

# DISTÀNCIA GENÈTICA I LA SEVA APLICACIÓ A L'ESTUDI DEL POLIMORFISME CROMOSÒMIC

per A. PREVOSTI, G. ALONSO i J. OCAÑA

Departament de Genètica. Facultat de Ciències.  
Universitat de Barcelona

## SUMMARY

### Genetic distance and its application to study chromosomal polymorphism

*Distances between populations of *Drosophila subobscura* based on differences in the frequencies of chromosomal arrangements have been estimated using data from 65 populations.*

*The main conclusion drawn from this analysis is that historical as well as adaptive factors are important in explaining the geographical distribution of chromosomal arrangements in *D. subobscura*.*

*In general isolated populations maintain primitive features in their chromosomal polymorphism. This is reflected in a tendency to similarity between these populations.*

*Also a very sharp effect of geographical barriers is detected in the distribution of chromosomal arrangements.*

*Two main factors are considered responsible for the strong effect that isolation has on geographical distribution of chromosome arrangements. These factors are the non-recurrence of rearrangements and the difficulty of establishing in one population the supergenes originated in another area, because of lack of coadaptation with the gene pool of the recipient population.*

La diferenciació de poblacions pel polimorfisme cromosòmic per inversions té característiques peculiars comparada amb la que depèn d'altres polimorfismes genètics. Són dos els factors que produeixen aquest fet:

1. Les inversions són canvis no recurrents.
2. Les inversions donen origen a supergens en els quals queden reunits gens més o menys coadaptats que fàcilment poden estar sotmesos a coeficients de selecció alts;

a més, això afavoreix el fet que es produeixi superioritat dels heterozigots basada en dominància composta.

En els polimorfismes originats per mutacions recurrents poden aparèixer —en poblacions diferents— al·lèls idèntics. En canvi, quan es troba la mateixa ordenació cromosòmica en poblacions distants, és que entre aquestes s'ha produït migració o flux genètic. Per tant, la distribució geogràfica del polimorfisme per inversions deu estar més influïda que la de gens aïllats per les barreres geogràfiques i dels factors històrics.

*Drosophila subobscura* és una espècie molt convenient per a estudiar aquestes característiques de la distribució geogràfica del polimorfisme cromosòmic. És una espècie comuna i està distribuïda per tot Europa, per sota dels 61° de latitud nord, pel nord d'Àfrica, Àsia occidental i les illes atlàntiques Canàries, Madeira i Açores. Ocupa, per tant, una àrea àmplia, de fisiogeografia complicada i de considerable varietat ecològica i de condicions climàtiques. A més, té polimorfisme per inversions a 5 dels seus 6 parells de cromosomes i són 65 les poblacions de les quals tenim dades. Tot això permet una anàlisi quantitativa del polimorfisme cromosòmic d'aquesta espècie.

Per a realitzar aquesta anàlisi s'ha utilitzat una distància genètica basada en les diferències entre les freqüències de les ordenacions cromosòmiques a les diferents poblacions. Aquesta distància ha estat discutida per PREVOSTI<sup>22</sup> i es calcula per la fórmula:

$$D = \frac{1}{2r} \sum_{j=1}^r \sum_{k=1}^{s_j} \left[ P_{1jk} - P_{2jk} \right]$$

on  $r$  és el nombre de cromosomes diferents considerats (5 en el nostre cas);  $s_j$  és el nombre de ordenacions diferents del cromosoma  $j$ ;  $P_{1jk}$  i  $P_{2jk}$  són les freqüències de l'ordenació  $k$  del cromosoma  $j$  a les poblacions 1 i 2 respectivament. Les dades utilitzades per a aquest treball han estat recollides per diferents autors, que indiquem a continuació:

Dröbak, Noruega (SPERLICH<sup>26</sup>)

Heriot i Dalkeith, Escòcia (KNIGHT<sup>10</sup>)

Gröningen, Holanda (KRIMBAS<sup>12</sup>)

Fontainebleau i Montpeller, França (PREVOSTI, no publicat)

Lagrasse, França (PREVOSTI<sup>17</sup>)

Zürich, Suïssa (BURLA I GÖTZ<sup>9</sup>)

Viena, Àustria (KUNZE-MÜHL *et al.*<sup>13</sup>)

La Corunya, Bilbao, Toro, Huelva i Eivissa, Espanya (DE FRUTOS<sup>5</sup>)

Màlaga i València (Espanya) (PREVOSTI<sup>19</sup>)

- Barcelona (PREVOSTI <sup>18</sup>)  
 Queralbs, Ripollès (PREVOSTI <sup>20</sup>)  
 Guia, Las Mercedes, Esperanza, Las Cañadas, Villaflor, Los Tilos,  
 El Cedro i El Pinar, Illes Canàries (PREVOSTI <sup>21</sup>).  
 Terreiro da Lutta i Curral das Freiras, Illa de Madeira (PREVOSTI,  
 1972)  
 Corte, Còrcega (PREVOSTI, no publicat)  
 Carasco i Alfano, Itàlia (PREVOSTI, no publicat)  
 Formia, Illa de Ponza i Illa de Ventotene, Itàlia (KUNZE-MÜHL i  
 SPERLICH <sup>14</sup>)  
 L'Alguer, Foresta di Burgos i Sette Fratelli, Sardenya (PREVOSTI, no  
 publicat)  
 Illes de Lípari, Itàlia (SPERLICH <sup>25</sup>)  
 Illa d'Ústica, Itàlia (SPERLICH i KUNZE-MÜHL <sup>27</sup>)  
 Fruška Gora, Iugoslàvia (ANDEJELKOVIC i SPERLICH <sup>1</sup>)  
 Tessalònica, Grècia (PENTOS-DAPONTE <sup>15</sup>)  
 Pindos i Parnàs, Grècia (KRIMBAS i ALEVIZOS <sup>12</sup>)  
 Antalya, Silifke, Tars, Bursa, Zonguldak, Samsun i Trebisonda, Tur-  
 quia (GÖTZ <sup>8</sup>)  
 Rasht, Chalus i Shahi, Iran (GÖTZ <sup>8</sup>)  
 Oranim, Israel (GOLDSCHMIDT <sup>6</sup>)  
 Gabés, Tunis (Orangerie i Belvedere), Tabarka i Ain Draham, Tuní-  
 sia (JUNGEN <sup>9</sup>)  
 Tànger, Marroc (GÖTZ <sup>7</sup>)  
 Asni, Essaouira i Agadir, Marroc (PREVOSTI <sup>23</sup>)

### *Efecte de la distància*

Les diferències més grans es troben entre les poblacions del nord d'Europa i les del límit sud de distribució de l'espècie. Amb l'excepció de Gabés (Tuníssia) i Oranim (Israel) (vegeu taula 1) les poblacions que tenen una distància genètica superior a 0,900 són sempre una del límit nord de distribució de l'espècie i l'altra del límit sud. Encara que l'àrea de distribució de *D. subobscura* és molt més dilatada en direcció est-oest, les diferències entre poblacions distants en aquest sentit són molt més petites que entre les distants en sentit nord-sud. Les màximes distàncies nord-sud passen poc dels 4000 kms., mentre que la distància entre les illes Canàries i el nord de l'Iran, que estan en el límit occidental i oriental respectivament, és superior als 6000 kms.

A la taula 2, es donen les distàncies genètiques entre les poblacions que estan separades per més de 4000 kms. Només entre Dröbak (Norue-

TAULA 1. — Poblacions amb distància genètica superior a 0,900

	Distància genètica	Distància geogràfica (en km)
Dröbak (Noruega) - Etna (Sicília)	0,941	2.465 *
Dröbak (Noruega) - Oranim (Israel)	0,938	3.479 *
Dröbak (Noruega) - Tuníssia	0,942 *	2.605 *
Dröbak (Noruega) - Marroc	0,909 *	3.355 *
Dröbak (Noruega) - Illes Canàries	0,928 *	4.064 *
Heriot (Escòcia) { Oranim (Israel)	0,930 *	3.878 *
Dalkeith (Escòcia)		
Heriot (Escòcia) - Tuníssia	0,907 *	2.369 *
Gröningen (Holanda) - Oranim (Israel)	0,906	3.197
Gabés (Tuníssia) - Oranim (Israel)	0,914	2.309

\* Distància mitjana entre les poblacions de les àrees indicades.

TAULA 2. — Distància genètica entre poblacions que disten més de 4.000 kms.

Dröbak (Noruega) - Illes Canàries		930 *	
Heriot (Escòcia) { Nord de l'Iran		520 *	
Dalkeith (Escòcia)			
Gröningen (Holanda) - Shahi (Nord de l'Iran)		673	
Fontainebleau (França) { Shahi (Nord de l'Iran)		561 *	
			Chalus (Nord de l'Iran)
Lagrasse (Llenguadoc) { Chalus (Nord de l'Iran)		465 *	
Montpellier (Llenguadoc)			Shahi (Nord de l'Iran)
Espanya - Nord de l'Iran		600 *	
Huelva { Trebissonda	(Anatòlia)	435 *	
			Silifke
			Tars
			Samsun
Huelva - Oranim (Israel)		670	
Sud del Marroc - Anatòlia		600 *	
Sud del Marroc - Nord de l'Iran		760 *	
Sud del Marroc - Oranim (Israel)		750 *	
Madeira - Anatòlia		540 *	
Madeira - Nord de l'Iran		450 *	
Madeira - Oranim (Israel)		670 *	
Illes Canàries - Anatòlia		590 *	
Illes Canàries - Nord de l'Iran		490 *	
Illes Canàries - Oranim (Israel)		650 *	

\* Distància mitjana entre les poblacions de les àrees indicades.



FIG. 1. — Distàncies genètiques des de Las Mercedes (Illes Canàries).  
A fi de fer més curtes les xifres en el mapa, les distàncies s'han multiplicat per 1.000.

ga) i les illes Canàries el principal component de la distància geogràfica és nord-sud, i també només en aquest cas la distància genètica es de més de 0,900. En general, la distància genètica es de més de 0,900. En general, la distància genètica oscilla entre 0,500 i 0,700, encara que en dos casos (sud del Marroc-Oranim i sud del Marroc-nord de l'Iran), és de més de 0,700. Té interès assenyalar que les poblacions de Madeira i les Illes Canàries tenen una distància genètica inferior a 0,500 respecte a les poblacions del nord de l'Iran. Huelva i Antalya (Anatòlia) també tenen una distància genètica de menys de 0,500. El mateix es pot dir de Lagrasse i Montpellier respecte Chalus i Shahi al nord de l'Iran.

*Efecte de l'aïllament*

Segons PREVOSTI <sup>24</sup>, el polimorfisme cromosòmic de *D. subobscura* presenta característiques de primitivisme a les illes Canàries i a Madeira. Es considera que les poblacions d'aquestes illes són poblacions aïllades velles que conserven característiques del període en què varen quedar aïlla-

des. Per això és interessant comparar-les, utilitzant la distància genètica, amb altres poblacions que també hagin pogut estar aïllades.

En el mapa de la figura 1 es donen les distàncies genètiques entre la població de las Mercedes (Canàries) i les altres poblacions estudiades. Les distàncies genètiques entre les poblacions de les illes Canàries i Madeira són petites, mentre que són més altes entre les illes i el sud del Marroc. Això confirma, en termes quantitius, la conclusió de PREVOSTI<sup>24</sup> abans citada.

Les diferències entre les illes i el continent no poden explicar-se per deriva genètica, a causa de la gran semblança entre les illes, incloent-hi la de Madeira, respecte a les Canàries. A més, les poblacions del sud del Marroc presenten característiques africanes que no es troben a les illes. Això es confirma per les distàncies genètiques entre les poblacions del sud del Marroc i Tànger, i del sud del Marroc i Tuníssia. Aquestes distàncies són totes inferiors a 0,400 (vegeu taula 3), mentre que entre el sud del Marroc i les illes són superiors.

Aquesta manca de característiques africanes de les poblacions de les illes reforça la teoria que el seu origen és anterior a l'adquisició de les característiques actuals per les poblacions del continent.

En relació amb aquesta interpretació és interessant fixar-se en el fet que les poblacions més semblants a les de les illes atlàntiques són les de les illes del Mediterrani central. En primer lloc tenim les poblacions de Sicília i illes pròximes (Lípari i Ústica) i segueixen les de Sardenya. Per tant, les poblacions més similars a les illes atlàntiques són les d'una altra àrea aïllada, les illes del Mediterrani central, on la influència continental europea i africana sembla haver-hi arribat amb dificultat.

En altres àrees en les quals es pot esperar que hi hagi actuat l'aïllament, hom troba també una tendència a assemblar-se a les poblacions de les illes de l'Atlàntic. Això s'observa a les poblacions del nord de l'Iran, les quals segons GÖTZ<sup>8</sup>, poden ésser considerades com a marginals i aïllades, ja que presenten distàncies genètiques, respecte a les illes de l'Atlàntic, inferiors a les d'altres poblacions situades a una distància geogràfica més petita, com les de Tuníssia, Grècia, Anatòlia i Israel. També la distància genètica de les illes de l'Atlàntic a les poblacions escoceses és més petita que a les poblacions nord-europees i centre-europees en general, fins i tot incloent-hi la de Fontainebleau, a França.

### *Efecte de les barreres*

Ací discutirem algun cas demostratiu del fet que les barreres geogràfiques, ja siguin als mars o les muntanyes, tenen un efecte considerable en l'augment de la distància genètica entre les poblacions que separen.

TAULA 3.— *L'efecte de l'estret de Gibraltar*

	València	Màlaga	Huelva	Tànger	Asni	Essaouira
Màlaga	0,187 465 0,402					
Huelva	0,202 612 0,330	0,104 228 0,456				
Tànger	0,314 625 0,502	0,285 160 1,781	0,296 193 1,534			
Asni		0,425 720 0,590	0,415 680 0,610	0,209 550 0,380		
Essaouira		0,392 810 0,483	0,383 810 0,532	0,215 650 0,331	0,123 189 0,650	
Agadir		0,443 900 0,492	0,428 825 0,518	0,228 750 0,304	0,064 182 0,351	0,133 135 0,992

Comparació de poblacions ibèriques amb poblacions del Marroc:

———— Poblacions pròximes a l'estret  
 ===== Poblacions d'un costat de l'estret pròximes a aquest, les del l'atre, llunyanes

Comparació entre poblacions del mateix continent:

———— Poblacions pròximes entre elles  
 ..... Poblacions allunyades entre elles

En aquesta taula i en la següent es donen tres xifres per cada comparació: 1.ª xifra=Distància genètica  
 2.ª xifra—Distància geogràfica en km; 3.ª xifra=Distància genètica × 1000

La correlació entre les distàncies geogràfiques i les distàncies genètiques, no és lineal. El quocient  $\frac{\text{distància genètica}}{\text{distància geogràfica}}$  decreix considerablement quan la distància geogràfica augmenta.

Actualment, estem estudiant aquesta relació, per la qual cosa de moment procurarem comparar distàncies genètiques entre poblacions separades per distàncies geogràfiques similars. Per a facilitar aquesta comparació, a les taules 3 i 4, a més de les xifres corresponents a les distàncies genètiques i geogràfiques en quilòmetres, també s'hi dona la relació  $\frac{\text{distància genètica}}{\text{distància geogràfica}} \times 100$ . Pel fet que no és lineal la relació entre aquestes distàncies, té poc sentit utilitzar-la per a comparar poblacions separades per distàncies geogràfiques diferents.

Les dades de la taula 3 il·lustren l'efecte de l'estret de Gibraltar. Tànger i les poblacions de Màlaga i Huelva a l'altre costat de l'estret, presenten distàncies genètiques entre 2 i 3 vegades més grans que les poblacions separades per distàncies geogràfiques similars, però del mateix continent (vegeu les distàncies Màlaga-Huelva, Asni-Essaouira, Asni-Agadir i Essaouira-Agadir). Si es comparen poblacions més distants, l'efecte de l'estret queda parcialment emmascarat. Això s'explica perquè aleshores aquest efecte s'afegeix a les diferències entre poblacions del continent. Si comparem, però, les distàncies Tànger-València i Màlaga o Huelva-Asni, Essaouira o Agadir per una part, amb Màlaga o Huelva-València i Tànger-Asni, Essaouira o Agadir per una altra, les distàncies genètiques entre les poblacions de diferent costat de l'estret són gairebé dobles.

Per analitzar una barrera de muntanya podem considerar, per exemple, la barrera pirenaica. Tenim dades sobre 4 poblacions situades als dos costats dels Pirineus. Dues poblacions, Queralbs al sud de la serralada i Lagrasse al nord, estan separades per uns 100 kms. Tenim altres dues poblacions, Barcelona uns 100 kms. al sud de Queralbs i Montpeller, aproximadament a 100 kms. al nord-est de Lagrasse (taula 4). La distància genètica és clarament més gran entre les poblacions separades per la serralada. Al costat sud és interessant notar que València, 385 kms. al sud de Queralbs, presenta una distància genètica només de 0,184 respecte a aquella població. També la distància genètica entre Barcelona i Montpeller, separades pels Pirineus, és més gran que entre Barcelona i València (separades 306 kms.) i que entre Montpeller i Fontainebleau (separades 541 kms.) que són respectivament de 0,123 i 0,211.



## DISCUSSIÓ

Hem de fer notar, especialment, que el treball de DOBZHANSKY i la seva escola en diverses espècies de *Drosophila*, tant en poblacions naturals com experimentals, ha acumulat un gran nombre de proves del fet que els polimorfismes cromosòmics a *Drosophila* tenen un valor adaptatiu. L'existència de clines en algunes ordenacions de *D. subobscura* (11, 18) és una indicació del fet que també en aquesta espècie té un valor adaptatiu. El fet que les distàncies genètiques siguin més grans entre poblacions del nord i del sud que entre les separades en sentit est-oest confirma aquesta conclusió. Per tant, en aquest aspecte, l'ús de la distància genètica només confirma una conclusió ja establerta.

Un fet fins ara menys documentat que es deriva de la present anàlisi és la importància dels factors històrics per a la distribució geogràfica del polimorfisme cromosòmic.

Segons s'ha dit a la introducció, només la consideració de l'origen de les ordenacions cromosòmiques fa pensar que els factors històrics han d'ésser importants. Les inversions són canvis pràcticament no recurrents que s'han produït en una sola població. La seva presència en altres poblacions requereix emigració o flux genètic i la situació de la població d'origen, així com les facilitats perquè es produeixi fluxe genètic o migració a altres poblacions, poden ser de gran importància per a la futura distribució geogràfica d'una nova ordenació.

A més, fins i tot, la significació adaptativa d'una ordenació està condicionada pel seu lloc d'origen. El supergen format per una inversió reuneix un conjunt de gens més o menys coadaptats que són eficaços a l'ambient de la localitat en què s'ha produït. Es pot esperar a més, que aquest conjunt de gens tingui influència en el destí futur i la distribució de les inversions. Per tant, consideracions teòriques ens indueixen a pensar que la interacció entre factors històrics i el valor adaptatiu de les ordenacions sembla ésser el principal determinant de la distribució de les ordenacions cromosòmiques.

Tant a les illes atlàntiques, com a les italianes del Mediterrani central, hi ha molta més semblança entre les illes que entre aquestes i els continents veïns. En un treball anterior <sup>24</sup> es va analitzar la situació a les illes atlàntiques i es concloué que a les seves poblacions s'han mantingut característiques primitives. Les comparacions realitzades en el present treball ens permeten donar un significat més general a aquelles conclusions, ja que trobem una situació semblant a les illes del Mediterrani central. La semblança entre les poblacions de les illes de les dues àrees es

una altra prova del primitivisme de les seves poblacions. Les distàncies genètiques, més petites entre les illes atlàntiques i Escòcia que entre les illes atlàntiques i poblacions menys distants de l'Europa continental, són una altra indicació de la mateixa tendència. Finalment, un altre cas reforça també la teoria que l'aïllament contribueix a conservar el primitivisme: la semblança entre les poblacions de les illes de l'Atlàntic i les del nord de l'Iran en el límit oriental de la distribució de l'espècie, les quals, segon Götz <sup>3</sup>, són marginals i estan aïllades.

El quadre general que s'obté de la present anàlisi és que existeixen 2 àrees principals de diferenciació a les poblacions de *D. subobscura* que corresponen a les àrees continentals europea i africana. En subàrees separades per barreres menys fortes es troben diferenciacions més locals, com a la Península Ibèrica o a Israel. Per altra banda, les àrees més aïllades mantenen un primitivisme i tendeixen a tenir ordenacions cromosòmiques més semblants que altres àrees igualment distants, però no aïllades.

La presència d'una inversió en una àrea geogràfica depèn de la probabilitat que apareixi *in situ*, i que arribi d'altres poblacions, però en els dos casos, a més, s'ha d'establir a la població.

Pel fet de tenir la superfície més petita, és menys probable que una ordenació nova apareixi a les illes que no pas al continent; també, la probabilitat que arribin ordenacions d'altres poblacions a les illes està disminuïda per l'aïllament. Lògicament, aquests dos factors deuen contribuir al conservadorisme de les poblacions insulars. No obstant, la consideració de les dades sobre els *Drosophilids* de les illes Hawai <sup>4</sup> fa sospitar que, a més de la poca superfície i l'aïllament, també les dificultats que troben per establir-se les noves ordenacions poden constituir un factor essencial del conservadorisme a les illes.

En els *Drosophilids* de les Hawaii, l'establiment d'inversions ha estat molt més freqüent que a les poblacions insulars de *D. subobscura*. A Hawaii, els factors d'aïllament i l'àrea petita es presenta igualment, i no hi ha raó per a suposar que la probabilitat que es produeixin noves ordenacions sigui més alta allí. En canvi, la biologia dels *Drosophilids* hawaians, especialment el nombre petit d'individus a les seves poblacions, així com la diferent fase evolutiva de les espècies d'aquesta illes comparades amb *D. subobscura* (aquesta és una espècie molt més vella), podria explicar que les noves ordenacions tinguin més probabilitat d'establir-se a Hawaii.

La probabilitat d'una inversió nova d'establir-se en una població vella i gran amb una estructura genotípica ja molt avançada en el procés de coadaptació és, possiblement, molt petita. Així sembla ser, especialment, quan una nova inversió arriba amb immigrants procedents d'altres poblacions. A les àrees continentals, l'establiment d'una nova inversió és més probable, ja que pot passar a poblacions veïnes per fluxe genètic mitjan-

çant un procés lent i continu, que pot permetre que la coadaptació es vagi produint gradualment. A les àrees aïllades, la manca d'aquest flux continu fa que la integració dels gens o supergens portats per immigrants sigui més difícil.

El descens de la viabilitat observat per PREVOSTI<sup>16</sup> a les F<sub>2</sub> de creuaments entre soques de diferent origen geogràfic és una prova experimental del fet que els conjunts de gens de poblacions separades geogràficament presentin una disminució de coadaptació.

Dades similars han estat obtingudes per altres autors en altres espècies<sup>2,28,29</sup>. Una conseqüència lògica d'aquesta disminució de coadaptació és que sigui difícil per a un supergen que s'hagi originat en una població determinada, establir-se en una altra a la qual arribi portat per immigrants. La dificultat d'establiment pot ésser més important que la restricció de la migració per explicar el fort efecte de barreres aparentment dèbils, com l'estret de Gibraltar o els Pirineus.

#### BIBLIOGRAFIA

1. ANDJELKOVIC, M., SPERLICH, D. — *Inversion polymorphism in a Pannonian population of Drosophila subobscura*. «Egyptian J. Genet. and Cytol.», 2: 144-147 (1973).
2. BRNCIC, D. — *Heterosis and the integration of the genotype in geographic populations of Drosophila pseudoobscura*. «Genetics», 39: 77-88 (1954).
3. BURLA, H., GÖTZ, W. — *Veränderlichkeit des chromosomalen Polymorphismus bei Drosophila subobscura*. «Genetica», 36: 83-104 (1965).
4. CARSON, H. L. et al. — *The evolutionary Biology of the Hawaiian Drosophila*. In HETCH, M. K., STEERE, W. C. — *Essays in Evolution and Genetics in honor of Theodosius Dobzhansky*: 437-544. Amsterdam. North Holland Publ. Company (1970).
5. FRUTOS, R. DE — *Contribution to the study of chromosomal polymorphism in the Spanish populations of Drosophila subobscura*. «Genética Ibérica», 24: 123-140 (1972).
6. GOLDSCHMIDT, E. — *Chromosomal polymorphism in a population of Drosophila subobscura from Israel*. «J. Genet.», 54: 474-496 (1956).
7. GÖTZ, W. — *Chromosomales Polymorphismus in einem Muster von Drosophila subobscura aus Marokko, mit Darstellung der Heterozygotieverhältnisse als Heterozygotiediagramm*. «Z. Vererbungslehre», 97: 40-45 (1965).
8. GÖTZ, W. — *Untersuchungen über den chromosomalen Strukturpolymorphismus in kleinasiatischen und persischen Populationen von Drosophila subobscura Collins*. «Mol. Gen. Genetics», 100: 1-38 (1967).
9. JUNGES, H. E. — *Inversionspolymorphismus in tunesischen Populationen von Drosophila subobscura Collins*. «Archiv. Julius Klaus-Stift», 43: 3-55 (1968).
10. KNIGHT, G. R. — *Structural polymorphism in Drosophila subobscura Coll. from various localities in Scotland*. «Genet. Res.», 2: 1-9 (1961).
11. KRIMBAS, C. B. — *The genetics of Drosophila subobscura populations. II. Inversion polymorphism in a population from Holland*. «Z. Vererbungslehre», 95: 125-128 (1964).

12. KRIMBAS, C. B., ALEVIZOS, U. — *The genetics of Drosophila subobscura populations. IV. Further data on inversion polymorphism in Greece. Evidence of micro-differentiation.* «Egyptian J. Genet. and Cytol.», 2: 121-132 (1973).
13. KUNZE-MÜHL, E., MULLER, E. i SPERLICH, D. — *Quantitative, qualitative und jahreszeitliche Untersuchungen über den chromosomal en Polymorphismus natürlicher Populationen von Drosophila subobscura in der Umgebung von Wien.* «Z. Vererbungslehre», 89: 635-646 (1958).
14. KUNZE-MÜHL, E. i SPERLICH, D. — *Vergleichende Untersuchungen über den chromosomal en Strukturpolymorphismus in Insel- und Festland-Populationen von Drosophila subobscura.* «Z. Vererbungslehre», 39: 237-248 (1962).
15. PENTOS-DAPONTE, A. — *Qualitative und quantitative Untersuchungen über den chromosomal en Polymorphismus natürlicher Populationen von Drosophila subobscura in der Umgebung von Thessolinki (Griechenland).* «Z. Vererbungslehre», 95: 129-144 (1964).
16. PREVOSTI, A. — *Viabilidad en cruces entre poblaciones de Drosophila subobscura de distinta urocedencia geográfica.* «Publicaciones Inst. Biol. Aplic.», XXVI: 53-60 (1957).
17. PREVOSTI, A. — *Tipos cromosómicos de Drosophila subobscura en una población de Lagrasse (Francia).* «Genet. Ibér.», 16: 1-19 (1964).
18. PREVOSTI, A. — *Chromosomal polymorphism in Drosophila subobscura populations from Barcelona (Spain).* «Genet. Res.», 5: 27-38 (1964).
19. PREVOSTI, A. — *Chromosomal polymorphism in Western Mediterranean populations from Drosophila subobscura.* «Genet. Res.», 7: 149-158 (1966).
20. PREVOSTI, A. — *Efecto de la cordillera pirenaica sobre la distribución geográfica de las ordenaciones cromosómicas de Drosophila subobscura.* «Pirineos», 79-80: 221-228 (1968).
21. PREVOSTI, A. — *Chromosomal polymorphism in Drosophila subobscura Coll. populations from the Canary Islands.* «Genet. Ibér.», 23: 69-84 (1971).
22. PREVOSTI, A. — *Chromosomal polymorphism in Drosophila subobscura populations from the Madeira Island.* «Genet. Ibér.», 24: 11-21 (1972).
23. PREVOSTI, A. — *La distancia genética entre poblaciones.* «Miscelánea Alcobé. (Public. Universidad de Barcelona): 109-118 (1974).
24. PREVOSTI, A. — *Chromosomal inversion polymorphism in the Southwestern range of Drosophila subobscura distribution area.* «Genética», 45: 111-125 (1974).
25. SPERLICH, D. — *Untersuchungen über den chromosomal en Polymorphismus einer Population von Drosophila subobscura auf den Liparischen Inseln.* «Z. Vererbungslehre», 92: 74-84 (1961).
26. SPERLICH, D. — *Chromosomale Strukturanalysen und Fertilitätsprüfung an einer Marginalpopulation von Drosophila subobscura.* «Z. Vererbungslehre», 95: 73-81 (1964).
27. SPERLICH, D. i KUNZE-MÜHL, E. — *Der chromosomale Polymorphismus einer Population von Drosophila subobscura auf der Inseln Ustica im Vergleich mit anderen Inseln und Festlandstanorten.* «Z. Vererbungslehre», 94: 94-100 (1963).
28. VETUKHIV, M. — *Integration of the genotype in local populations of three species of Drosophila.* «Evolution», 8: 241-251 (1954).
29. WALLACE, B. — *Interpopulation hybrids in Drosophila melonogaster.* «Evolution», 9: 302-316 (1955).