

CITOTAXONOMIA EN ORTHOPTEROS CHILENOS

(Orth., Acrididae)

N. LAFUENTE, P. ESPONDA y J. SOLERVICENS*

Instituto de Biología, Departamento de Ciencias, Universidad de Chile, Valparaíso

RESUMEN

Se analizan los cariotipos de 8 especies de la familia Acrididae, obteniéndose los siguientes resultados:

1. *Subfamilia Cyrtacanthacridinae*. En *Schistocerca cancellata* (Serville) Scudder y *Dichroplus elongatus* Giglio-Tos se encuentra un cariotipo de tipo ancestral ($2n = 23$) y un sistema sexual XO para los machos, no observándose modificaciones en el número fundamental (NF). En los otros dos representantes analizados de esta subfamilia, *Moluchacris cinerascens* (Philippi) Rehn y *Peplacris recutita* Rehn, pertenecientes al grupo *Tristirae*, aparece un cariotipo modificado con $2n = 21$, pero un NF = 23, debido a la fusión céntrica de dos pequeños cromosomas. Su sistema sexual es también de un X libre (XO). Se discute la posición sistemática de estos dos representantes del grupo *Tristirae* en esta subfamilia.

2. *Subfamilia Romaleinae*. Se analizó la especie *Catreolus sulcaticollis* (Blanchard) Uvarov, encontrándose un cariotipo de tipo ancestral ($2n = 23$) y un sistema sexual de X libre.

3. *Subfamilia Acridinae*. Se analizaron representantes del género *Scyllina*, encontrándose un grupo de individuos que presentan un nuevo mecanismo de determinación del sexo Neo X - Neo Y. Se discute en el texto la posibilidad que corresponda a *Scyllina signatipennis* (Blanchard) Rehn. El otro grupo, con el mecanismo ancestral (X-O), representaría a *S. humilis* (Blanchard) Rehn.

4. *Subfamilia Oedipodinae*. Se estudió la especie *Trimerotropis ochraceipennis* (Blanchard), encontrándose un cariotipo de $2n = 23$, y un NF = 34, debido a la presencia de cromosomas metacéntricos.

5. Se analiza el valor de los datos citotaxonomícos para la Sistemática.

ABSTRACT

An analysis of the karyotypes of 8 species of the family Acrididae showed the following results:

1. *Sub-family Cyrtacanthacridinae*. In *Schistocerca cancellata* (Serville) Scudder and *Dichroplus elongatus* Giglio-Tos, an ancestral karyotype ($2n = 23$), an XO sexual system for the males and no modification in the fundamental number (NF) were found. In two other species, *Moluchacris cinerascens* (Philippi) Rehn and *Peplacris recutita* Rehn, both belonging to the group *Tristirae*, a modified karyotype with $2n = 21$, but NF = 23, which is due to a fusion of two short chromosomes, was found. Their sexual system is also XO. The systematic position of these two representatives of the group *Tristirae* in this sub-family is discussed.

2. *Sub-family Romaleinae*. The species *Catreolus sulcaticollis* (Blanchard) Uvarov was analyzed. An ancestral karyotype ($2n = 23$) and an XO sexual system were found.

3. *Sub-family Acridinae*. Representatives of the genus *Scyllina* were analyzed. There was found a group of individuals which showed a new mechanism for sex determination: Neo X - Neo Y. The possibility that this mechanism corresponds to *S. signatipennis* (Blanchard) Rehn is discussed. The other group with the ancestral mechanism (XO) would represent *S. humilis* (Blanchard) Rehn.

4. *Sub-family Oedipodinae*. The species *Trimerotropis ochraceipennis* (Blanchard) showed a karyotype of $2n = 23$ and a NF = 34, due to the presence of metacentric chromosomes.

5. The importance of cytodiagnosical data in taxonomy is analyzed.

La Taxonomía, ciencia indispensable en el campo biológico, ha evolucionado incorporando nuevos elementos en la diagnosis, que le

permitan un cabal conocimiento de las especies; así actualmente no sólo son de interés para el taxónomo los rasgos morfológicos de la especie en estudio, sino también otros caracteres antes no considerados, tales como relaciones ecológicas, distribución geográfica,

*El Prof. Jaime Solervicens A., Jefe del Laboratorio de Entomología, clasificó el material de Orthopteros considerados en este trabajo.

caracteres citológicos, comportamiento genético, control de los cruzamientos, etc.

Los caracteres citológicos, también denominados citotaxonómicos, están basados en las constantes cromosómicas y comprenden básicamente el número, forma y comportamiento de los cromosomas. En otras palabras, se trata de realizar un metódico análisis morfofuncional del cariotipo de la especie.

El conocimiento de los cariotipos y el análisis de los idiogramas confeccionados, permite hacer estudios comparados, y por lo tanto así establecer las posibles relaciones filogenéticas entre las especies (Atkin, Beçak, Ohno).

En los *Acrididae* el número cromosómico es de $2n = 23$ en el macho, y $2n = 24$ en la hembra, considerándose este número como correspondiente al cariotipo ancestral (White), y la forma telocéntrica como la más característica. Estos 23 cromosomas en el cariotipo están distribuidos en 3 parejas grandes, 5 parejas medianas, 3 parejas pequeñas y los sexuales. El sistema sexual es de tipo *Protenor*, siendo el macho XO y la hembra XX. A partir de esta estructura cromosómica se observan variaciones tanto en el número, como en la forma y en el sistema cromosómico de determinación del sexo (Sáez, White, Mesa, Southern, etc.).

A los primeros trabajos de White y McClung sobre los *Acrididae* del Hemisferio Norte, han seguido investigaciones en todos los países en que estas especies constituyen plagas. Así, los de la Cuenca del Plata (Brasil, Uruguay, Argentina), han sido y son objeto de acuciosos estudios. Se debe a Sáez y colaboradores el conocimiento citotaxonómico de los Orthópteros de esta región, en la que se conocen hasta el momento más de 50 especies de *Acrididae*.

Se ha considerado de interés conocer el comportamiento de las especies chilenas, muchas de las cuales tienen los mismos centros de dispersión que las estudiadas por Sáez, como son *Schistocerca* y *Dichroplus*, de origen *brasílico-atlántico*, pero que, por lo general, han perdido todo contacto con la región platense, por el aislamiento impuesto por la Cordillera de los Andes. La misma condición rige para los géneros *Trimerotropis*, *Scyllina*, *Catreolus* y otros, que tienen en Chile elemen-

tos endémicos. Por otra parte, la presencia en nuestro territorio de los géneros *Moluhacris*, *Peplacris*, *Tropidostethus* y otros del grupo Tristirae, acrididos antiguos, de origen Pacífico Sur (Liebermann, 1944) y posición sistemática discutida, hacen especialmente interesante este análisis.

En Chile esta familia está constituida por 4 subfamilias representadas aproximadamente por 40 especies, varias de las cuales no se han vuelto a encontrar desde su determinación. En su gran mayoría son de tipo sedentario y viven solitarias o constituyen poblaciones pequeñas y aisladas. Sólo ocasionalmente y bajo la acción de condiciones favorables (empastadas, sequías, etc.) logran multiplicarse hasta constituir focos locales de apreciable densidad (Liebermann, 1942). Los daños que causan los *Acrididae* en Chile son menores a los que producen en otros países, y ésta es probablemente la razón del escaso conocimiento que de ellos se tiene.

MATERIAL Y METODO

Las especies consideradas en este trabajo fueron colectadas en las provincias de Valparaíso y Aconcagua. Se muestrearon solamente los machos; las gónadas extraídas se colocaron durante 20 minutos en agua bidestilada como solución hipotónica y luego se fijaron en una mezcla de alcohol-ácido acético glacial (3:1). Se tiñeron con orceína acética al 2% o por el método de Feulgen. Todas las preparaciones se hicieron siguiendo la técnica de aplastamiento. El análisis métrico de los cariotipos se realizó en base a dibujos obtenidos con cámara clara (Zeiss) a 1200x. Las fotografías se tomaron con un aparato Orthomat-Leitz, usando película Documental Film blanco y negro.

RESULTADOS

1. Subfamilia *Cyrtacanthacridinae*.

a) *Schistocerca cancellata* (Serville) Scudder

Se trabajó con muestras de 28 individuos adultos de los cuales se analizaron 100 placas metafásicas II. El cariotipo nos presenta la típica constitución ancestral ya observada en muchas otras especies de *Acrididae*. Está constituido por un número diploide de $2n = 23$, de los

cuales hay 6 cromosomas grandes, 10 medianos y 6 pequeños, más el cromosoma X, que en este caso se presenta como el primero de los cromosomas medianos (Fig. 1). Este cariotipo confirma el estudiado por Sáez, Silveira y Solari (1950) para el género *Schistocerca*, y es también semejante al cariotipo de *Sch. gregaria* (Forskal), analizado por John (1959). En *Sch. cancellata* es característica la posición central de los pequeños cromosomas en las placas metafásicas mitóticas.

b) *Dichroplus elongatus* Giglio-Tos.

Se estudiaron 20 individuos, de los que se analizaron 100 metafases II. El género *Dichroplus* tiene varias especies en Chile: *D. elongatus* Giglio-Tos, *D. vittiger* (Blanchard) Berg, *D. maculipennis* (Blanchard) Liebermann, *D. democraticus* (Blanchard) Liebermann y *D. porteri* Liebermann, las que presentan en su cariotipo variaciones numéricas de cromosomas (Lafuente-Esponda*), concordantes con lo descrito por Sáez (1956) y Mesa (1967), para las especies uruguayas de este mismo género.

Analizamos *Dichroplus elongatus* Giglio-Tos, por ser la especie más abundante. Se la encuentra desde Antofagasta a Llanquihue, constituyendo plagas esporádicas si las condiciones ambientales le son favorables.

Esta especie posee un cariotipo ancestral $2n = 23$, distribuidos de la misma manera que en *Schistocerca*; 6 grandes, 10 medianos y 6 pequeños, más el cromosoma X. Por su tamaño el cromosoma sexual es el cuarto del conjunto (Fig. 2). Otra característica es la gran cantidad de células tetraploides observadas en algunos individuos de esta especie, fenómeno que según White es común en los Orthopteros.

Grupo *Tristirae*.

Los géneros *Moluchacris* y *Peplacris* comprenden elementos muy relacionados entre sí, cuya posición sistemática es discutida. Rehn en 1942 creó el grupo *Tristirae* para especies endémicas de Sudamérica, sin duda de considerable antigüedad, pertenecientes a los dos géneros mencionados y a otros no considerados

en este trabajo. Ubica provisoriamente este grupo en la subfamilia *Cyrtacanthacridinae*.

Algunas de las características morfológicas de los *Tristirae* no corresponden a los rasgos distintivos de los *Cyrtacanthacridinae*, haciendo dudosa su ubicación sistemática. Todas las especies del grupo son ápteras, viven aisladas en pequeñas poblaciones, sin ocasionar daños a la agricultura, pues se alimentan de la vegetación nativa.

c) *Moluchacris cinerascens* (Philippi) Rehn.

Sólo se analizaron 4 individuos machos y de ellos 30 placas en metafase II. Encontramos un cariotipo que difiere del ancestral, tanto en el número como en su morfología.

Posee sólo 21 cromosomas como número diploide, distribuidos en 4 grandes, 12 medianos y 4 pequeños, más el cromosoma X, que por su tamaño corresponde al segundo del cariotipo. De éstos, las parejas 1 y el sexual son acrocéntricos, presentando brazo corto; el resto son telocéntricos, a excepción de una pareja de los cromosomas pequeños, que es metacéntrica (Foto 1). A pesar de estar disminuido el número de cromosomas, el $NF = 23^*$, permanece constante (Fig. 3).

d) *Peplacris recutita* Rehn.

Se colectaron 7 machos, en los que se analizaron 35 placas metafásicas II. A semejanza de lo encontrado en la especie anteriormente analizada, se observa en *Peplacris* una disminución en el número de cromosomas $2n = 21$, así como cambios morfológicos en las parejas 1 y el cromosoma X, que son acrocéntricos y presentan un brazo corto heteropicnótico negativo. La pequeña pareja 9 es metacéntrica. Como en *Moluchacris*, el NF no está alterado con respecto al NF ancestral y se mantiene en 23 (Fig. 4).

ii. Subfamilia *Romaleinae*.

a) *Catreolus sulcaticollis* (Blanchard) Uvav.

La muestra no es representativa, ya que sólo contamos con un ejemplar. Sin embargo, se analizaron 35 placas en metafase II. Este ca-

*Especies actualmente en estudio.

* NF = número de brazos cromosómicos.

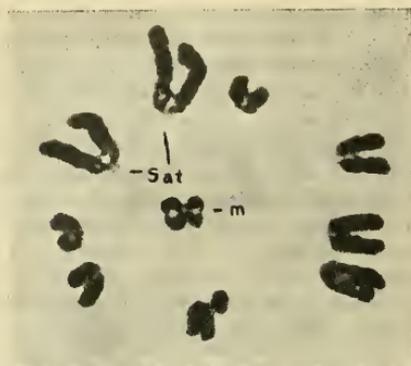


Foto N° 1. Metafase II en *Moluchacris cinerascens* (Philippi) Rehn. Se observa el cromosoma metacéntrico (m), y los satélites (sat).

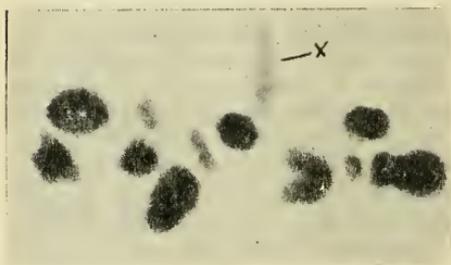


Foto N° 2. Metafase I en *S. cancellata* (Serville) Scudder. Se observa el X heteroploid negativo.

riótipo, si bien no presenta alteraciones en el número, todos sus cromosomas en el juego son relativamente más pequeños, no apreciándose la clásica agrupación en grandes, medianos y pequeños cromosomas, como en la gran mayoría de los Acrididae.

La longitud promedio del juego cromosómico es también apreciablemente inferior al promedio de todas las longitudes cromosómicas estudiadas en este trabajo (Fig. 5).

III. Subfamilia Acridinae.

La presente subfamilia tiene amplia distribución en la extremidad austral de Sudamérica (Chile, Argentina y Uruguay). Las especies chilenas del género *Scyllina*, *S. humilis* (Blanchard) Rehn y *S. signatipennis* (Blanchard) Rehn, presentan una enorme variación en ta-

maño y color, haciendo difícil su determinación.

Cariológicamente los individuos de este género pueden separarse en dos grupos:

a) Uno que es similar a lo encontrado por Sáez y Solari en dos especies platenses, *S. pallida* (Bruner) y *S. bruneri* (Rehn) y que presentan un cariotipo de $2n = 23$, cuyos cromosomas, telocéntricos, están distribuidos en 6 grandes, 10 medianos, 6 pequeños y el cromosoma X. Este es el segundo de los medianos y el sistema sexual XO libre (Fig. 6);

b) Otro grupo que presenta una disminu-



Foto N° 3. Metafase I en *D. elongatus* Giglio-Tos. Se observa el cromosoma X, heteroploid positivo.



Foto N° 4. Diplóteno en *Scyllina*. Se observa el cromosoma Neo X, correspondiendo el brazo heteroploid positivo al X ancestral (x) y el brazo heteroploid negativo al autosoma (a). Además presenta un quiasma terminal con el Neo Y (y).

Schistocerca cancellata

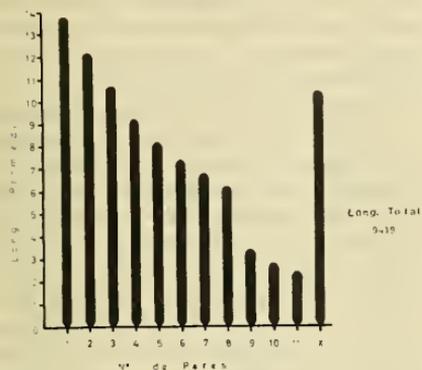


Fig. 1

Moluchacris cinerascens

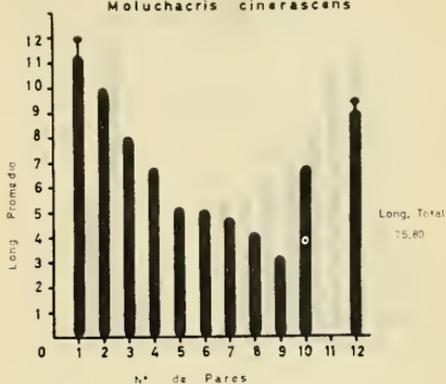


Fig. 2

Dichroplus elongatus

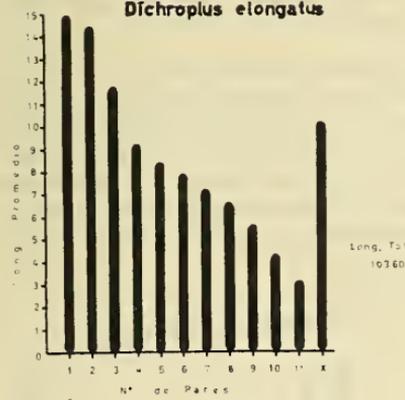


Fig. 3

Peplacris reculita

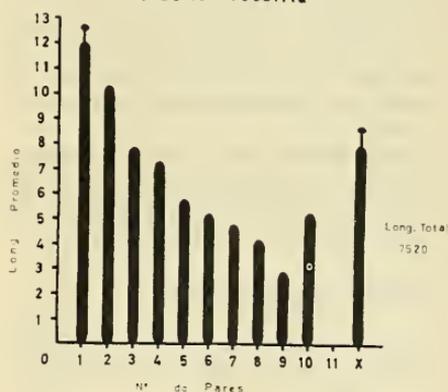


Fig. 4

Catreolus sulcaticollis

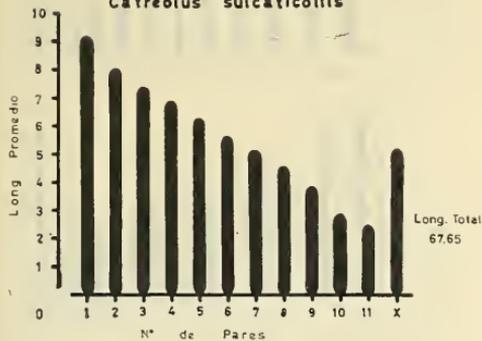


Fig. 5

Scyllina humilis ?

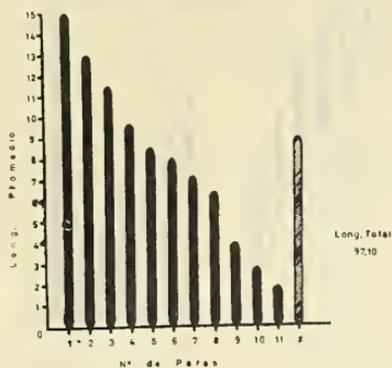


Fig. 6

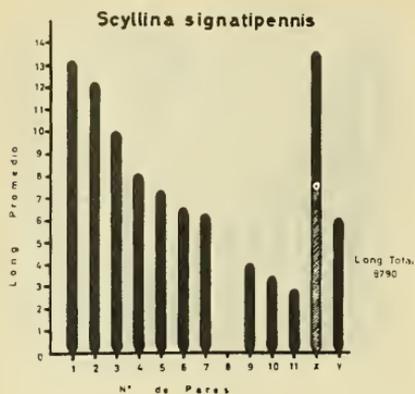


Fig. 7

ción del número de cromosomas $2n = 22$, manteniéndose el NF en 23. Esto se explica por la fusión de un autosoma mediano con el cromosoma X, lo que determina un nuevo mecanismo de determinación del sexo Neo X - Neo Y (Fig. 7).

Llama la atención el comportamiento particular de un autosoma grande que se presenta heterocromático en algunas etapas de la meiosis (Lafuente - Esponda, 1967).

iv. Subfamilia Oedipodinae.

El género *Trimerotropis* está ampliamente distribuido en Norteamérica, en donde Kirby

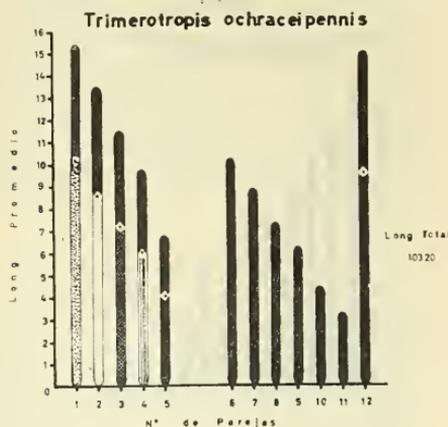


Fig. 8

(1910) describe 71 especies. También está representado en Sudamérica, en proporción mucho menor. Para Chile se han descrito 5 especies, siendo *T. ochraceipennis* (Blanchard) la de más amplia dispersión.

Los Trimerotropis son, desde el punto de vista cariológico, muy interesantes. En especies de este género es donde se ha producido el mayor número de modificaciones del cariotipo ancestral, encontrándose un alto número de cromosomas meta o submetacéntricos (*T. suffusa*, *T. fallax*, Carothers 1917; *T. cyaneipennis*, *T. caeruleipennis*, *T. thalassica* King 1923). Sin embargo en la gran mayoría el número de cromosomas, no está alterado pues presentan 12 pares de cromosomas en la hembra y 11 en el macho.

a) *Trimerotropis ochraceipennis* (Blanchard).

Se analizaron 21 individuos y se midieron 38 placas. Encontramos un cariotipo $2n = 23$ en el macho, con los cromosomas distribuidos en 5 pares submetacéntricos y 6 pares telocéntricos, siendo el cromosoma X submetacéntrico y el mecanismo de determinación del sexo XO libre. El NF está aumentado de 23 a 34 (Fig. 8).

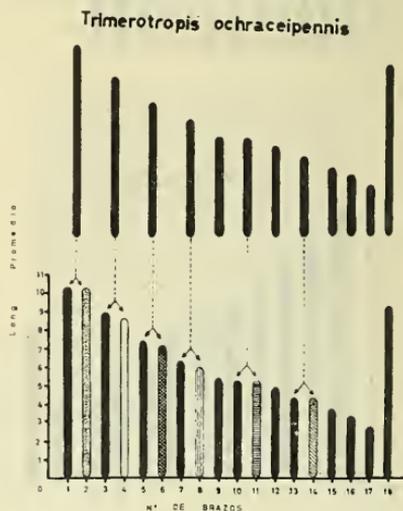


Fig. 9

DISCUSION

Subfamilia Cyrtacanthacridinae.

Si consideramos todos los idiogramas de la subfamilia Cyrtacanthacridinae podemos establecer que:

1. Los cariotipos de *Schistocerca cancellata* y *Dichroplus elongatus* son de tipo ancestral. Muestran gran semejanza entre sí, diferenciándose sólo en la distribución de los cromosomas en el juego y en el comportamiento del cromosoma sexual en la meiosis (Lafuente - Esponda, 1967) (Fotos 2 y 3).

2. El número diploide ($2n$) está disminuido en algunas especies, pero esta variación es sólo aparente, ya que por un mecanismo de fusión céntrica se han unido cromosomas telocéntricos para formar cromosomas metacéntricos y/o submetacéntricos (*Moluchacris* y *Peplacris*).

3. De acuerdo a lo anterior, el NF (23) es constante en todas las especies.

4. Dentro de esta subfamilia llaman la atención las especies del grupo Tristirae por presentar cromosomas con satélites, o sea, cromosomas de comportamiento irregular en la meiosis y por poseer una pareja autosómica metacéntrica debida a la fusión de los dos pequeños telocéntricos. Tanto los cromosomas con satélites como esta pareja metacéntrica son rasgos poco frecuentes para los Acrididae. Estos hechos y lo propuesto por Rehn, quien los colocó "provisoriamente" dentro de esta subfamilia, nos permiten sugerir para estas especies una ubicación sistemática diferente a la actual. Creemos de interés para dilucidar este problema estudiar citológicamente formas del Pacífico Sur (Australia, Nueva Zelanda), que pueden estar relacionadas con las nuestras.

Subfamilia Acridinae.

El caso del género *Scyllina* es tal vez, de todas las muestras analizadas, el más interesante. En él aparecen algunos individuos que presentan una fusión céntrica entre el X y un autosoma mediano, dando origen a un nuevo mecanismo de determinación del sexo Neo X - Neo Y . Por las características de esta asociación

durante la meiosis, podemos establecer que es de reciente adquisición. Los brazos del cromosoma X muestran un diferente ciclo de espiralización, ya que el que corresponde al X ancestral sigue el ciclo característico para este cromosoma, en cambio, el brazo originado por el autosoma va en un ciclo sincrónico con respecto al complejo autosómico general (Lafuente - Esponda, 1967) (Foto 4).

Por la inmensa variación en color y tamaño en los individuos del género que se superponen en sus características, la separación específica es difícil. Sin embargo, el citodiagnóstico aparentemente distingue dos especies; una con $2n = 23$ y un sistema XO libre, que podría corresponder a *Scyllina humilis* y otra con $2n = 22$ y un sistema Neo X - Neo Y , que se identificaría con *Scyllina signatipennis*. Pero este hecho pudiera ser sólo la expresión de un mecanismo de activa evolución de una misma especie (Mesa, 1967).

Esta situación plantea la duda si se trata de una sola especie, si son razas de la misma especie o son dos especies diferentes. Este pensamiento se ve ratificado por lo expuesto por Sáez y Solari, para especies uruguayas de este género, cuando dicen: "o bien constituyen razas diferentes de una misma especie, o se trata de especies incipientes recientemente diversificadas, entre las cuales no está todavía bien establecido el mecanismo de aislamiento sexual". En este sentido las especies chilenas mostrarían una etapa más avanzada en su especiación al presentar algunos individuos un nuevo mecanismo sexual.

Para aclarar el problema de la diversificación de los individuos del género *Scyllina*, sería necesario recurrir a nuevos análisis cariológicos, como también a cruzamientos.

Subfamilia Romaleinae.

No se considera en la discusión, dado a que se ha muestreado un solo individuo de una sola especie.

*Subfamilia Oedipodinae.***Género Trimerotropis Stål.**

El aumento del número del NF (23 a 34) se debe a la duplicación de algunas parejas cro-

mosómicas. Por las longitudes promedios de los brazos hemos podido reconstruir el cariotipo ancestral (Fig. 9A). Los índices de estas medidas sugieren que las parejas duplicadas son las N.os 1, 2, 3, 4, 6 y 8. (Fig. 9B). Además de las duplicaciones ha habido asociaciones entre estos cromosomas, originándose así el cariotipo actual. Este fenómeno es similar al que presentan las especies de *Trimerotropis* de la costa Pacífica de Norteamérica.

El sistema sexual está representado por un X submetacéntrico libre, que nos permite suponer para este cromosoma una fusión entre un autosoma de la pareja 5 ancestral y el X, perdiéndose el homólogo del 5, ya que el X es univalente. Además, por el ciclo de espiralización y picnosis, suponemos que esta adquisición es muy antigua para la especie, ya que no es posible distinguir el autosoma del cromosoma X en la profase meiótica, como lo vimos en *Scyllina*.

De lo anteriormente analizado se desprende que el valor del diagnóstico citotaxonomico no es definitivo, por las variaciones individuales del cariotipo en individuos de una misma especie, sobre todo en las especies polimórficas. Sin embargo se estima que el análisis intensivo del cariotipo, y sobre todo del comportamiento cromosómico en la meiosis, especialmente del cromosoma X, puede aportar elementos de interés en la diagnosis de las especies, y particularmente establecer sus relaciones filogenéticas.

BIBLIOGRAFIA

- ATKIN, N. B.; G. MATTINSON, W. BEČAK and S. OHNO. "The comparative DNA content of 19 species of placental mammals, reptiles and birds". *Chromosoma* (Berl.) 17: 1-10 (1965).
- BEČAK, W.; M. L. BEČAK; H. R. S. NAZARETH and S. OHNO. "Close karyological kinship between the reptilian suborden Serpentes and the class Aves". *Chromosoma* (Berl.) 15: 606-617 (1964).
- HEWITT, G. M. "Population cytology of British Grasshoppers (II)". *Chromosoma* (Berl.) 16: 579-600 (1965).
- HUGHES-SCHRADER, S. "The chromosomes of mantids (Orthoptera - Mantidae) in relation to taxonomy". *Chromosoma* (Berl.) (4): 1-55 (1950).
- JOHN, B. and K. R. LEWIS. "Genetic speciation in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*". *Chromosoma* (Berl.) 16: 308-344 (1965).
- KING, R. L. "Heteromorphic homologous chromosomes in three species of *Pseudotrimerotropis* (Orthoptera - Acrididae)". *J. Morph.* 38: 19-36 (1923).
- KING, R. L. and H. W. BEANS. "The multiple chromosomes of *Paratylotropidia bruneri* (Scudder) (Orthoptera - Acrididae)". *J. Morph.* 63: 289-300 (1938).
- KING, R. L. "Neo-Y chromosome in *Hypochlora alba* and *Reunmiria intertexta* (Orthoptera - Acrididae)". *J. Morph.* 87: 227-237 (1950).
- LAFUENTE, N. y P. ESPONDA. "Citogenética de algunos acrididos de la Provincia de Valparaíso". X Reunión Anual Soc. Biología de Chile, Resúmenes 75-76 (1967).
- LAFUENTE, N. y P. ESPONDA. "Comportamiento del cromosoma X y su evolución en algunos Acrididos chilenos". Reunión Anual Soc. Genética de Chile (1967).
- LIEBERMANN, J. "Sobre la importancia económica de las spp. chilenas del género *Dichrophus* Stål". *Rev. Chil. Hist. Nat.* Vol. XLVII (1942-43).
- LIEBERMANN, J. "Los Acridoideos de Chile". *Rev. Chil. Hist. Nat.* Vol. XLVII (1944).
- MESA, A. and R. S. DE MESA. "Complex sex-determining mechanism in three species of South-American grasshoppers". *Chromosoma* (Berl.) 21: 163-180 (1967).
- McCLUNG, C. E. "The chromosome complex of orthopteran spermatocytes". *Biol. Bull.* 9: 304-340 (1905).
- McCLUNG, C. E. "A comparative study of chromosomes in orthopteran spermatogenesis". *J. Morph.* 25: 651-749 (1914).
- McCLUNG, C. E. "The multiple chromosomes of *Hesperotettix* and *Mermiria* (Orthoptera)". *J. Morph.* 29: 519-605 (1917).
- POWERS, P. B. A. "Metrical studies on spermatogonial chromosomes of Acrididae". *J. Morph.* 71: 523 (1942).
- REHN, J. A. G. "The Locust of the South American Generic Group *Tristirae* (Orth. Acrid. Cyrtacanthacridinae)". *Trans. Am. Ent. Soc.* LXVIII: 31-100 (1942).
- REHN, J. A. G. "On the Locust genus *Psoloessa* (Orth. Acrididae, Acridinae)". *Trans. Am. Ent. Soc.* LXVIII: 167-237 (1942).

- SÁEZ, F. A. "Organización y número de cromosomas en los orthopteros de América del Sur". Apartado Actas Congreso Int. Biología Montevideo (Octubre 1930).
- SÁEZ, F. A. "Investigaciones sobre los cromosomas de algunos orthopteros de la América del Sur. II. Número y organización de los complejos en cuatro géneros de Acrididos". Rev. Museo La Plata, Tomo 32: 317-361 (1930).
- SÁEZ, F. A. "Estudios citogenéticos en orthopteros Sudamericanos". Biológica xxii: 21-26 (1955).
- SÁEZ, F. A. "An extreme Karyotype in an Orthopteran Insect". The American Naturalist xci: 859 (julio-agosto 1957).
- SÁEZ, F. A. y C. L. SOLARI. "Estudio citogenético del género *Scyllinops*". Archiv. Soc. Biolog. Montevideo. Vol. xxiv: 36-42 (1953-1959).
- SÁEZ, F. A. y C. L. SOLARI. "Chromosome studies in three species of Scotussa". Caryologia xi: 358-367 (1959).
- SÁEZ, F. A. y A. M. LAGUARDIA. "La estructura citogenética de *Laplatacris dispar*". Actas y Trabajos Primer Congreso Sudamericano de Zoología, La Plata, 12-14 octubre 1959. Tomo v.
- SÁEZ, F. A. "Gradient of the heterocromatinization in the evolution of the sexual system 'Neo x - Neo y' ". Portugaliae Acta Biologica SaA Vol. vii Nº 1-2: 111-138, Lisboa (1963).
- SOUTHERN, D. I. "Spontaneous chromosome mutations in Truxaline grasshoppers". Chromosoma (Berl.) 22: 241-257 (1967).
- SOUTHERN, D. I. "Pseudo-multiple formation as a consequence of prolonged non-homologous chromosome association in Metrioptera brachyptera". Chromosoma (Berl.) 21: 272-284 (1967).
- WHITE, M. J. D. "Citología animal y evolución". Cap. vi: "Evolución cromosómica en poblaciones silvestres". Espasa-Calpe, Argentina, S. A. (1951).
- WHITE, M. J. D. "Multiple sex chromosome mechanisms in the grasshopper genus *Paratylotropidia*". Amer. Naturalist 87: 237-244 (1953).
- WHITE, M. J. D. "Cytogenetics of the grasshopper *Moraba scurra*. Heterozygosity for 'elastic constriction' ". Austr. J. Zool. 5: 348-354 (1957).
- WHITE, M. J. D. "Chiasmatic and achiasmatic meiosis in African eumastacid grasshoppers". Chromosoma (Berl.) 16: 271-307 (1965).
- WHITE, M. J. D. "Karyotypes of some members of the grasshopper families Lentulidae and Charilaidae". Cytologia (Japón) (1966).