

**EVOLUCIÓ CROMOSOMÀTICA I ESPECIACIÓ DEL GÈNERE
TIMARCHA (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE)**

Comunicació presentada el dia 18 de febrer de 1971 pel doctor

EDUARD PETITPIERRE i VALL

Departament de Genètica de la Facultat de Ciències de Barcelona

INTRODUCCIÓ

Els estudis cariològics sobre els cromosomes, que començaren a desenvolupar-se al començament d'aquest segle, han esdevingut elements molt útils per a la sistemàtica i per a la caracterització d'alguns dels camins implicats en l'evolució de les espècies.

Segons WHITE ⁹, la gran majoria de les espècies d'animals presenten jocs cromosomàtics típics que permeten de diferenciar-les respecte d'altres espècies veïnes. Aquest fet molt general no és, però, absolut, ja que també són coneguts exemples d'espècies amb cariotipus indistingibles així com casos d'espècies subjectes a variacions en el nombre o en la morfologia dels seus cromosomes.

Tenint en compte el valor i a la vegada les limitacions dels cromosomes com a «indicadors» específics, hem considerat molt convenient d'estendre aquests tipus de recerques al gènere *Timarcha* Latreille, a causa de la seva confusió sistemàtica i les notables semblances morfològiques que manifesten moltes de les formes classificades com a espècies.

En els nostres primers treballs en la citogenètica d'aquest gènere (PETITPIERRE ^{4, 6}) ens limitàrem a descriure els nombres cromosomàtics i les característiques bàsiques de diversos cariotipus. Aquests resultats proporcionaren noves dades sobre el caràcter filogenètic primitiu del gènere i permeteren la separació citològica de certes espècies ben diferenciades morfològicament. Per contra no ens fou possible de detectar diferències evidents entre el conjunt de formes pròximes a *T. goettingensis* (del seu mateix grup o de grups veïns). Així, doncs, el dubte sobre la identitat cariològica d'aquestes últimes *Timarcha* quedava pendent d'ésser aclarit en un nou aprofundiment en el problema. Amb aquesta perspectiva hem desenvolupat un estudi citològic més complet, per quantificació dels resultats mitjançant l'anàlisi estadística dels diversos complements cromosomàtics. Les conclusions derivades d'aquest estudi ens han permès de delimitar d'una manera més precisa la sistemàtica de *Timarcha* i d'esbossar les possibles línies de l'evolució citològica.

MATERIAL I MÈTODES

Les espècies morfològiques i les seves localitats de procedència són descrites en el quadre I. Totes les dades han estat obtingudes de cèl·lules de gònades masculines, i per tant aquests resultats citològics es refereixen només als mascles de les espècies esmentades.

Quasi tots els individus foren prèviament tractats amb una solució aquosa de colquicina al 0,1 % durant 1 a 3 hores. Després de morts, els

QUADRE I

Espècie morfològica	Localitat	Fórmula cariol. o no cr.	Nom- bre indiv.	Nombre cèl·- les comptades	
				Mitosi	Miosi
<i>T. recticollis</i>	Port de la Bonaigua	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	20	61	25
Fairmaire	(Pallars Sobirà)				
<i>T. sinuato-collis</i>	Campelles (Ripollès)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	4	19	11
Fairmaire	Planols (Ripollès)	20	7	44	—
<i>T. montserratensis</i>	Collformic (Osona)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	10	54	50
Bechyné	Vallfornés (Vallès Oriental)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	8	32	21
<i>T. catalaunensis</i>	La Garriga (Vallès Oriental)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	14	33	52
Fairmaire					
<i>T. affinis</i>	Garraf	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	7	21	16
Laboissière	Tibidabo (Barcelona)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	2	13	4
<i>T. fallax</i>	Alió (Alt Camp)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	15	51	20
Pérez	Port d'Àger (Noguera)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	5	9	4
	Aldea (Baix Ebre)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	2	1	8
	Paterna (Horta)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	5	17	11
<i>T. cyanescens</i>	Bidart (Baixos Pirineus)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	2	21	25
Fairmaire	Cap S. Martin (Baixos Pirin.)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	6	20	3
<i>T. maritima</i>	Ondres (Landes)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	3	5	10
Perris		24	1	6	—
<i>T. monticola s. lat.</i>	Vall de Llauset (A. Ribagorça)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	12	42	17
<i>T. perezii</i>	Puerto de Oncala (Soria)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	2	9	4
Fairmaire					
<i>T. geniculata</i>	Puerto de Aliva (Santander)	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	2	4	30
Germar					
<i>T. strangulata</i>	Port de la Bonaigua	$13\text{II} + \text{Xy}_p$	20	75	108
Fairmaire	(Pallars Sobirà)				
<i>T. intermedia</i>	Illa Plana o de Tabarca	$9\text{II} + \text{Xy}_p$	5	30	4
Herrich-Schäffer	(Baix Vinalopó)	20	2	2	—
	Santa Pola (Baix Vinalopó)	$10\text{II} + \text{Xy}_p$	11	21	19
<i>T. balearica</i>	Maó (Menorca)				
Gory					
<i>T. tenebricosa</i>	Planols (Ripollès)	$10\text{II} + \text{Xy}_p$	4	12	4
Fabricius			8	29	2
<i>T. espanyoli</i>	Illa Plana o de Tabarca	$12\text{II} + \text{Xy}_p$	4	10	—
Bechyné	(Baix Vinalopó)	26	4	11	2
	Alacant				
<i>T. tangeriana</i>	Tànger (Marroc)	$12\text{II} + \text{Xy}_p$	3	7	2
Bechyné					

extirparem les gònades i el material dissecat el tenyírem amb orceïna acètica en preparacions temporals. Les millors metafases mitòtiques i I metafases de la miosi foren fotografiades i ampliades a 2000 augments. Quan el nombre de proves fotogràfiques per espècie ha estat reduït (menys de 3 individus analitzats o menys de 5 bones metafases mitòtiques) hem prescindit de l'estudi biomètric per raó de la insuficiència dels resultats, i hem fet destacar tan sols els caràcters fonamentals del cariotipus.

Les mesures dels cromosomes metafàsics en mitosi foren obtingudes per mitjà d'un peu de rei de puntes fines, sobre les còpies fotogràfiques a 2000 augments, excepte a *T. strangulata* (espècie de cromosomes més difícilment caracteritzables), on foren fetes a 3500 augments.

RESULTATS

En el quadre I hom descriu les espècies estudiades i llurs localitats de procedència, els nombres cromosomàtics i les cèl·lules comptades. En les figures 1-16 podem veure els cariotipus de la major part de les espècies estudiades. La morfologia i l'estructura cromosomàtica de les espècies pròximes a *T. goettingensis* són descrites en els quadres II i III respectivament. En tres de les poblacions examinades d'aquest últim grup descobrirem l'existència de polimorfisme cromosomàtic en l'estructura de certs elements del complement cariològic. Els cariotipus, amb llurs dades citològiques, d'altres espècies de *Timarcha* més diferenciades morfològicament respecte a les anteriors, són representades en els quadres IV i V.

En les observacions citològiques de les I metafases mitòtiques trobarem sempre un nombre de bivalents que corresponia a la meitat del nombre d'elements cromosomàtics del complement. A més, totes les espècies mostraren el tipus d'associació dels cromosomes sexuals en «paracaigudes» (un X_{Yp}), com a mecanisme determinant del sexe (figs. 17-21).

DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS

L'examen citològic de les diverses *Timarcha* incloses en aquest treball ens mostra que onze espècies, del total de les disset, tenen cariotipus molt semblants o indiferenciables. En el quadre II hom pot comprovar que els cariotipus de *T. goettingensis* (DUTRILLAUX i CHEVIN²) i *T. recticollis* són indiferenciables quant a la longitud relativa de llurs cromosomes. Les posicions del centròmers (quadre III) també coincideixen, amb l'única excepció del cromosoma X. L'estructura submetacèntrica d'aquest cromo-

Longituds relatives mitjanes dels cromosomes metafàsics

Les dades sobre *T. goettingensis*

Espècie morfològica	Cromosoma		1	2	3	4
	Nom- bre indiv.	Nom- bre cèl·lul.				
<i>T. goettingensis</i>	?	6	$20,93 \pm 0,75$	$16,80 \pm 0,89$	$12,70 \pm 0,74$	$7,76 \pm 0,37$
<i>T. recticollis</i>	6	13	$19,30 \pm 0,24$	$16,07 \pm 0,22$	$12,80 \pm 0,11$	$8,74 \pm 0,27$
<i>T. sinuatoollis</i>	5	12	$16,66 \pm 0,27$	$16,19 \pm 0,15$	$15,21 \pm 0,18$	$8,81 \pm 0,12$
<i>T. cyanescens</i>	4	6	$16,74 \pm 0,34$	$16,35 \pm 0,21$	$15,16 \pm 0,15$	$8,01 \pm 0,14$
<i>T. montserratensis</i>	4	12	$16,39 \pm 0,23$	$15,88 \pm 0,18$	$15,00 \pm 0,20$	$8,78 \pm 0,13$
<i>T. affinis</i>	5	7	$16,67 \pm 0,28$	$16,03 \pm 0,24$	$15,25 \pm 0,22$	$8,13 \pm 0,12$
<i>T. fallax</i>	3	7	$17,06 \pm 0,30$	$16,10 \pm 0,06$	$15,62 \pm 0,18$	$8,22 \pm 0,16$
<i>T. catalaunensis</i>	5	10	$17,79 \pm 0,16$	$16,41 \pm 0,15$	$15,12 \pm 0,14$	$8,12 \pm 0,16$

Índexs centromèrics mitjans dels cromosomes metafàsics

Les dades sobre *T. goettingensis* són de DUTRILLAUX i CHEVIN (1969).

Espècie morfològica	Cromosoma		1	2	3	4	5
	Nom- bre indiv.	Nom- bre cèl·lul.					
<i>T. goettingensis</i>	?	6	$46,0 \pm 2,0$ m	$25,0 \pm 2,0$ sm	$45,0 \pm 1,0$ m	00,0 a	$37,0 \pm 2,0$ sm
<i>T. recticollis</i>	6	13	$46,1 \pm 0,5$ m	$27,8 \pm 0,3$ sm	$46,0 \pm 0,5$ m	00,0 a	$38,1 \pm 0,6$ m
<i>T. sinuatoollis</i>	5	12	$36,7 \pm 0,5$ sm	$25,4 \pm 0,3$ sm	$44,3 \pm 0,7$ m	00,0 a	$38,3 \pm 0,9$ m
<i>T. cyanescens</i>	4	6	$36,2 \pm 0,7$ sm	$26,3 \pm 0,3$ sm	$44,0 \pm 0,4$ m	00,0 a	$39,1 \pm 0,8$ m
<i>T. montserratensis</i>	4	12	$37,0 \pm 0,5$ sm	$25,9 \pm 0,6$ sm	$44,0 \pm 0,6$ m	00,0 a	$38,3 \pm 0,8$ m
<i>T. affinis</i>	5	7	$35,5 \pm 0,7$ sm	$24,3 \pm 0,9$ sa	$44,1 \pm 0,7$ m	00,0 a	$37,4 \pm 0,8$ sm
<i>T. fallax</i>	3	7	$34,4 \pm 0,5$ sm	$23,6 \pm 0,6$ sa	$42,7 \pm 0,4$ m	00,0 a	$36,1 \pm 1,1$ sm
<i>T. catalaunensis</i>	5	10	$38,4 \pm 0,3$ m	$25,3 \pm 0,6$ sm	$27,1 \pm 0,9$ sm	00,0 a	$38,7 \pm 0,6$ m
<i>T. maritima</i>	2	5	sa	sa	m	a	m
<i>T. perezi</i>	2	3	sa	sa	m	a	m
<i>T. monticola</i> s. lat.	2	5	sa	sa	m	a	m
<i>T. geniculata</i>	1	2	sa	sm	m	a	m

I

espèces morphologiques del «complex T. goettingensis».
 e DUTRILLAUX i CHEVIN (1969).

	6	7	8	9	X	y
52	$6,89 \pm 0,48$	$6,17 \pm 0,26$	$5,78 \pm 0,29$	$5,44 \pm 0,22$	$14,61 \pm 1,02$	$5,07 \pm 0,54$
07	$7,26 \pm 0,07$	$6,96 \pm 0,05$	$6,71 \pm 0,05$	$5,65 \pm 0,07$	$12,50 \pm 0,19$	$5,18 \pm 0,10$
05	$7,43 \pm 0,05$	$7,05 \pm 0,05$	$6,52 \pm 0,09$	$5,42 \pm 0,11$	$12,81 \pm 0,40$	$4,77 \pm 0,22$
10	$7,66 \pm 0,08$	$7,27 \pm 0,09$	$6,90 \pm 0,13$	$5,74 \pm 0,11$	$11,72 \pm 0,38$	$4,80 \pm 0,22$
11	$7,75 \pm 0,12$	$7,33 \pm 0,11$	$6,99 \pm 0,11$	$5,83 \pm 0,11$	$12,78 \pm 0,29$	$5,26 \pm 0,18$
14	$7,44 \pm 0,11$	$7,06 \pm 0,09$	$6,62 \pm 0,12$	$5,66 \pm 0,18$	$12,99 \pm 0,33$	$5,36 \pm 0,31$
10	$7,24 \pm 0,06$	$6,73 \pm 0,10$	$6,41 \pm 0,08$	$5,45 \pm 0,07$	$13,38 \pm 0,39$	$4,96 \pm 0,18$
06	$7,17 \pm 0,08$	$6,77 \pm 0,09$	$6,33 \pm 0,05$	$5,35 \pm 0,15$	$13,31 \pm 0,32$	$5,08 \pm 0,22$

II

espèces morphologiques del «complex T. goettingensis».
 etacèntric, sm = submetacèntric, sa = subacrocentric, a = acrocentric.

6	7	8	9	X	y
$\langle 44,0-48,0 \rangle$ m	$\langle 44,0-48,0 \rangle$ m	$\langle 44,0-48,0 \rangle$ m	$\langle 44,0-48,0 \rangle$ m	$50,0 \pm 1,0$ m	$36,0 \pm 1,0$ sm
$46,4 \pm 0,4$ m	$44,7 \pm 0,6$ m	$45,9 \pm 0,5$ m	$46,1 \pm 0,4$ m	$25,8 \pm 0,7$ sm	$39,4 \pm 0,7$ m
$46,0 \pm 0,5$ m	$43,8 \pm 0,9$ m	$45,3 \pm 0,8$ m	$45,8 \pm 0,6$ m	$39,6 \pm 1,0$ m	$40,1 \pm 0,8$ m
$46,3 \pm 0,3$ m	$43,5 \pm 0,3$ m	$44,0 \pm 0,7$ m	$46,7 \pm 0,5$ m	$39,2 \pm 0,8$ m	— m
$44,9 \pm 0,6$ m	$44,6 \pm 0,6$ m	$44,7 \pm 0,7$ m	$44,4 \pm 0,9$ m	$32,5 \pm 0,8$ sm	$38,4 \pm 1,2$ m
$46,0 \pm 0,5$ m	$42,5 \pm 0,3$ m	$45,6 \pm 0,5$ m	$45,6 \pm 0,8$ m	$28,8 \pm 1,0$ sm	$38,7 \pm 1,1$ m
$43,0 \pm 0,7$ m	$42,4 \pm 1,2$ m	$43,7 \pm 1,2$ m	$44,5 \pm 0,8$ m	$27,8 \pm 1,5$ sm	$38,3 \pm 1,0$ m
$45,1 \pm 0,7$ m	$45,0 \pm 0,8$ m	$43,8 \pm 0,9$ m	$46,3 \pm 0,5$ m	$45,3 \pm 0,7$ m	$40,6 \pm 1,8$ m
m	m	m	m	m	m
m	m	m	m	sm	m
m	m	m	m	a	m
m	m	m	m	a	m
m	m	m	m	sm	m

soma a *T. recticollis*, ha derivat probablement de la metacèntrica de *T. goettingensis* per mitjà d'una inversió pericèntrica.

L'observació de les dades de longituds relatives dels tres primers autosomes de *T. goettingensis* i *T. recticollis* mostra unes diferències ben marcades si les comparem amb les corresponents a les dels mateixos cromosomes de les altres espècies del conjunt (quadre II). Aquestes diferències afecten els autosomes 1 i 3 però la suma de les longituds relatives roman aproximadament constant en totes les espècies. Cal doncs suposar una reordenació cromosomàtica del tipus d'una translocació recíproca entre els autosomes 1 i 3, com a fenomen citològic implicat en l'origen de les últimes espècies a partir de *T. goettingensis*.

Les diferències en les longituds relatives dels cromosomes d'aquestes darreres *Timarcha* són poc apreciables, excepte en el cas de l'autosoma 1 de *T. catalaunensis* que és una mica més llarg, potser a causa d'una petita duplicació (quadre II).

En analitzar la posició del centròmer dins aquest grup d'espècies trobem diversos cariotipus que són idèntics o quasi idèntics. Així succeeix a *T. sinuatocollis*, *T. cyanescens*, *T. montserratensis*, *T. affinis* i *T. fallax* les quals únicament mostren diferències en el cromosoma X, d'altra banda poc pronunciades. De manera semblant, els cariotipus de *T. maritima*, *T. perezi*, *T. monticola* (*s. lat.*) i *T. geniculata*, que presenten a diferència de les anteriors el cromosoma 1 subacrocèntric, tan sols difereixen entre ells també per l'estructura del cromosoma X (quadre III). En totes aquestes espècies, les diferències estructurals en els autosomes 1 i 3 i en el cromosoma X poden ésser atribuïdes molt probablement a inversions pericèntriques.

Els estudis biogeogràfics de les espècies anteriors proporcionen dades d'interès que complementen la informació citològica. Fins on arriba la nostra coneixença, la quasi totalitat d'aquestes espècies són al·lopàtriques, és a dir, no conviuen en la mateixa localitat. A més, les semblances citogenètiques esmentades abans corresponen a les espècies d'àrees geogràfiques pròximes. Malgrat tot, aquesta relació no és completament exacta, ja que *T. catalaunensis* ocupa una regió veïna a les de *T. affinis* i *T. montserratensis*, però en canvi mostra diferències en la longitud relativa de l'autosoma 1 i en l'estructura dels cromosomes 3 i X. Igualment, *T. cyanescens* (espècie no diferenciada citològicament de *T. sinuatocollis*) té un cariotipus diferent dels de *T. maritima*, *T. perezi*, *T. geniculata* i *T. monticola* (*s. lat.*), espècies distribuïdes per regions situades a l'oest de les anteriors.

L'estudi de certs caràcters morfològics i de la genitèlia masculina demostra l'existència d'una variabilitat de transició geogràfica que és molt evident en les poblacions catalanes en la direcció nord-sud (PETITPIERRE⁵).

Les dades citològiques concorden en gran manera amb els estudis morfològics esmentats, per als quals considerarem com a molt probable la hipòtesi d'una variació de tipus clinal. Moltes d'aquestes formes deuen ésser així actualment o potencialment interfecundables dins les àrees de contacte. Les diferències cromosòmiques degudes a inversions pericèntriques poden estar relacionades amb el procés d'especiació i el grau més gran o més petit d'aquestes diferències condicionarà segurament un nivell d'aïllament reproductor correlatiu.

QUADRE IV

Longituds relatives mitjanes dels cromosomes metafàsics en altres espècies de *Timarcha*.

Espècie	<i>T. strang.</i>	<i>T. interm.</i>	<i>T. balear</i>
Nombre indiv.	3	3	3
Nombre cèl·lul.	4	5	6
<i>Cromosoma</i>			
1	$10,38 \pm 0,17$	$15,73 \pm 0,33$	$17,53 \pm 0,17$
2	$8,90 \pm 0,08$	$14,48 \pm 0,30$	$15,47 \pm 0,17$
3	$8,30 \pm 0,04$	$11,55 \pm 0,17$	$11,82 \pm 0,18$
4	$7,77 \pm 0,11$	$10,89 \pm 0,09$	$8,95 \pm 0,18$
5	$7,45 \pm 0,07$	$10,39 \pm 0,07$	$8,35 \pm 0,14$
6	$7,44 \pm 0,15$	$9,71 \pm 0,21$	$7,29 \pm 0,08$
7	$7,18 \pm 0,07$	$6,95 \pm 0,15$	$6,57 \pm 0,09$
8	$6,97 \pm 0,20$	$6,50 \pm 0,05$	$6,23 \pm 0,04$
9	$6,67 \pm 0,18$	$5,21 \pm 0,26$	$5,97 \pm 0,04$
10	$6,04 \pm 0,17$		$5,09 \pm 0,12$
11	$5,70 \pm 0,05$		
12	$5,35 \pm 0,21$		
13	$4,93 \pm 0,04$		
X	$10,37 \pm 0,28$	$13,01 \pm 0,19$	$9,63 \pm 0,06$
y	$3,54 \pm 0,08$	$4,33 \pm 0,11$	$3,82 \pm 0,18$

Els exemples de polimorfisme cromosomàtic per inversió que hem pogut detectar a tres poblacions de *Timarcha* (Vallfornés, Alió i Paterna), la primera de *T. montserratensis* i les últimes de *T. fallax*, poden ésser interpretats com a etapes prèvies abans que arribi a fixar-se la nova inversió, de la mateixa manera que en les llagostes nord-americanes dels gèneres *Trimerotropis*, *Circotettix* i *Aerochoreutes* (WHITE^{8, 9}). El caràcter àpter de les *Timarcha* juntament amb el descens en el nombre d'individus que experimenten les poblacions sota condicions ambientals adverses, són fac-

tors d'efecte considerable per a facilitar la fixació de les reordenacions cromosomàtiques polimòrfiques.

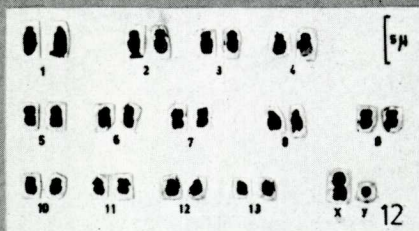
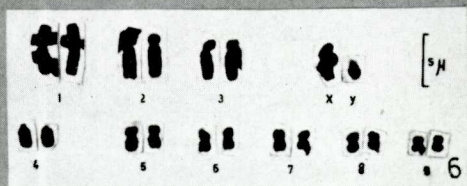
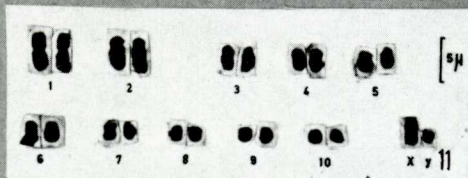
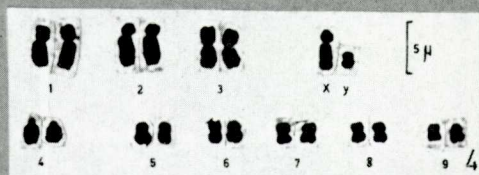
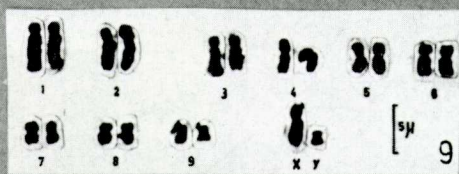
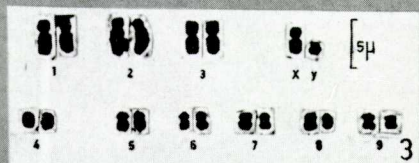
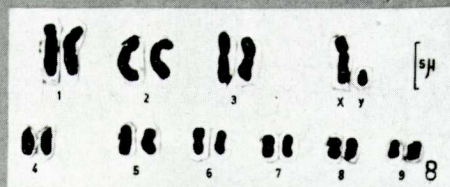
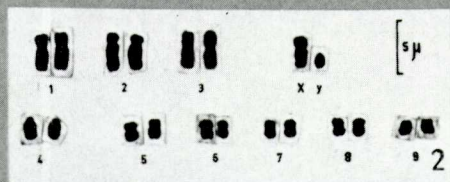
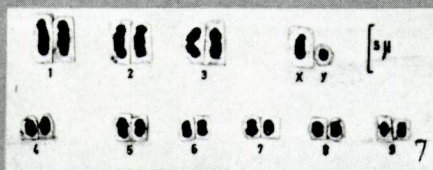
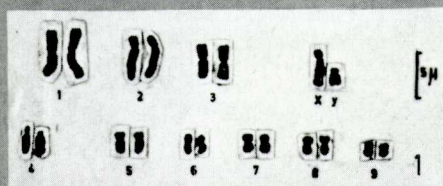
La categoria taxonòmica exacta de cada una de les formes incloses en el denominat per nosaltres «complex *T. goettingensis*» (PETITPIERRE⁵) és un problema difícil de resoldre perquè no tenim cap dada sobre hibridització entre les formes que difereixen per inversions pericèntriques, ni tampoc hem pogut estudiar al comportament miòtic dels possibles individus heterozigòtics per a reordenacions cromosomàtiques. A falta d'aquestes dades, i tenint en compte els estudis de variabilitat morfològica i les anàlisis dels cariotipus, la millor explicació en termes de sistemàtica moderna és considerar el conjunt com un grup d'espècies i semiespècies (espècies incipients, MAYR³) que probablement no han arribat a adquirir un aïllament sexual complet. D'acord amb aquest punt de vista, el «complex *T. goettingensis*» seria una superspècie. El exemples de poblacions alopatríques parcialment o completament aïllades són freqüents entre els animals de poca mobilitat o d'hàbitats molt especialitzats (MAYR³). La baixa capacitat de dispersió de les *Timarcha*, encara més accentuada per les barreres naturals quan existeixen, ha afavorit extraordinàriament la fragmentació de les poblacions en especial en els països muntanyencs com la nostra península.

No hem pogut trobar fins ara casos evidents de polimorfisme en el nombre cromosomàtic a *Timarcha*. L'únic cariotipus anormal fou el d'un exemplar de *T. maritima* amb $2n = 24$ cromosomes, que no podia ésser considerat derivat per fragmentació cromosomàtica, ja que presentava els 20 cromosomes habituals més 4 petits cromosomes metacèntrics molt difícilment diferenciables; per això creiem que podria haver estat originat per una anomalia en la distribució miòtica.

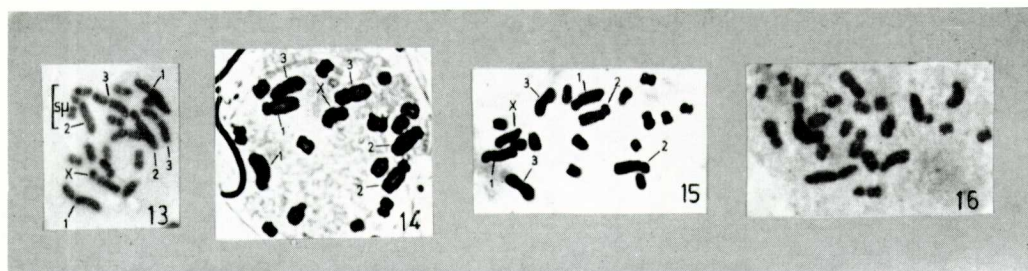
Totes les altres espècies de *Timarcha* incloses en aquest treball presenten cariotipus perfectament separables els uns dels altres. Les sis espècies estudiades són, per la seva morfologia (BECHYNÉ¹) i per l'aparell genital masculí (PETITPIERRE⁵), més evolucionades que les anteriors. Com a caràcter citològic comú manifesten una major simetria dels cariotipus, amb elements cromosomàtics de mida intermèdia entre els grans i els petits.

El nombre cromosomàtic de *T. intermedia*, $2n = 20$, es manté invariable respecte a les anteriors *Timarcha*, però el cariotipus varia notablement per l'efecte de possibles translocacions recíproques, inversions pericèntriques i potser també de petites duplicacions (fig. 9, quadres IV i V).

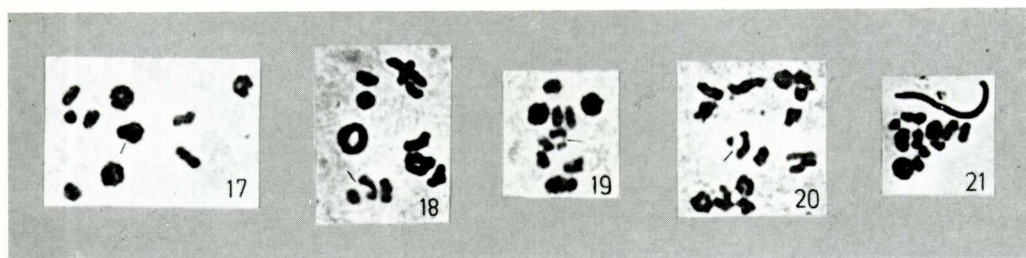
En els cariotipus de *T. balearica* i de *T. tenebricosa* hom observa un augment del nombre cromosomàtic des de $2n = 20$ a $2n = 22$, per dissociació o fragmentació d'un cromosoma gran. Aquestes dues espècies guarden certes semblances cariològiques (figs. 10 i 11, quadre V), que concorden amb algunes similituds de l'aparell genital masculí, bé que la



FIGS. 1-12. — Cariotipus de: 1) *T. recticollis*, 2) *T. sinuotocollis*, 3) *T. cyanescens*, 4) *T. montserratensis*, 5) *T. fallax*, 6) *T. catalaunensis*, 7) *T. perezi*, 8) *T. geniculata*, 9) *T. intermedia*, 10) *T. balearica*, 11) *T. tenebricosa*, 12) *T. strangulata*



FIGS. 13-16. — Metafases mitòtiques de: 13) *T. affinis*, 14) *T. maritima*, 15) *T. monticola* s. lat., 16) *T. espanyoli*



FIGS. 17-21. — Metafases I que mostren l'associació en «paracaigudes» dels cromosomes sexuals de: 17) *T. sinuatocollis*, 18) *T. fallax*, 19) *T. perezi*, 20) *T. strangulata*, 21) *T. balearica*

QUADRE V

Índexs centromèrics mitjans dels cromosomes metafàsics en altres espècies de *Timarcha*.
m = metacèntric, *sm* = submetacèntric, *sa* = subacrocentric, *a* = acrocentric.

Espècies	<i>T. strang.</i>	<i>T. interm.</i>	<i>T. balear.</i>	<i>T. tenebr.</i>	<i>T. espag.</i>
Nombre ind.	3	2	3	3	2
Nombre cèl.	4	4	6	3	2
<i>Cromosoma</i>					
1	00,0 a	19,4 ± 0,4 sa	46,5 ± 0,8 m	m	m
2	31,6 ± 0,5 sm	27,8 ± 0,7 sm	24,4 ± 0,3 sa		
3	29,8 ± 1,3 sm	30,4 ± 2,1 sm	43,5 ± 0,6 m	sm	m
4	28,2 ± 1,1 sm	34,4 ± 1,3 sm	38,6 ± 0,7 m	m	a
5	46,2 ± 1,6 m	44,3 ± 0,7 m	40,1 ± 1,1 m	sa	a
6	38,0 ± 1,6 m	38,1 ± 1,5 m	47,0 ± 0,7 m	m	m
7	46,2 ± 1,2 m	44,0 ± 0,6 m	46,7 ± 0,6 m	m	m
8	00,0 a	43,2 ± 1,2 m	43,7 ± 1,0 m	m	m
9	45,6 ± 1,7 m	43,6 ± 0,8 m	47,7 ± 0,3 m	m	m
10	38,5 ± 1,3 m		46,7 ± 0,6 m	m	m
11	47,3 ± 1,4 m				m
12	00,0 a				m
13	45,2 ± 1,5 m				
X	46,5 ± 1,5 m	30,7 ± 2,1 sm	40,6 ± 1,1 m	sm	sa?
y	— m	37,6 ± 0,1 m	46,0 ± 1,0 m	m	m

morfologia de *T. balearica* és més especialitzada que la de *T. tenebricosa* (PETITPIERRE⁵). Aquests fets suggereixen un origen filogenètic comú a partir d'espècies més primitives (potser *T. lugens* Rosenh.) del sud-est ibèric. La distribució actual de *T. tenebricosa*, espècie europea que no ultrapassa els Pirineus, contradiu la nostra hipòtesi, bé que aquesta distribució no deu correspondre probablement a l'original, ja que totes les espècies amb què conviu (exceptuant *T. nicaensis* Villa) són molt diferents i bastant més primitives. Tant en el cariotipus de *T. tenebricosa* com en el de *T. balearica*, a part l'augment cromosomàtic, també sembla que hi ha hagut altres reordenacions cromosomàtiques com és ara inversions pericèntriques i potser deleccions, com a fenòmens citològics relacionats amb l'especiació.

T. strangulata constitueix una branca independent que deu derivar directament d'alguna de les espècies pirenenques de 20 cromosomes pròximes a *T. goettingensis* (potser *T. monticola* Duf.). Les dades morfològiques i biogeogràfiques (endemisme alpí dels Pirineus) suggereixen un origen recent (BECHYNÉ¹). D'altra banda, la genitèlia masculina també és molt característica respecte a la de totes les altres espècies (PETITPIERRE⁵). En relació amb l'anterior, el nombre cromosomàtic, $2n = 28$, és perfectament diferenciable i el més alt que hem trobat fins ara en el gènere. Considerant l'origen de *T. strangulata* a partir d'alguna de les espècies de 20 cromosomes, cal suposar l'existència de quatre dissociacions o fragmentacions cromosomàtiques acompanyades segurament d'altres reordenacions, com és ara inversions pericèntriques.

Els nombres cromosomàtics de *T. espanyoli* i de *T. tangeriana*, $2n = 26$, expliquen, d'acord amb la morfologia (BECHYNÉ¹) i la genitèlia masculina (PETITPIERRE⁵), la posició filogenètica més recent d'aquestes espècies. La distribució geogràfica de les espècies que pertanyen a aquest grup és nord-africana, excepte *T. espanyoli* que està restringida a les regions litorals i sublitorals de les comarques meridionals valencianes, i és possiblement una espècie relict. Amb les actuals coneixences citològiques no tindria cap sentit intentar l'establiment de l'origen i la diversificació cromosomàtica d'aquest grup, a falta d'estudis cromosomàtics sobre moltes més espècies. Malgrat això, per extensió hipotètica dels resultats obtinguts en les formes del «complex *T. goettingensis*» i donades les fortes semblances morfològiques que presenten certes espècies nord-africanes, per exemple: *T. rugosa* L., *T. ventricosa* Wse. i *T. tangeriana* Bech., no seria pas estrany de trobar-nos amb una situació evolutiva semblant a la descrita en aquelles formes.

El recull i interpretació de totes les dades citològiques obtingudes a *Timarcha* ens mostra que les espècies considerades com a primitives, és a dir, les formes veïnes de *T. goettingensis*, tenen cariotipus de

$2n = 18^{II} + Xy$, cromosomes. Aquesta fórmula cromosomàtica és considerada com la més primitiva i freqüent dels coleòpters (SMITH⁷), amb concordança amb la morfologia d'aquelles formes de *Timarcha*. La diversificació específica del gènere a partir de les *Timarcha* de 20 cromosomes sembla realitzar-se en diverses línies i comporta sovint un augment del nombre cromosomàtic. Aquesta tendència correspon bastant exactament al poblament biogeogràfic del gènere des d'Europa fins al nord d'Àfrica (exceptuant les *Americanotimarcha* Jolivet de l'oest dels Estats Units). L'estudi citològic d'altres espècies ibèriques i del nord d'Àfrica, com a centres secundaris importants d'especiació, podrà aclarir gran part dels problemes relacionats amb la sistemàtica i conèixer els camins evolutius principals de les *Timarcha*.

BIBLIOGRAFIA

1. BECHYNÉ, J. — *Contribution à la connaissance du genre «Timarcha» Latr. 12: Etudes phylogénétiques et zoogéographiques (Col. Phyt. Chrys.)*. Sbornick Narod. Musea Praze 4, 2, 62 p., 1948.
2. DUTRILLAUX, B., i CHEVIN, H. — *Etude cytogénétique de «T. goettingensis» L. et de «T. normanna» Reiche (Col. Chrysomelidae)*. «Bull. Soc. Ent. France», 74: 219-224 (1969).
3. MAYR, E. — *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge Mass. 797 p., 1963.
4. PETITPIERRE, E. — *Sistemàtica i constitució cromosòmica de «Timarcha» (Col. Chrysomelidae). El cariotipus d'algunes formes catalanes*. «Treballs Soc. Cat. Biol.», 25: 13-17 (1968).
5. PETITPIERRE, E. — *Variaciones morfológicas y de la genitalia en las «Timarcha» Latr. (Col. Chrysomelidae)*. «P. Inst. Biol. Apl.», 48: 5-16 (1970).
6. PETITPIERRE, E. — *Contribuciones citogenéticas a la filogenia de las «Timarcha» Latr. (Col. Chrysomelidae)*. I Symposium Inter. Zoofilogenia, Salamanca 1969.
7. SMITH, S. G. — *The cyto-taxonomy of Coleoptera*. «Can. Entoml.», 82: 58-60 (1950).
8. WHITE, M. J. D. — *Animal cytology and evolution*. Cambridge Univ. Press, 454 p., 1954.
9. WHITE, M. J. D. — *Chromosomal rearrangements and speciation in animals*. «Ann. Rev. Genet.», 3: 75-98 (1969).

NOTA. — Hem d'agrair l'estimable orientació del Professor Antoni Prevosti durant el desenvolupament d'aquest treball, així com la seva crítica i discussió del manuscrit. També ens cal regraciar totes aquelles persones que han col·laborat amb la tramesa d'insectes vius per a l'estudi citogenètic, sense les quals el treball hauria estat molt més incomplet.