

REVISION BIBLIOGRAFIA

REORDENAMIENTOS CROMOSOMICOS Y ESPECIACION ANIMAL

PARTE II

Por: Mauricio Camargo (1)

B. Ejemplos.

2. El Género *Spalax*.

En Israel habitan cuatro razas cromosómicas del roedor fosorial *Spalax ehrenbergi* las cuales se encuentran distribuidas clinal y parapátricamente en dicho territorio. A continuación se enumeran algunas de las evidencias experimentales y características observadas en dichos organismos las cuales sugieren que estas cuatro especies "hermanas" ("sibling") parecen encontrarse en estadíos finales de especiación.

a. Las cuatro razas cromosómicas tienen un número diploide ($2n$) de cromosomas de 52, 54, 58 y 60 respectivamente, y se encuentran distribuidas parapátricamente con una amplitud promedio en las zonas de contacto (hibridización) de 2.8 km entre $2n = 58$ y $2n = 60$, de 0.5 km entre $2n = 54$ y $2n = 58$, y de 0.32 km entre $2n = 52$ y $2n = 58$ (fig.3.)

b. Desde el punto de vista genético, los cuatro tipos parecen estar estrechamente relacionados, según evidencias tanto electroforéticas como inmunológicas. Por ejemplo, en promedio sólo se encontró un 40% de diferencias electroforéticas en 25 proteínas (genes) investigadas (Nevo & Shaw, 1972). No se encontró un alelo en particular que sirva para caracterizar cada una de las cuatro razas, y sólo el locus de la transferrina podría ser diagnóstico en la raza $2n = 54$. La distancia inmunológica entre los cuatro cariotipos también es muy pequeña (0.5 unidades inmunol de precipitación) lo cual también sugiere gran similitud genética (Nevo & Sarich, 1973).

c. La actual distribución geográfica de las cuatro formas, en términos generales coincide con cuatro regiones biogeográficas caracterizadas por diferentes grados de aridez:

RAZA	HABITA	CLIMA
$2n = 52$	Montaña del Norte de Galilea	Húmedo — Subhúmedo
$2n = 54$	Monte Hermon y región del Golán	Húmedo — Subhúmedo pero de inferior temperatura anual promedio.
$2n = 58$	Baja Galilea y región central de Israel	Subhúmedo — Semiárido
$2n = 60$	Samaria y Judea	Semi-árido (*)

* Este tipo de roedores no penetran al verdadero desierto.

Se ha observado, además, una disminución norte-sur en la tasa metabólica basal (T M B) en estos roedores, lo cual sugiere que estas cuatro razas o "especies incipientes" podrían representar diferentes formas adaptativas a ambientes gradualmente más áridos (Nevo & Shkolnik, 1974).

d. Estudios de comportamiento en patrones de agresividad sugieren que la agresión inter-específica sirve para reforzar tanto la identidad de la especie como la distribución parapátrica entre "especies incipientes" (Nevo, 1969; Nevo et al, 1975).

(1) Profesor, Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.

* Continuación de la Parte I, Vol. 10, No.37, Julio/Septiembre, 1981.

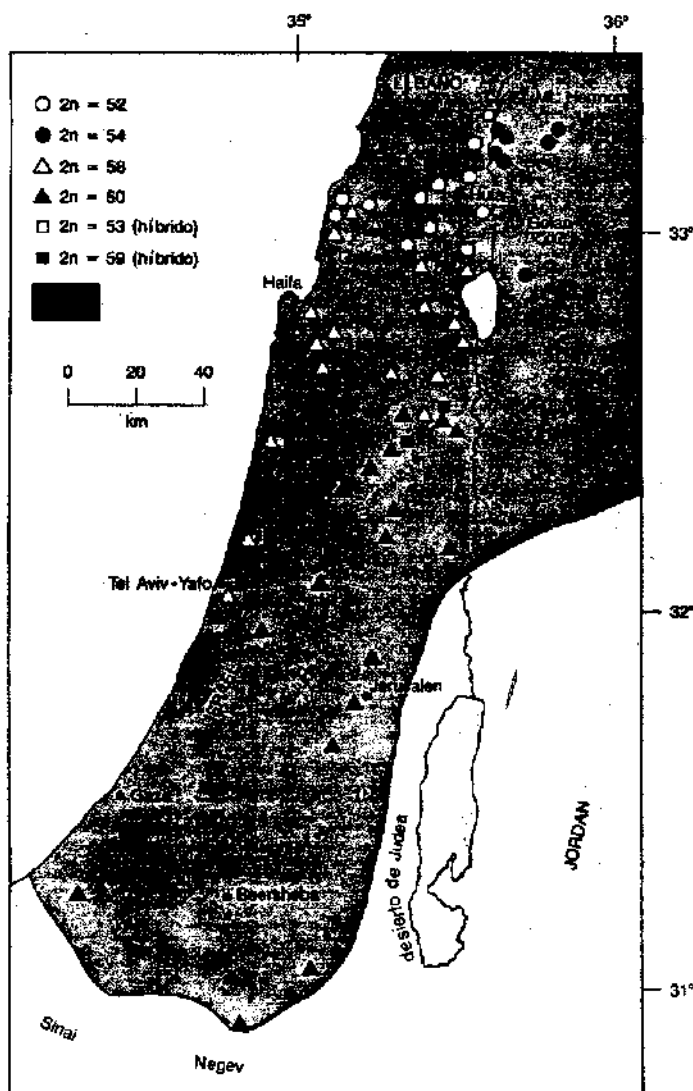


Fig. 3. Distribución de las razas cromosómicas de *Spalax ehrenbergi* en el territorio de Israel. La zona sombreada indica el rango de distribución de todo el grupo taxonómico. (Nevo, Naftali & Guttman, 1975). (Tomado de White, 1978).

Por ejemplo, (1) la agresividad es más acentuada entre formas o razas contiguas ($2n=58-60$ y $2n=52-58$) que entre razas geográficamente distantes o no contiguas ($2n:52-60$); (2) los patrones de agresividad son mayores en encuentros heterogaméticos que en los homogaméticos. Tanto (1) como (2) sugieren que las señales de reconocimiento entre especies en las diferentes "razas" cromosómicas de *Spalax ehrenbergi*, han evolucionado para permitir la identificación de las diferentes formas entre sí. Los apareamientos selectivos y los patrones interespecíficos de agresividad probablemente reducen las posibilidades de hibridización entre formas contiguas.

Resumiendo, el proceso de especiación en este pequeño grupo de animales parece todavía incompleto debido a que

comparten un "pool" genético similar, poseen pequeñas diferencias ecológicas y un sistema incompleto de incompatibilidad cromosómica. Se ha especulado que los patrones de agresividad podrían complementar la selección de parejas como mecanismo (etológico) de aislamiento pre-copulatorio (Nevo, 1969). Los ambientes subterráneos tan especializados en que viven estos organismos podrían explicar la gran similitud morfológica entre estas cuatro especies "incipientes". Pero en general, la distribución ecogeográfica de este grupo apoyan la hipótesis de que las diferentes razas cromosómicas representan diferencias genéticas adaptativas.

3. Ejemplos Adicionales.

Recientemente Spirito et al. (1980) llevó a cabo un análisis citogenético en los organismos de la zona híbrida entre dos poblaciones de *Mus musculus* L.: la supuesta población "normal", $2n=40$ (todos cromosomas acrocéntricos), y la denominada población "CD", $2n=22$, 18 de los cuales son metacéntricos derivados de fusiones centroméricas que han alcanzado completa homocigosis.

El análisis citológico mostró que la zona híbrida estaba compuesta por poblaciones locales dispuestas en forma de un gradiente con respecto al número de cromosomas metacéntricos y a la frecuencia de heterocigotes. Los resultados de este grupo de investigadores mostraron, además, ausencia de mecanismos pre-copulatorios, de aislamiento y una intensa dinámica de intercambio genético en las zonas híbridas. No fue posible definir el valor adaptativo particular de cada una de estas fusiones cromosómicas (sin embargo se considera poco probable que un tipo específico de metacéntrico posea valor selectivo diferencial, lo cual está sustentado por la ausencia de introgresión).

Estos resultados están de acuerdo con la hipótesis de que estas dos poblaciones se encuentran en una etapa temprana del proceso cladogenético.

El proceso de fijación y acumulación de fusiones centroméricas probablemente sea la primera etapa, determinada a su vez por (a) esterilidad parcial de los heterocigotes y (b) deriva genética (dada por el tamaño reducido de las poblaciones y aislamiento parcial); estos factores podrían contribuir a la fijación del nuevo reordenamiento cromosómico en la población, a pesar de la desventaja selectiva de los heterocigotes.

Aparentemente, muchos otros ejemplos se ajustan al modelo estasipátrico, a pesar de que algunos de ellos originalmente no fueron interpretados en términos de este modelo por sus respectivos investigadores. Algunos de estos casos han sido resumidos por (White 1969, 1978).

C. Críticas (Modelo Estasipátrico)

La existencia de una distribución parapátrica de "razas cromosómicas" de una especie o de un grupo de las denominadas "semi-especies", es un hecho comprobado.

Sin embargo, la mayoría de las hipótesis no explican satisfactoriamente el punto más frágil del modelo parapátrico, o sea, el dilema de las zonas híbridas o en otras palabras, el origen o bases genéticas del reducido "valor adaptativo" de los híbridos producidos entre grupos taxonómicamente muy afines.

Cuando White et al. (1967) lanzaron la hipótesis del modelo estasiopátrico de especiación, ésta se diseñó específicamente para explicar las zonas de hibridación extremadamente angostas encontradas entre "razas" cromosómicamente diferentes y de bajísima movilidad o desplazamiento. Sin embargo, estos autores se apoyaron en ciertas suposiciones, algunas de las cuales han sido criticadas, particularmente por Shaw, Wilkinson, y Moran (1979, 1980).

Algunas de estas suposiciones son: (1) baja fertilidad de los heterocigotes, como el mecanismo primario de aislamiento reproductivo en las zonas híbridas; (2) producción de homocigóticos singulares a partir de heterocigóticos y (3) mayor "valor adaptativo" en los nuevos homocigotes portadores del nuevo reordenamiento cromosómico (RC).

Shaw & Wilkinson (1980) recientemente buscaron pruebas experimentales acerca de estas suposiciones, particularmen-

te en lo referente el papel que los RC pueden tener en el mantenimiento de la zona híbrida. Estudiaron el saltamontes acridino *Caledia captiva* el cual agrupa un complejo de especies conformado por cuatro taxa las cuales es bien sabido poseen diferentes grados de divergencia evolutiva, tanto en su constitución cromosómica como en sus niveles intertaxonómicos de aislamiento reproductivo. Dos de estos taxa (llamados Torresian y Moreton) se diferencian entre sí por una serie de RC pericéntricos los cuales transforman cromosomas acro o telocéntricos en metacéntricos, e involucran a un mínimo de 7 de los 12 cromosomas del complemento diploide $2n = 22 + XX/XO$. Estos dos grupos taxonómicos forman una zona de hibridación muy estrecha en el sur-este de Queensland (Australia) en donde se han encontrado además una amplia gama de formas cromosómicas recombinantes (Moran & Shaw, 1977; Moran, 1979).

Detallados estudios de hibridación en el laboratorio entre estos dos grupos Torresian y Moreton han demostrado claramente que la progenie F_1 es completamente viable y fértil (Shaw & Wilkinson, 1980). Sin embargo, la generación F_2 es completamente no-viable y cualquier retrocruce entre individuos F_1 cualquiera de sus padres resulta en un 50-100% de mortalidad embrionaria. (Los resultados se resumen en las figuras 4 y 5, y en la tabla 1).

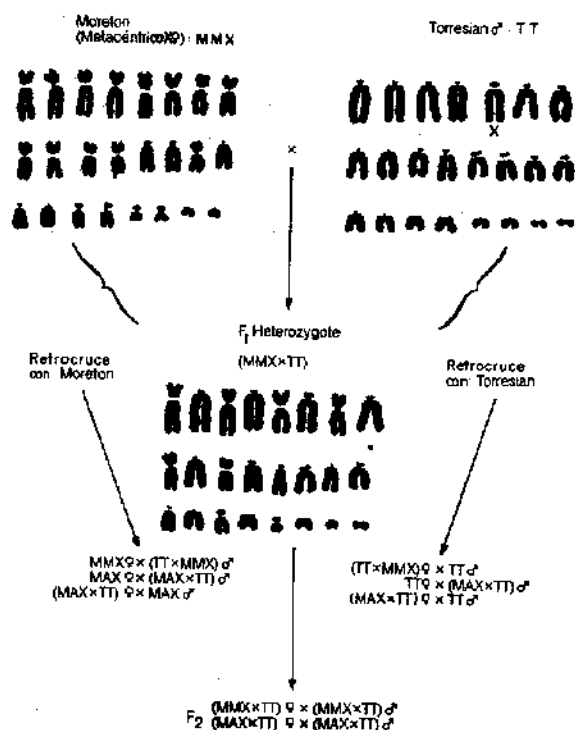


Fig. 4. Sistema de cruces utilizados para producir generaciones F_1 , F_2 y retrocruces entre Moreton y Torresian. La "raza" Moreton difiere de Torresian en siete reordenamientos pericéntricos. Dentro del grupo Moreton existen a su vez dos formas cromosómicas con respecto al cromosoma X: Una de X acrocéntrico (MAX) y otra con X metacéntrico (MMX). Ambas fueron utilizadas como parentales en los cruces con Torresian (TT). (Adaptado de Shaw & Wilkinson, 1980).

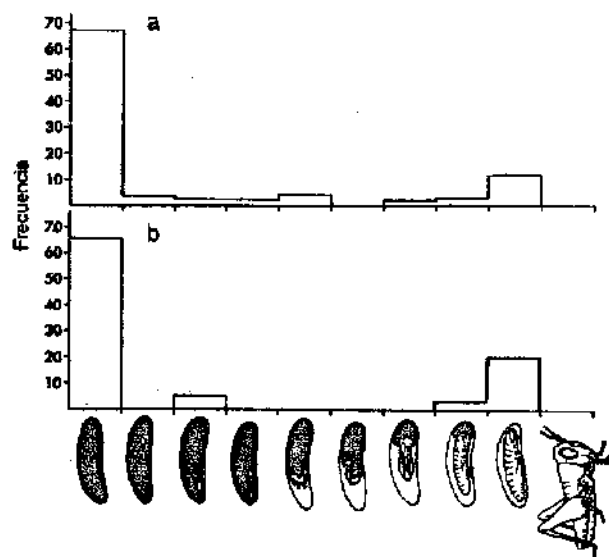


Fig. 5. a) Distribución de las diferentes etapas del desarrollo embrionario observadas en la progenie F_2 de los cruces entre σ^7 (MMX x TT) x σ^7 (MAX x TT) y σ^7 (MAX x TT) x σ^7 (MAX x TT). Nótese que ninguno de los embriones eclosionaron de los huevos ($n = 635$). b) Los huevos producidos en los dos retrocruces recíprocos σ^7 MAX x σ^7 (MAX x TT) y σ^7 TT x σ^7 (MAX x TT) también resultaron 100% no viables y mostraron una distribución similar de estadíos embrionarios a la observada en la F_2 ($n = 572$).

Note que tanto en la F_2 como en los retrocruces, 10-20% de los embriones alcanzan un desarrollo completo pero no eclosionan de los huevos, ya que permanecen rodeados de una gruesa cutícula blanca, la cual normalmente se digiere 2-3 días previos a la eclosión. (Tomado de Shaw & Wilkinson, 1980).

TABLA 1: PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS EN LAS HEMBRAS PARENTERALES, F₁, F₂ Y DE LOS RETROCRUCES, DURANTE UN PERIODO DE 28 DÍAS

CRUCE		No. de cápsulas por hembra	No. de huevos por cápsula	No. de huevos por hembra	No. de eclosiones por hembra
♀	♂				
MAX	xMAX	1.70	14.10	24.49	24.00
MMX	xMMX	1.52	15.86	24.10	23.86
TT	xTT	1.26	17.03	21.46	21.46
F ₁	MAX	2.80	7.89	22.09	21.65
	TT	0.70	12.27	8.59	8.25
	MMX	1.50	5.80	8.70	8.70
	TT	0.45	13.49	6.07	5.95
F ₂	(MAXxTT) x(MAXxTT)	2.30	11.04	25.39	0
	(MMXxTT) x(MMXxTT)	0.65	9.07	5.90	0
B.C.	(MAXxTT) xMAX	0.85	9.75	8.29	4.70
	MAX x(MAXxTT)	2.10	9.58	20.12	0
	(MAXxTT) xTT	0.49	7.00	3.43	2.60
	TT x(MAXxTT)	0.70	9.53	6.67	0
	MMX x(TTxMMX)	0.20	4.40	0.88	0.50
	(TTxMMX) x(TT)	0.20	12.20	2.44	1.00

(Tomado de Shaw & Wilkinson, 1980)

* B.C. = "back-crosses" = retrocruces

Estos resultados contradicen el modelo de White (1a. suposición), ya que los individuos híbridos F₁ a pesar de ser heterocigóticos para al menos dos inversiones pericéntricas, muestran una meiosis no muy marcadamente alterada, y no se produce progenie aneuploide (Shaw & Wilkinson, 1980). Además, los individuos F₁ no difieren de sus progenitores en fertilidad o viabilidad. Por su parte, la alta mortalidad embrionaria encontrada en cruces involucrando individuos F₁ como progenitores, se considera como resultado de productos recombinantes no balanceados originados en los padres F₁.

Aparentemente, la zona híbrida no genera individuos homocigóticos con mayor valor adaptativo debido al nuevo RC, como propone el modelo de White (2a y 3a suposición). Por el contrario, los individuos F₂ o los resultantes de retrocruces son altamente o totalmente no-viables. Sin embargo, todavía no se ha determinado si estos genotipos no balanceados resultan de diferencias o incompatibilidad genética acumulada durante etapas de alopatria, o son el resultado de heterocigosidad cromosómica (Shaw & Wilkinson, 1980).

Finalmente, este grupo de investigadores que han criticado algunas de las condiciones del modelo estasispátrico de White, consideran que la solución al problema de identificar un relación *causal* entre reordenamientos cromosómicos y eventos de especiación, permanece por ser encontrada.

Agregan, además, que los RC no explican satisfactoriamente el reducido valor adaptativo de los híbridos formados entre taxa afines, o la persistente ocurrencia de zonas cuasiestables de hibridización entre grupos taxonómicos contiguos pero divergentes.

CONCLUSIONES GENERALES (Evidencia en pro y evidencias conflictivas).

El principal interrogante planteado al comienzo de esta breve revisión hacía referencia a la factibilidad de reunir evidencias derivadas de la citogenética animal comparada que sugieran o prueben que los reordenamientos cromosómicos estructurales algunas veces (o frecuentemente) puedan jugar un papel decisivo en los procesos de especiación.

La respuesta parece ser afirmativa; sin embargo, también ha quedado claro el hecho de que la naturaleza de los procesos citogenéticos involucrados en especiación es muy diversa y varía enormemente de un grupo a otro o de un caso a otro.

En especies animales en general, la gran mayoría de especies son cariotípicamente únicas y difieren de especies afines en el número de cromosomas o en otras características citogenéticas.

Por otra parte, la existencia de complejos taxonómicos con especies homosecuenciales (ej: *Drosophila*) indican que los RC no son un "Sine qua non" para la especiación. Sin embargo, aún en *Drosophila*, esas especies homosecuenciales son apenas una fracción minoritaria dentro del número total de especies del género.

En otros géneros de Dípteros con cromosomas politénicos, tales como *Simulium* y *Chironomus*, aún las especies más afines poseen diferencias cariológicas. Además, es enteramente posible que algunas especies homosecuenciales posean diferencias en los segmentos heterocromáticos no representados en sus cromosomas politénicos.

Con respecto a la heterocromatina, y a pesar de algunas controversias, (ej: Miklos et al., 1980), todas las especies y aún los estrechamente emparentados parecen poseer clases completamente diferentes de DNA satélites cuando éstos se analizan por hibridización o por gradientes de flotación (Brutlag, 1980).

Es evidente, por ejemplo, que ciertas especies de anuros son cromosómicamente conservadoras (muy similares) en cuanto a que carecen de variaciones cromosómicas mayores; sin embargo, esto no significa que no hallan ocurrido RC. De hecho, estudios de bandas - C en especies de *Litoria* (King, 1980) y de *Hyla*, *Bufo* y *Rana* (Schmid, 1978a, 1978b, 1980) han mostrado la existencia un amplio espectro de reordenamientos cromosómicos internos a través de ajustes intracromosómicos en la cantidad y localización de la heterocromatina, sin cambios mayores en la morfología cromosómica aparente (fig. 6).

Este ejemplo sugiere que muchos estudios en la literatura han podido dar la falsa impresión de cariotipos idénticos entre especies estrechamente relacionadas, dado que muchas de estas investigaciones no se han efectuado a niveles más sofisticados de resolución o de coloración diferencial.

La aplicación de nuevas técnicas de coloración o bandeo diferencial de segmentos cromosómicos específicos, particularmente en grupos tales como Anura, pueden servir para revelar RC antes desconocidos. De hecho, muchos estudios han sido realizados a nivel de la cariólogía-beta, a pesar de que las técnicas de bandeo cromosómico fueron descritas hace ya varios años. Es de esperar que el uso de técnicas citogenéticas modernas ayude a clarificar y eventualmente a solucionar algunas de las controversias que aún persisten alrededor del tema de especiación cromosómica. Es posible que la verdadera importancia de los RC en la especiación pase desapercibida, debido a nuestra completa ignorancia a cerca de las consecuencias moleculares de estos reordenamientos en procesos regulatorios o de expresión génica.

Por ejemplo, el reciente redescubrimiento de secuencias de inserción (IS) o de elementos transponibles (TS) en eucariotes, sugiere que algunos RC pueden ser genéticamente controlados, o pueden ser no al azar como se ha observado en ciertos tipos de cáncer. (Los cambios cromosómicos drásticos que ocurren durante el proceso de transformación celular o de adaptación al crecimiento *in vitro* tal vez se asemejen a algunos de los procesos de reagrupación cromosómica que toma lugar durante la divergencia genética de las especies o la especiación propiamente dicha).

Finalmente, si aceptamos que cualquier alteración en el material genético (desde delecciones o sustituciones de bases hasta cambios cromosómicos visibles) representa una mutación en el amplio sentido de la palabra, personalmente no veo como se podrían excluir los RC de los procesos naturales de divergencia genética y/o de especiación.

La mayoría de la controversia quizá no sea más que un producto de la limitada resolución de nuestras técnicas o de nuestro casi ineludible hábito de dividir los procesos naturales en grupos, sistemas o modelos (ej. alopatrico, parapátrico, etc), cuando en la realidad los fenómenos evolutivos biológicos son el resultado de un amplio rango de interacciones que operan generalmente en forma simultánea.

En resumen, los reordenamientos cromosómicos pueden ser causa o consecuencia de procesos evolutivos y generalmente es difícil diferenciar entre estas dos opciones.

PAR No	ESPECIES DE LITORIA											
	infra.	les.	chlor.	per.	phyll.	pears.	moorei.	ran.	adel.	coof.	elong.	meir.
1												
2												
3												
4												
5												
6												
7												
8												
9												
10												
11												
12												
13												

Fig. 6.
Representación diagramática del patrón de bandas — C en 12 especies del género *Litoria*. El número haploide de estas especies es de $N = 13$ (primera columna).

Esta figura enfatiza las marcadas diferencias en el patrón de bandas — C en contraste con la gran similitud en la morfología de los diferentes pares de cromosomas. (Tomado de King, 1980).

REFERENCIAS

- Brutlag, D.L.: Molecular arrangement and evolution of heterochromatic DNA. *Ann. Rev. Genet.* 14: 121-144, 1980.
- Bush, G.L.: Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Systematics* 6: 339-364, 1975.
- Bush, G.L., Case, S.M., Wilson, A.C. and Patton, J.L.: Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 74: 3942-3946, 1977.
- Carson, H.L.: Chromosome tracers of the origin of species. *Science* 168: 1414-1418, 1970.
- Dobzhansky, Th.: *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia University Press, 1970.
- Key, K.H.L.: The concept of stasipatric speciation. *Systemat. Zool.* 17: 14-22, 1968.
- Key, K.H.L.: Speciation in the Australian morabine grasshoppers: Taxonomy and ecology. In: *Genetic Mechanisms of Speciation in Insects*, M.J.D. White, Ed., Sydney: Australia and New Zealand Book Company, pp. 43-56, 1974.

- King, M.: C-banding studies on Australian hylid frogs: secondary constriction structure and the concept of euchromatin transformation. *Chromosoma* 80: 191-217, 1980.
- Lewis, H.: Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution* 16: 257-271, 1962.
- Lewis, H.: Speciation in flowering plants. *Science* 152: 167-172, 1966.
- Lewontin, R.C.: *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Columbia University Press, 1974.
- Maxson, L.R., Wilson, A.C. and Sarich, U.M.: A comparison of chromosomal protein and organismal evolution. *Genetics* 77: 541-542, 1974.
- Miklos, G.L., Willcocks, D.A. and Bauerstock, P.R.: Restriction endonuclease and molecular analyses of three rat genomes with special reference to chromosome rearrangement and speciation problems. *Chromosoma* 76: 339-363, 1980.
- Moran, C. and Shaw, D.D.: Population cytogenetics of the genus *Caledia* (Orthoptera: Acridinae) III. Chromosomal polymorphism, racial parapatry and introgression. *Chromosoma* 63: 181-204, 1977.
- Moran, C.: The structure of the hybrid zone in *Caledia captiva*. *Heredity* 42: 13-32, 1979.
- Mrongovius, M.J.: Cytogenetics of the hybrids of three members of the grasshopper genus *Vandiemenella* (Orthoptera: Eumgastriidae: Morabinae). *Chromosoma* 71: 81-107, 1979.
- Nevo, E.: Mole rat *Spalax ehrenbergi*: Mating behavior and its evolutionary significance. *Science* 169: 484-486, 1969.
- Nevo, E. and Shaw, C.R.: Genetic variation in subterranean mammal. (*Spalax ehrenbergi*): *Biochem. Genet.* 7: 235-241, 1972.
- Nevo, E. and Sarich, V.: Immunology and evolution in mole rats, *Spalax*, *Israel J. Zool.* 23:210, 1973.
- Nevo, E. and Shkolnik, A.: Adaptive metabolic variation of chromosome forms in mole rats-*Spalax*. *Experientia* 30: 724-726, 1974.
- Nevo, E., Naftali, G. and Guttman, R.: Aggression patterns and speciation. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 72: 3250-3254, 1975.
- Schmid, M.: Chromosome banding in Amphibia. I. Constitutive heterochromatin and nucleolus organizer regions in *Bufo* and *Hyla*. *Chromosoma* 66: 361-388, 1978a.
- Schmid, M.: Chromosome banding in Amphibia. II. Constitutive heterochromatin and nucleolus organizer regions in *Ranidae*, *Microhylidae* and *Rhacophoridae*. *Chromosoma* 68: 131-148, 1978b.
- Schmid, M.: Chromosome banding in Amphibia. IV. Differentiation of GC- and AT-rich chromosome regions in *Anura*. *Chromosoma* 77: 83-103, 1980.
- Shaw, D.D., Wilkinson, P. and Moran, C.: A comparison of chromosomal and allozymal variation across a narrow hybrid zone in the grasshopper *Caledia captiva*. *Chromosoma* 17: 333-351, 1979.
- Shaw, D.D. and Wilkinson, P.: Chromosome differentiation, hybrid breakdown and the maintenance of a narrow hybrid zone in *Caledia*. *Chromosoma* 80: 1-31, 1980.
- Spirito, F., et al.: Mechanism of fixation and accumulation of centric fusions in natural populations of *Mus musculus*. I. Karyological analysis of a hybrid zone between two populations in the central apennines. *Evolution* 34: 453-466, 1980.
- Stone, W.S.: The dominance of natural selection and the reality of superspecies (species groups) in the evolution of *Drosophila*. *Studies in Genetics II*. University Texas Publ. No. 6205, pp. 507-537, 1962.
- Wallace, B.: The influence of genetic systems on geographical distribution. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* 20: 16-24, 1959.
- White, M.J.D., Carson, H.L. and Cheney, J.: Chromosomal races in the grasshopper *Moraba viatica* in a zone of geographic overlap. *Evolution* 18: 417-429, 1964.
- White, M.J.D., Blackith, R.E., Blackith, R.M. and Cheney, J.: Cytogenetics of the *viatica* groups of morabine grasshoppers. I. The "coastal" species. *Austral. J. Zool.* 15: 263-302, 1967.
- White, M.J.D.: Models of speciation. *Science* 159: 1065-1070, 1968.
- White, M.J.D.: Chromosomal rearrangements and speciation in animals. *Ann. Rev. Genet.* 3: 75-98, 1969.
- White, M.J.D.: Speciation in the Australian morabine grasshoppers: The cytogenetic evidence. In: *Genetic Mechanisms of Speciation in Insects*. M.J.D. White, Ed., Sydney: Australia and New Zealand Book Company, 1974, pp. 57-68.
- White, M.J.D.: Chromosomal repatterning: Regularities and restrictions. *Genetics* 79: 63-72, 1975.
- White, M.J.D.: *Modes of Speciation*. San Francisco, W.H. Freeman, 1978.