detalles más notables para cada uno de los sistemas se han dado ya a conocer en artículos anteriores (ver referencias Tabla 1).

Todas las especies estudiadas se han caracterizado por presentar cierta tasa de

Tabla 1. Distribución geográfica y relación de polimorfismos encontrados en distintas poblaciones. B_s, cromosomas B de pequeño tamaño. B_m cromosomas B de tamaño mediano. M y S, con subíndices, indica número de orden de la pareja cromosómica.

Geographical distribution and polymorphisms found in different populations. B_s, chromosomes B of small size. B_m chromosomes B of medium size. M and S, indicate number of order in the chromosomic pair.

Especie	2n ♂	Distribución Geográfica	Polimorfismo		Referencia
			Cromosomas B	Bloques heteroch.	
<i>Podisma pedestris</i>	23	Pirineos	B _s , B _m	—	GOSÁLVEZ et al., (1980a)
<i>P. ignatii carpetana</i>	23	Sist. Central Sist. Ibérico	B _m	—	GOSÁLVEZ et al., (1980a)
<i>Melanoplus frigidus</i>	23	Pirineos	B _m	—	GOSÁLVEZ et al., (1980a)
<i>Arcyptera fusca</i>	23	Pirineos	B _s	M ₅ , M ₆ , S ₁₁	GOSÁLVEZ et al., (1980a) GOSÁLVEZ et al., (1981)
<i>A. tornosi</i>	23	Sist. Central Sist. Ibérico	—	M ₆ , S ₁₀ , S ₁₁	GOSÁLVEZ et al., (1981)
<i>Gomphocerus sibiricus</i>	17	Pirineos	B _s , B _m	M ₇ , S ₈	GOSÁLVEZ et al., (1980)
<i>Chorthippus jucundus</i>	17	Península Ibérica	—	Varios	GOSÁLVEZ et al., (1981) GARCÍA DE LA VEGA et al., (1982)

polimorfismo para algunos marcadores cromosómicos no habiéndose podido establecer politipismos, incluso, entre las poblaciones de individuos consideradas actualmente como especies o subespecies distintas.

El caso de *Arcyptera* es bastante singular, ya que, el endemismo *A. tornosi* (del Sistema Central) si bien está diferenciado cromosómicamente de *A. fusca* (de los Pirineos), mantiene ciertas características cromosómicas comunes (GOSÁLVEZ et al., 1981), lo que nos inclina a pensar en la existencia de una relación ancestral entre ambas especies.

El caso de *Chorthippus jucundus*, taxón que se mantiene como tal en toda la Península Ibérica, ofrece diferencias cromosómicas entre sus distintas poblaciones. La clara delimitación de estas diferencias, posiblemente, nos permita en un futuro establecer ciertos politipismos relacionados con distribuciones geográficas determinadas.

POLIMORFISMO Y ESPECIACIÓN

Es punto interesante delimitar de qué forma puede contribuir la presencia de los polimorfismos en la formación de nuevas especies y por qué en unos casos han aparecido y en otros no.

En este caso no existe una evidencia clara de que un polimorfismo determinado haya dado origen a la aparición de dos especies, si bien dentro de las poblaciones de una misma especie sí pueden encontrarse variaciones a ese nivel. Por otra parte los polimorfismos no parecen introducir cambio alguno en los individuos de una población, aunque en ortópteros se conocen casos donde la presencia de polimorfismos para bloques de heterocromatina y cromosomas accesorios, produce efectos sobre la longitud de la tibia y del fémur y sobre el número de folículos que componen la gónada (NUR, 1969). Este

último carácter sí parece verse afectado en ciertos individuos de *Arcyptera fusca* cuando presentan cromosomas accesorios. Tanto es así, que se pudo comprobar que los individuos con ese tipo de cromosomas presentan, por lo general, un número menor de folículos en la gónada que los individuos con un complemento cromosómico normal. Exceptuando algunos casos la presencia de estos caracteres polimórficos no causa, generalmente, efectos fenotípicos ni genotípicos drásticos. Sin embargo, en algunos casos, sí puede afectar al curso de la meiosis. Ciertos cambios cromosómicos llegan a alterar el "crossing-over", pudiendo citar como ejemplos las inversiones (WHITE & MORLEY, 1955; LUCCHESI & SUZUKI, 1968), las fusiones (HEWITT & JOHN, 1972; JOHN & FREEMAN, 1975), los cromosomas B y los segmentos supernumerarios (JOHN, 1973); todos ellos pueden afectar al nivel de recombinación y como consecuencia a la variabilidad dentro o entre las poblaciones.

De las especies que hemos estudiado, únicamente, en *Melanoplus frigidus*, la presencia de un polimorfismo altera su nivel de recombinación. En este caso, un cromosoma accesorio presente en el 40-50% del total de individuos, aumenta ligeramente la frecuencia media de quiasmas (GOSÁLVEZ et al., 1980a). En las otras especies, no parece existir una relación directa entre la presencia de polimorfismos y la alteración de la tasa de recombinación aún cuando sí se vea afectado su proceso meiótico. Concretamente, en *Arcyptera fusca*, la presencia de cromosomas influye sobre el proceso meiótico de los individuos dando como resultado la producción de espermátidas anormales (en número de centriolos adjuntos y tamaño de la espermátida) más elevada que en los individuos que no tienen este tipo de cromosomas (LÓPEZ-FERNÁNDEZ & GOSÁLVEZ, 1982). En los cromosomas accesorios de los ortópteros, este aumento de tamaño y de número de centriolos adjuntos de las espermátidas, está directamente relacionado con núcleos de restitución. Según ROTHFELS & PROCUNIER (1975), los cromosomas acce-

sorios, en ocasiones, fallan su integración en los polos y quedan retrasados produciendo errores en la citocinesis y originando, como consecuencia, células con diferente nivel de ploidía que darán finalmente espermátidas anormales.

Aunque la presencia de un carácter polimórfico no tiene un efecto drástico sobre el individuo (fenotipo o genotipo) y no debe ser por tanto el elemento decisivo a corto plazo de un proceso de separación de especies, existen casos, donde la aparición de un polimorfismo puede restringir el flujo genético entre poblaciones y jugar pues un papel en la aparición de nuevas especies. Tal es el caso del vegetal del género *Clarkia* (JOHN, 1976) en el que los polimorfismos para una translocación parecen conducir al rápido desarrollo de las barreras genéticas. Conviene tener presente que, aunque la aparición de un polimorfismo no conduce necesariamente a la aparición de nuevas especies, sí puede contribuir de alguna forma a que éstas se produzcan. Por otro lado, el hecho de que dos especies se distingan por sus diferencias cromosómicas, no significa que éstas sean las responsables de la especiación, ya que según JOHN (1981), muchos de los cambios cromosómicos fijados no pueden jugar un papel como agentes de aislamiento simplemente porque no reducen su fertilidad en estado heterocigoto. Sin embargo, existe un ejemplo típico de especiación cromosómica correspondiente al género *Vandiemena* (WHITE, 1978), en el que sus diferentes especies corresponden a cariotipos distintos originados por reordenaciones cromosómicas a partir de un cariotipo común. Para algunos autores (DAVIDSON & BRITTEN, 1979) estas mutaciones cromosómicas pueden reordenar bloques de heterocromatina variando de esta forma su tamaño y composición, originando como resultado, nuevos patrones de regulación y expresión y contribuyendo así de alguna forma al proceso de especiación.

En la actualidad se tiende a buscar respuestas a los problemas evolutivos en términos moleculares, concretamente en términos

de ADN satélite. Existe una teoría, hoy día cuestionada, por la que se piensa que el ADN satélite facilita la evolución de nuevos cariotipos, desempeñando de esa forma alguna función esencial en el mecanismo de la especiación. Esto no es más que una versión actualizada de la teoría que se mantuvo durante cierto tiempo sobre la heterocromatina, argumento que sólo fué atractivo cuando la eucromatina era considerada como un componente indispensable del genoma mientras que no lo era así la heterocromatina. Sin embargo se sabe ahora que una gran proporción de ADN único de los eucariontes parece mostrarse inactivo desde el punto de vista de la transcripción no difiriendo en ese sentido del ADN repetitivo (JOHN, 1981). Por otra parte HILLIKER (1976), identifica a algunos mutantes de *Drosophila melanogaster* con conocida actividad en sus segmentos heterocromáticos.

Los autores que más a favor están de una relación entre ADN satélite y cambios cariotípicos son HATCH et al. (1976) y HATCH & MAZRIMS (1977), quienes, a partir de un estudio sobre el género *Dipodomys*, llegan a la conclusión de que el contenido de ADN satélite está relacionado con la predominancia de los cromosomas con dos brazos (el alto contenido en ADN satélite promueve la formación de los cromosomas meta o submetacéntricos). En este sentido y aunque no se ha podido comprobar esa estrecha correlación que proponen HATCH et al. (1976) entre el contenido de ADN satélite y los cromosomas con dos brazos, la evolución de los acrididos lleva consigo la disminución del número cromosómico a favor de un aumento de cromosomas con dos brazos y mantenimiento del número total de brazos.

En este caso los taxones con 23 cromosomas (δ) y con centrómero terminal están menos evolucionados que aquellos que presentan 17 cromosomas (δ), tres de los cuales son metacéntricos, cumpliéndose así el conservadurismo de los 23 brazos primitivos. El que sea ADN satélite el causante de este cambio cariotípico, en este caso, no es fácil detectarlo. Puede originarse por otras vías,

tales como fusiones, inversiones pericéntricas o crecimiento de brazos adicionales de heterocromatina aunque en el caso de roedores del género *Dipodomys* (HATCH et al., 1976; HATCH & MAZRIMS, 1977) parece ser que el ADN satélite sí facilita las inversiones pericéntricas.

AISLAMIENTO GEOGRÁFICO Y APARICIÓN DE NUEVAS ESPECIES EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Hasta ahora se ha visto que tanto los polimorfismos como los cambios cromosómicos, salvo algunas excepciones, no son una condición "sine qua non" para que se produzca una nueva especie. El proceso de especiación es mucho más complicado que el de la mera aparición de un polimorfismo o un cambio cromosómico, siendo un factor decisivo del que no se ha hablado, el entorno ecológico y el aislamiento geográfico de las distintas poblaciones de una misma especie. La necesidad de ocupar un hábitat restringido, con unas condiciones de vegetación y temperatura apropiadas para su desarrollo, constituye la base del aislamiento de las especies. Ocurre esto con *Gomphocerus sibiricus*, *Arcyptera fusca*, *Podisma pedestris* y *Melanoplus frigidus*, especies todas ellas que precisan pasar por unas condiciones de diapausa y desarrollo frío como el que corresponde a aquellas cuyo origen se encuentra en las gélidas estepas siberianas. Está bien claro que necesitan una vegetación lo más semejante posible a aquellas de las regiones de origen, aunque existen casos en los que las especies se adaptan a los terrenos colonizados si bien en ocasiones requieren que su dieta alimenticia sea mucho más estricta. *Melanoplus frigidus* es un claro ejemplo de esta situación, dado que al ir ligada a unas condiciones muy marcadas de temperatura, humedad y altitud queda limitada su ubicación por el entorno circundante. Está este taxón íntimamente asociado a la tundra y zonas de alta montaña con vegetaciones similares en Asia y Europa y por ello vemos

cómo en los Pirineos se encuentra circunscrito a una zona oriental donde se muestran condiciones semejantes a las de la tundra euroasiática en las que aún viven (GOSÁLVEZ et al., 1980b).

Se puede pensar que existen especies que requieren un entorno más específico, y que serían aquellas que, en un momento determinado y ante cambios en dicho entorno, especien con más facilidad, razón, por la que *Podisma pedestris* y *Arcyptera fusca*, originan nuevas especies en zonas geográficas diferentes a las de los Pirineos, cosa que no hacen otras especies tales como *Chorthippus jucundus*.

Un hecho interesante sería el de conocer cómo *Arcyptera fusca* y *Podisma pedestris* originaron nuevas especies en la Península. El origen y centro de dispersión de ambas especies se encuentra en la actual zona siberiana produciéndose, desde allí durante el Terciario su expansión por otras zonas europeas (en etapas anteriores Europa se encontraba prácticamente invadida por el mar). Con las sucesivas glaciaciones ambas especies avanzan y conquistan nuevos territorios hasta llegar a los Pirineos. Según LA GRECCA & MESSINA (1979) es el grupo de los *Podismini*, en el que están incluidos *P. pedestris* y *Melanoplus frigidus*, el que ha colonizado zonas de montaña de Europa a partir del Plioceno. Para estos autores, la invasión por este grupo se produjo en dos etapas, una durante el Plioceno (final del Terciario) y otra en el Pleistoceno (principio del Cuaternario), etapa la última en la que es muy probable que especies como *P. pedestris*, *M. frigidus* y *A. fusca* alcanzaran la Península Ibérica. El avance de especies durante las glaciaciones se apoya, lógicamente, en una expansión de la vegetación siberiana y así la tundra durante las etapas glaciares invade también una gran parte de Europa. Este mecanismo de expansión es el que utilizan las especies para ocupar otras zonas de la Península y de esa forma los polimorfismos existentes en las poblaciones pirenaicas avanzan y ocupan nuevos territorios llegando hasta el mismo Sistema Central. Con la retirada de

los hielos, es decir en las etapas interglaciares, las poblaciones se fraccionaron y sus individuos tuvieron que alcanzar zonas montañosas más elevadas (1500-3000 m) donde encontrarían las condiciones semejantes a las de su hábitat anterior produciéndose de esta forma el aislamiento geográfico de tales poblaciones. Como consecuencia de ello y debido a la existencia de un cierto nivel de polimorfismo las especies comunes pudieron divergir genéticamente. Esta divergencia, según propone WHITE (1969), se aceleraría si los dos hábitats son distintos y requieren adaptaciones diferentes. De esta forma las poblaciones de *A. fusca* y *P. pedestris* que, durante la etapa glacial alcanzarían el centro de la Península al separarse, pudieron dar origen a los dos endemismos del Sistema Central, *P. ignatii carpetana* y *A. tornosi*.

Un proceso similar debió afectar a las poblaciones de *Gomphocerus sibiricus*, pero en este caso, ni la diferenciación morfológica ni la cromosómica han permitido su separación en especies distintas.

La presencia de *Melanoplus frigidus* en zonas muy restringidas de los Pirineos está evidentemente marcada por la misma cadena montañosa ya que sus poblaciones no fueron capaces de adentrarse y colonizar nuevas áreas, cosa que por el contrario sí sucedió con especies como *Podisma pedestris* o *Gomphocerus sibiricus*.

RESUMEN

En el presente trabajo se presentan y analizan algunos datos sobre la distribución geográfica y cromosómica de algunas especies de ortópteros (*Gomphocerus sibiricus*, *Arcyptera fusca*, *A. tornosi*, *Podisma pedestris*, *Melanoplus frigidus* y *Chorthippus jucundus*) con una localización preferente en zonas de montaña (Pirineos y Sistema Central) con objeto de evaluar el papel que pueden haber jugado estos factores en la diferenciación inter e intraespecífica. Si bien el grado de polimorfismo cromosómico dentro de las distintas poblaciones de cada una de las especies analizadas resulta ser bastante acentuado, no existe una evidencia clara por medio de la cual se pueda relacionar la presencia de una nueva especie con la adaptación

de un determinado cambio cromosómico. De igual manera, se considera el papel que los fenómenos de aislamiento geográfico, pueden haber jugado en la separación actual de las poblaciones en las áreas pirenaicas y del Sistema Central, como una consecuencia directa de las glaciaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- CARSON, H.L., CLAYTON, F.E. & STALKER, H.D., 1967. Karyotype stability and speciation in Hawaiian *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 57: 1280-1285.
- DAVIDSON, E.H. & BRITTEN, R.J., 1979. Regulation of gene expression: possible role of repetitive sequences. *Science*, 204: 1052-1059.
- DOBZHANSKY, TH., 1937. Genetic nature of species differences. *Am. Nat.*, 71: 404-420.
- GARCÍA DE LA VEGA, C., LÓPEZ-FERNÁNDEZ, C., GOSÁLVEZ, J. & RUFAS, J.S., 1982. Cytogenetic studies on *Chorthippus jucundus* (Fisch) (Orthoptera). II. Heterochromatin variation and NOR localization. *Cytobios*, 34: 7-14.
- GOSÁLVEZ, J., LÓPEZ-FERNÁNDEZ, C. & MORALES AGACINO, E., 1980a. Sistema de cromosomas accesorios en poblaciones naturales de acrididos de la Península Ibérica. *Anais da Faculdade de Ciencias do Porto LXII*: 111-125.
- 1980b. Algunas consideraciones sobre el papel que como organismo indicador del estado de ciertos prados de alta montaña juega el *Melanoplus frigidus strandi* (Fruhst) (Orthoptera). Acridido nuevo para la fauna ibérica. *Misc. Zool.*, 6: 41-44.
- 1981. The chromosome system in three species of the genus *Arcyptera* (Orthoptera: Acrididae). I. Heterochromatin variation, DNA content and NOR activity. *Acrida*, 10: 191-203.
- HATCH, F.T., BODNER, A.J., MAZRIMS, J.A. & MOORE, D.H., 1976. Satellite DNA and cytogenetic evolution. DNA quantity, satellite DNA and karyotypic variation in kangaroo rats (genus *Dipodomys*). *Chromosoma*, 58: 155-168.
- HATCH, F.T. & MAZRIMS, J.A., 1977. Satellite DNA and cytogenetic evolution. Molecular aspects and implications for man. In: *Human Molecular Cytogenetics*: 395-414 (R.W. Sparkes, D.E. Comings & C.F. Fox, Eds.) Academic Press. New York.
- HEWITT, G.M. & JOHN, B., 1972. Inter-population sex chromosome polymorphism in the grasshopper *Podisma pedestris*. II. Population parameters. *Chromosoma*, 37: 23-42.
- HILLIKER, A.J., 1976. Genetic analysis of the centromeric heterochromatin of chromosome 2 of *Drosophila melanogaster*: deficiency mapping of EMS-induced lethal complementation groups. *Genetics*, 83: 765-782.
- JOHN, B., 1973. The cytogenetic systems of grasshoppers and locusts. II. The origin and evolution of supernumerary segments. *Chromosoma*, 44: 123-146.
- 1976. *Population Cytogenetics*. Edward Arnold Publishers. The Camelot Press Ltd. Southampton.
- 1981. *Evolution and speciation* (W.R. Atchley & D.S. Woodruff, Eds.) Cambridge University Press.
- JOHN, B. & FREEMAN, M., 1975. Causes and consequences of Robertsonian exchange. *Chromosoma*, 52: 123-136.
- JOHN, B. & KING, M., 1977. Heterochromatin variation in *Cryptobothrus crysophorus*. I. Chromosome differentiation in natural populations. *Chromosoma*, 64: 219-239.
- LA GRECCA, M. & MESSINA, A., 1979. Origine et evolution des orthopteres des hautes montagnes de Grece. *Acrida*, 8: 227-240.
- LÓPEZ-FERNÁNDEZ, C. & GOSÁLVEZ, J., 1982. Detection of abnormal spermatid nuclei in orthoptera by silver staining. *Cytobios*, 34: 71-74.
- LUCCHESI, J.C. & SUZUKI, D.T., 1968. The interchromosomal control of recombination. *Ann. Rev. Genet.*, 2: 53-86.
- NUR, U., 1969. Meiotic instability leading to an accumulation of B-chromosomes in grasshoppers. *Chromosoma*, 27: 1-19.
- ROTHFELS, K.H. & PROCUNIER, B., 1975. The B-chromosome of *Neopodismopsis abdominalis* (Orthoptera: Acrididae). *Chromosoma*, 52: 137-148.
- WARD, B.L. & HEED, W.B., 1970. Chromosome phylogeny of *Drosophila pachea* and related species. *J. Hered.*, 61: 248-258.
- WHITE, M.J.D., 1969. Chromosomal rearrangement and speciation. *Ann. Rev. Genet.*, 3: 75-98.
- 1978. *Modes of Speciation*. W.H. Freeman & Co. San Francisco.
- WHITE, M.J.D. & MORLEY, F., 1955. Effects of pericentric rearrangements on recombination in grasshoppers chromosomes. *Genetics*, 40: 604-619.