

DISTRIBUCIÓ I ADAPTACIÓ DE
Drosophila subobscura
A NORD-AMÈRICA

MARTA PASCUAL i BERNIOLA

Febrer 1993

3.2.2.1 Diferències en la proporció de sexes (sex ratio)

S'ha descrit a diferents espècies del grup obscura de *Drosophila* una desviació en la proporció de sexes o "sex ratio", de manera que sovint la descendència de femelles agafades a la natura és pràcticament unisexual i únicament formada per femelles (Lakovaara et al, 1982). S'han fet molts estudis sobre el sex ratio a *D.pseudoobscura* des de que Sturtevant & Dobzhansky (1936) van demostrar que els mascles sex ratio (SR) presentaven tres inversions independents en el braç dret del cromosoma X. A *D.subobscura* s'ha trobat una ordenació que funciona com un cromosoma sex-ratio (SR) restringida a poblacions del Nord d'Àfrica i de les Canàries (Hauschteck-Jungen, 1990). Els mascles SR d'aquesta espècie produeixen un nombre més elevat de femelles del que s'esperaria segons el nombre de femelles produïts per mascles control, indicant l'existència de mecanismes que compensen la pèrdua d'esperma-Y (Hauschteck-Jungen et al, 1987). En canvi a *D.pseudoobscura* s'ha trobat el mateix nombre de femelles produïdes pels mascles SR que pels normals (Polycansky, 1979), encara que generalment el que hi ha és una menor viabilitat dels individus SR (Beckenbach, 1978; Curstinger & Feldman, 1980).

Quan es van constituir les soques utilitzades en el present treball es van separar primerament les femelles capturades en el camp en pots individuals, i es va classificar la descendència d'aquestes femelles mitjançant els mascles. Es va detectar que un nombre considerable de pots, que es creia que pertanyien a l'espècie *D.pseudoobscura*, presentaven una descendència formada únicament per femelles; aquests individus no van ser seleccionats per a fundar la soca corresponent però no podem estar segurs de no haver utilitzat individus de *D.pseudoobscura* provinents de pots amb nombre elevat de femelles i pocs mascles. Com un factor més a considerar en la competència interespecífica vam analitzar la proporció entre mascles i femelles per a cada una de les dues espècies.

La mitjana i la desviació típica dels mascles i les femelles per a la supervivència i la productivitat (Taula 11) ens indica que el nombre de mascles nascuts és menor que el de femelles. Amb l'anàlisi multivariant i univariant del factor sexe la soca de Eureka de *D.subobscura* no presenta diferències significatives entre mascles i femelles, ni per

Taula 11. Efecte de la proporció de sexes en el total dels experiments de Tipus 2 i per a les dues espècies per separat.

D.subobscura (Eureka)

Variable .. SURVN		supervivència normalitzada		
FACTOR	CODE	Mean	Std. Dev.	N
SEX	MASCLES	1.060	.207	169
SEX	FEMELLES	1.031	.225	169

Variable .. PRODN		productivitat per femella normalitzada		
FACTOR	CODE	Mean	Std. Dev.	N
SEX	MASCLES	.456	.450	169
SEX	FEMELLES	.513	.486	169

Multivariate Tests of Significance (S = 1, M = 0, N = 166 1/2)

Test Name	Value	Approx. F	Hypoth. DF	Error DF	Sig. of F
Wilks	.98434	2.66484	2.00	335.00	.071

Univariate F-tests with (1,336) D. F.

Variable	Hypoth. SS	Error SS	Hypoth. MS	Error MS	F	Sig. of F
SURVN	.07133	15.67694	.07133	.04666	1.52886	.217
PRODN	.27348	73.78645	.27348	.21960	1.24533	.265

D.pseudoobscura (Gilroy)

Variable .. SURVN		supervivència normalitzada		
FACTOR	CODE	Mean	Std. Dev.	N
SEX	MASCLES	1.188	.165	169
SEX	FEMELLES	1.199	.180	169

Variable .. PRODN		productivitat per femella normalitzada		
FACTOR	CODE	Mean	Std. Dev.	N
SEX	MASCLES	1.140	.630	169
SEX	FEMELLES	1.337	.644	169

Multivariate Tests of Significance (S = 1, M = 0, N = 166 1/2)

Test Name	Value	Approx. F	Hypoth. DF	Error DF	Sig. of F
Wilks	.97444	4.39377	2.00	335.00	.013

Univariate F-tests with (1,336) D. F.

Variable	Hypoth. SS	Error SS	Hypoth. MS	Error MS	F	Sig. of F
SURVN	.01022	10.00569	.01022	.02978	.34306	.558
PRODN	3.28138	136.30564	3.28138	.40567	8.08875	.005

cada una de les variables per separat; mentre que per a la soca de *D.pseudoobscura* de Gilroy les diferències són significatives malgrat que amb l'anàlisi univariant únicament la productivitat ho és.

Amb els cultius monoespècífics control de cada espècie eliminem el possible error comès al classificar les femelles incorrectament. Analitzant les densitats i temperatures (Taula 12) per separat veiem que les diferències entre mascles i femelles

Taula 12. Anàlisi multivariant (Λ de Wilks) i univariant (de cada variable dependent - SURVN, PRODN) de les diferències en la proporció de sexes dels cultius monoespècífics (CONTROL) de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* a diferents condicions de densitat i temperatura.

ESPÈCIE	DENS	TEMP	Λ WILKS	SURVN	PRODN
<i>D.pseudoobscura</i>	200	18	1.726 (0.202)	2.753 (0.111)	0.183 (0.673)
<i>D.pseudoobscura</i>	200	22	5.477* (0.012)	0.162 (0.691)	8.677* (0.007)
<i>D.pseudoobscura</i>	600	18	2.678 (0.095)	0.113 (0.740)	5.475* (0.030)
<i>D.pseudoobscura</i>	600	22	3.929* (0.036)	0.002 (0.966)	7.126* (0.014)
<i>D.subobscura</i>	200	18	0.309 (0.737)	0.522 (0.478)	0.085 (0.774)
<i>D.subobscura</i>	200	22	1.247 (0.308)	0.158 (0.695)	2.480 (0.130)
<i>D.subobscura</i>	600	18	0.560 (0.580)	0.232 (0.635)	0.640 (0.433)
<i>D.subobscura</i>	600	22	1.316 (0.289)	0.130 (0.722)	2.357 (0.139)

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.001$

no són mai significatives per a *D.subobscura*, en canvi a *D.pseudoobscura* les diferències entre mascles i femelles són significatives a 22°C i a les dues densitats, encara que mitjançant l'anàlisi univariant tant sols les diferències entre les productivitats són significatives. Quan els cultius monoespecífics de *D.pseudoobscura* es mantenen a 18°C i elevada densitat, encara que l'anàlisi multivariant no és significativa si que ho és l'univariant per a la productivitat. Els nostres resultats no s'ajusten als trobats per Wallace (1948) en el laboratori, on el cromosoma SR s'eliminava a 25°C mentre que establia un equilibri amb el cromosoma estandard a 16½°C. Aquesta ordenació pel contrari a la natura presenta freqüències elevades en zones calentes (30% al sud d'Arizona) i desapareix de zones fredes (nord de Califòrnia) (Sturtevant & Dobzhansky, 1936), també s'ha observat una repetitivitat en la freqüència de cromosoma SR al llarg de tres anys en una població de *D.pseudoobscura* a Riverside, al sud de Califòrnia, on s'ha detectat variacions estacionals de l'ordenació (Bryant et al., 1982). Wu (1983) observa una disminució de la virilitat ("sperm displacement") dels mascles SR a baixes temperatures (14°C). Aquestes dades contradictòries no ens permeten d'acceptar o de rebutjar la presència del cromosoma SR a la nostra soca de *D.pseudoobscura* de Gilroy.

En considerar els cultius amb competència interespecífica (cultius mixtos) veiem que a qualsevol densitat i temperatura no hi ha diferències significatives entre sexes per a *D.subobscura* tant pel que fa a la supervivència com a la productivitat. En relació a *D.pseudoobscura* s'han detectat diferències significatives quan la densitat en el pot és elevada i per ambdues temperatures (Taula 13). Així Sokoloff (1955), a l'igual que nosaltres, treballant amb *D.pseudoobscura* a densitats elevades observa que arriben a l'estat adult un nombre major de femelles que de mascles. Orengo (1987) troba que a *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* no hi ha diferències significatives en la proporció de sexes, però en canvi observa una major velocitat del desenvolupament per femelles que per mascles a *D.pseudoobscura* mentre que a *D.subobscura* és a l'inrevés amb una major velocitat del desenvolupament en els mascles.

Ja sigui degut al "sex ratio" o més probablement a la velocitat del desenvolupament que a densitats elevades incrementaria l'èxit competitiu de les femelles, el resultat és que a *D.pseudoobscura* el nombre superior de femelles que de mascles podria fer que amb poques generacions en el laboratori augmentés la seva

productivitat en incrementar el nombre de femelles i això potenciés la ràpida desaparició de *D.subobscura* dels experiments de Tipus I.

Taula 13. Anàlisi multivariant i univariant de les diferències en la proporció de sexes per a cada una de les espècies en els cultius mixtos (COMPETÈNCIA) a diferents densitats i temperatures.

ESPÈCIE	DENS	TEMP	Λ WILKS	SURVN	PRODN
<i>D.subobscura</i>	200	18	1.700 (0.192)	1.479 (0.229)	0.218 (0.642)
<i>D.subobscura</i>	200	22	1.935 (0.157)	0.920 (0.343)	1.540 (0.221)
<i>D.subobscura</i>	600	18	1.085 (0.344)	0.929 (0.339)	0.532 (0.468)
<i>D.subobscura</i>	600	22	0.476 (0.623)	0.404 (0.527)	0.306 (0.582)
<i>D.pseudoobscura</i>	200	18	0.940 (0.396)	0.371 (0.545)	1.792 (0.186)
<i>D.pseudoobscura</i>	200	22	1.774 (0.182)	0.229 (0.635)	2.453 (0.124)
<i>D.pseudoobscura</i>	600	18	3.131* (0.051)	0.006 (0.936)	6.353* (0.014)
<i>D.pseudoobscura</i>	600	22	3.727* (0.029)	0.132 (0.718)	7.537* (0.008)

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.001$

3.2.2.2 Diferències entre espècies, temperatures, densitats i freqüències inicials.

S'ha usat la soca d'Eureka de *D.subobscura* per ser la mateixa amb la que s'havien realitzat els experiments de tipus I, encara que posteriorment s'han fet experiments complementaris per a poder comparar les soques de *D.subobscura* d'Eureka,

Taula 14. Experiments de Tipus 2 iniciats amb 200 individus. Mitjana i error standard dels individus que han sobreviscut (supervivència), dels que han emergit (productivitat) i els que han sobreviscut més els nous produïts per a totes les rèpliques (total), a diferents densitats inicials i temperatures. La soca de *subobscura* és d'Eureka, la soca de *pseudoobscura* és de Gilroy. S'han realitzat 12 rèpliques de cada experiment a excepció de (‡) on sols s'en va poder fer 4.

Espècies	Nombre Inicial	T ^a	Supervivència	Productivitat	T.observat	T.teòric
<i>D.subobscura</i>	160	18°C	143.0 ± 2.6	127.0 ± 17.0	280.4 ± 19.6	305.8
<i>D.pseudoobscura</i>	40		37.0 ± 0.7	272.0 ± 28.1	296.6 ± 31.1	65.6
<i>D.subobscura</i>	160	22°C	147.0 ± 2.1	50.0 ± 10.2	186.0 ± 6.7	537.2
<i>D.pseudoobscura</i>	40	(‡)	40.0 ± 0.0	318.0 ± 61.2	335.7 ± 77.5	107.3
<i>D.subobscura</i>	100	18°C	83.2 ± 3.6	23.7 ± 8.0	110.0 ± 11.7	191.1
<i>D.pseudoobscura</i>	100		90.2 ± 2.5	301.0 ± 30.2	405.7 ± 31.3	164
<i>D.subobscura</i>	100	22°C	77.5 ± 3.4	39.9 ± 8.5	120.1 ± 11.2	335.8
<i>D.pseudoobscura</i>	100		91.0 ± 2.4	468.0 ± 34.1	561.2 ± 40.2	268.2
<i>D.subobscura</i>	40	18°C	28.4 ± 3.1	8.8 ± 3.3	38.1 ± 5.9	76.4
<i>D.pseudoobscura</i>	160		145.0 ± 3.1	386.0 ± 23.8	547.7 ± 25.8	262.4
<i>D.subobscura</i>	40	22°C	27.0 ± 3.0	6.1 ± 2.5	31.3 ± 4.2	167.9
<i>D.pseudoobscura</i>	160		143.0 ± 4.1	443.0 ± 32.6	597.5 ± 39.5	429.0
<i>D.subobscura</i>	200	18°C	171.0 ± 6.9	211.0 ± 42.5	382.2 ± 42.1	
<i>D.subobscura</i>	200	22°C	158.0 ± 6.8	513.0 ± 38.6	671.5 ± 46.0	
<i>D.pseudoobscura</i>	200	18°C	190.0 ± 1.9	138.0 ± 22.2	328.0 ± 23.7	
<i>D.pseudoobscura</i>	200	22°C	166.0 ± 6.9	370.0 ± 34.5	536.3 ± 38.6	

Davis i Gilroy. A la Taula 14 tenim el resultat obtingut a baixa densitat (200 individus) i quan la soca de *D.subobscura* és d'Eureka, i a la Taula 15 el resultat obtingut a alta densitat (600 individus). Per l'anàlisi estadístic s'ha utilitzat la supervivència total normalitzada de cada espècie ajuntant mascles i femelles (SURVTN) i la productivitat normalitzada total per femella (PRODTN).

Taula 15. Experiments de Tipus 2 iniciats amb 600 individus (Mitjana i error standard dels individus que han sobreviscut, els que han emergit i el total, a diferents densitats inicials i temperatures). La soca de *subobscura* és d'Eureka, la soca de *pseudoobscura* és de Gilroy.

Especies	Nombre Inicial	T ^a	Supervivència	Productivitat	T.observat	T.teòric
<i>D.subobscura</i>	480	18°C	336.0 ± 11.5	55.1 ± 12.5	383.7 ± 18.4	587.0
<i>D.pseudoobscura</i>	120		99.3 ± 2.7	204.0 ± 22.9	312.6 ± 23.4	146.4
<i>D.subobscura</i>	480	22°C	333.0 ± 6.5	32.3 ± 12.9	365.7 ± 16.5	622.1
<i>D.pseudoobscura</i>	120		86.8 ± 4.2	173.0 ± 23.3	260.3 ± 24.7	165.1
<i>D.subobscura</i>	300	18°C	189.0 ± 8.1	7.9 ± 3.6	194.0 ± 7.7	366.8
<i>D.pseudoobscura</i>	300		244.0 ± 5.1	269.0 ± 17.2	517.5 ± 17.9	365.9
<i>D.subobscura</i>	300	22°C	183.0 ± 9.3	6.7 ± 3.5	189.8 ± 10.6	388.8
<i>D.pseudoobscura</i>	300		225.0 ± 7.4	222.0 ± 49.2	446.6 ± 50.7	412.7
<i>D.subobscura</i>	120	18°C	67.3 ± 4.7	1.7 ± 0.9	68.6 ± 4.9	146.7
<i>D.pseudoobscura</i>	480		395.0 ± 4.7	242.0 ± 26.9	647.0 ± 28.3	585.4
<i>D.subobscura</i>	120	22°C	66.8 ± 7.3	6.8 ± 5.3	73.6 ± 9.3	155.5
<i>D.pseudoobscura</i>	480		372.0 ± 15.4	275.0 ± 43.3	646.6 ± 54.9	660.2
<i>D.subobscura</i>	600	18°C	487.0 ± 14.5	237.0 ± 28.6	733.7 ± 36.0	
<i>D.subobscura</i>	600	22°C	489.0 ± 18.1	289.0 ± 37.4	777.6 ± 35.9	
<i>D.pseudoobscura</i>	600	18°C	488.0 ± 8.4	253.0 ± 33.4	731.8 ± 36.0	
<i>D.pseudoobscura</i>	600	22°C	487.0 ± 20.4	339.0 ± 26.7	825.3 ± 41.0	

Els valors teòrics corresponent a cada espècie a les poblacions mixtes (Taules 14 i 15) s'han calculat a partir dels resultats obtinguts en els cultius monoespecífics i en funció del percentatge d'individus de cada una de les espècies en el cultiu mixt (Fogleman & Wallace, 1980); els càlculs pressuposen que no hi ha interaccions interespecífiques. En comparar els valors teòrics i els observats (Taula 14) veiem que en totes les condicions hi ha facilitació per a *D.pseudoobscura* i inhibició per a *D.subobscura*. El total d'individus observats de les dues espècies és major que el total teòric en tots els casos a excepció del cas en què la freqüència inicial de *D.subobscura* és del 80% i el cultiu es manté a 22°C, i per tant veiem que hi ha facilitació del cultiu ja que els recursos energètics s'aprofiten de millor manera quan competeixen les dues espècies que en els cultius monoespecífics.

A la Taula 15 hi ha el resultat de la competència a elevada densitat (600 individus). En comparar els valors observats i els teòrics veiem inhibició per *D.subobscura* i facilitació per *D.pseudoobscura*, a l'igual que a baixa densitat, a excepció de 22°C i quan la freqüència inicial de *D.pseudoobscura* és del 80%, però en comparar el valor total observat de les dues espècies veiem que és sempre menor que el teòric, al contrari del que succeeix a baixa densitat. Sembla doncs que quan la densitat de la població està al voltant de la capacitat de suport de les espècies en cultius monoespecífics la incapacitat d'aprofitar nous recursos o la limitació de l'espai fa que les poblacions no puguin augmentar per sobre del valor teòric i així no podem dir que la població mixta es veu facilitada.

A la Figura 26 s'ha representat gràficament per a cada densitat i temperatura la supervivència en funció de les quatre freqüències inicials estudiades, i a la Figura 27 hi ha representada la productivitat per femella per als mateixos casos. La productivitat per femella s'ha calculat segons el nombre de descendents dividit pel nombre inicial de femelles. Podem veure com en general tant la supervivència com la productivitat per femella són menors a l'augmentar la densitat.

Quan analitzem els cultius monoespecífics (Taula 16) veiem que a baixa densitat les diferències entre les dues espècies per a cada temperatura són significatives, però amb l'anàlisi univariant tant sols són significatives les diferències per a la supervivència

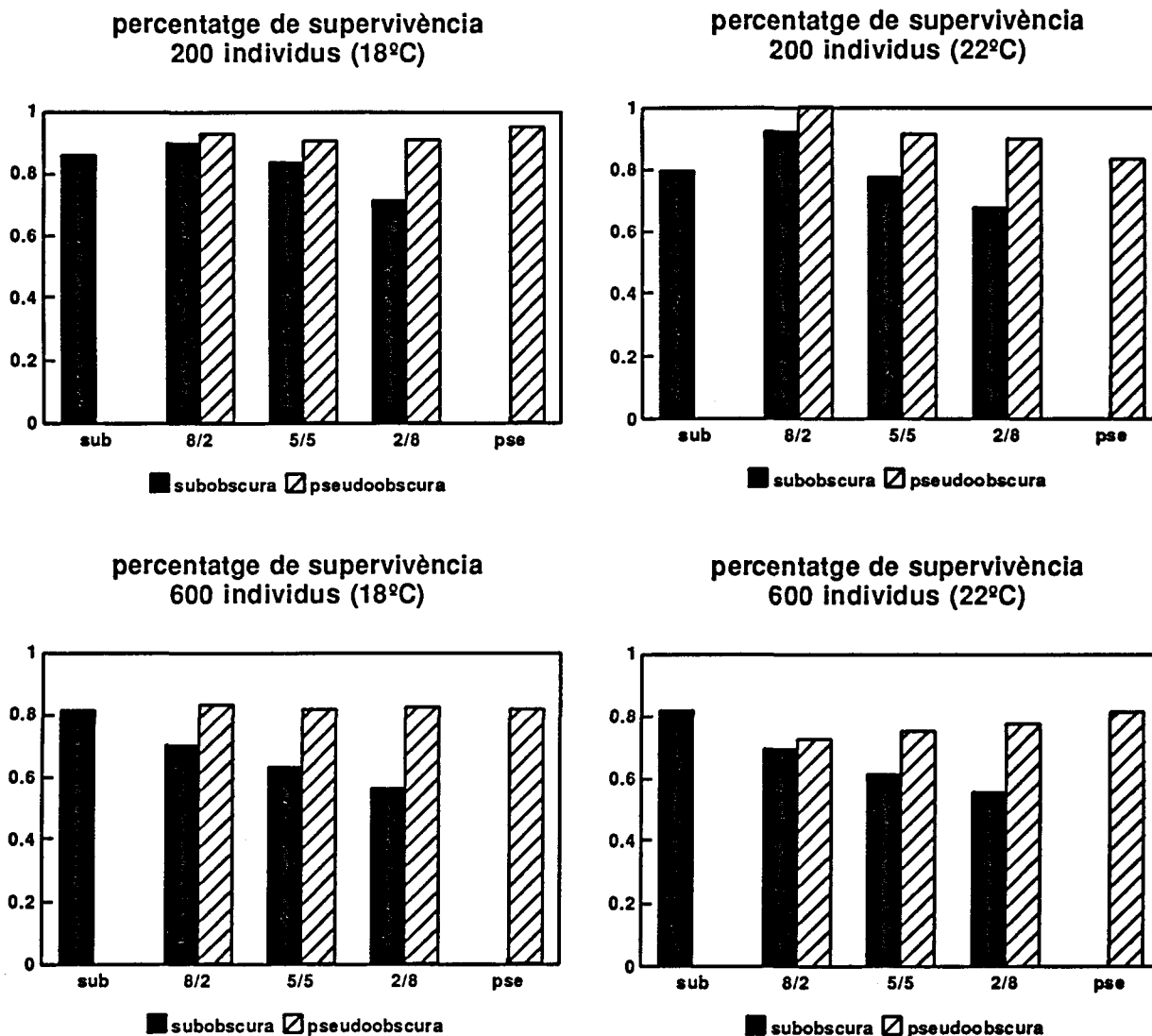


Figura 26. Percentatge de supervivència de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* en els cultius monoespècífics i mixtes mantinguts mitjançant la tècnica del "serial transfer" Tipus 2. Els quebrats indiquen la freqüència inicial de les espècies, el numerador correspon a *D.subobscura* i el denominador a *D.pseudoobscura*. La soca de *D.subobscura* és de Eureka.

a 18°C i per a la productivitat a 22°C. A les dues temperatures (Taula 14), encara que la supervivència és major per a *D.pseudoobscura*, la productivitat és major per a *D.subobscura* fent que el número total d'individus observats sigui major per a *D.subobscura*. En canvi a densitat elevada (Taula 16) l'anàlisi multivariant i les univariants que mesuren les diferències entre les dues espècies no són significatives per

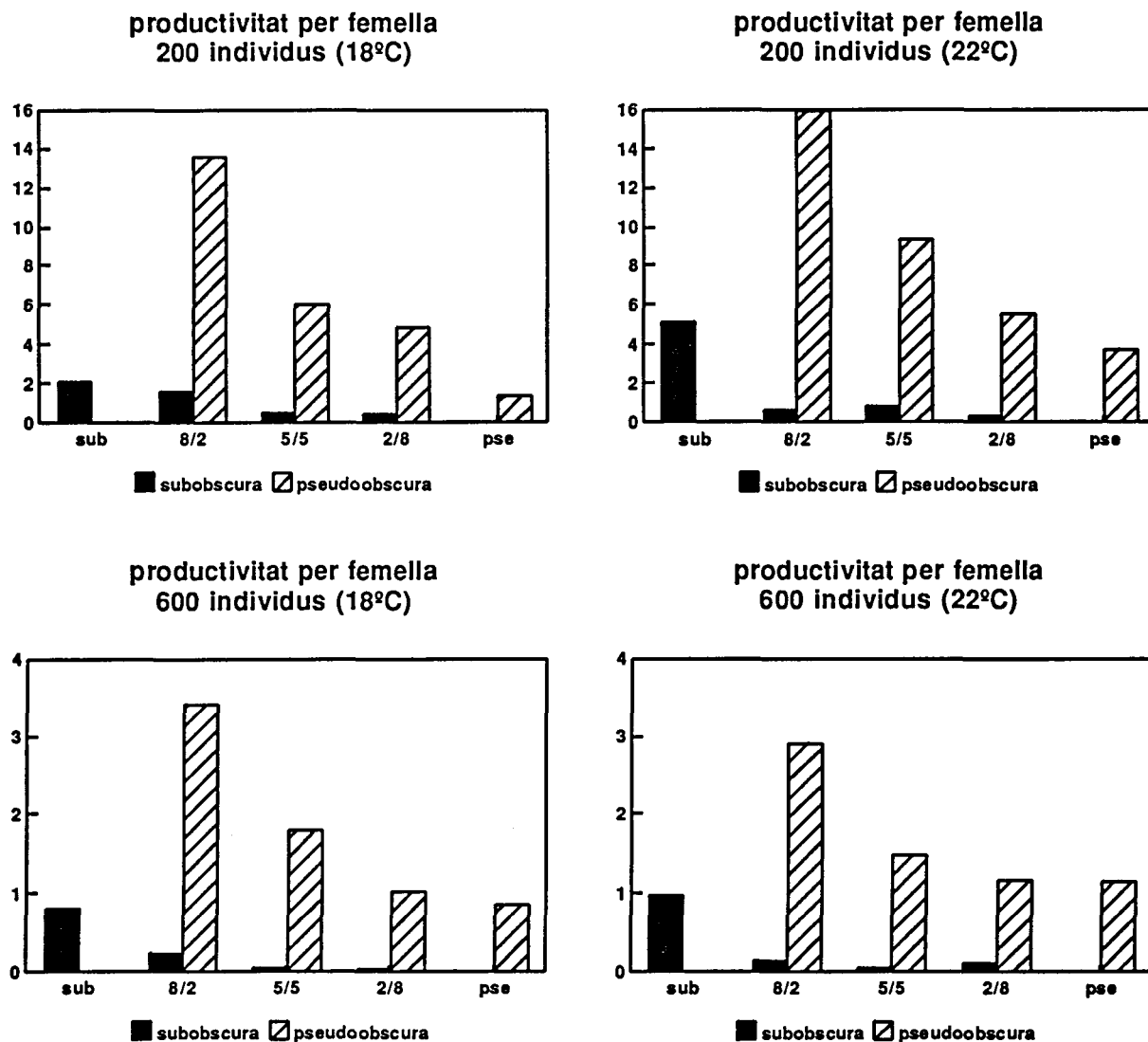


Figura 27. Productivitat per femella de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* en els cultius monoespècífics i mixtes mantinguts mitjançant la tècnica del "serial transfer" Tipus 2.

qualsevol de les dues temperatures; això fa pensar que quan les espècies estan en cultius de densitat propera a la capacitat de suport, les diferències entre espècies disminueixen.

Quan s'analitzen les diferències degudes a la temperatura sobre els controls a baixa densitat (Taula 16), es veu com tant per a *D.subobscura* com per a *D.pseudoobscura* les diferències entre les temperatures són significatives. L'anàlisi univariant en relació a la productivitat ens indica que les diferències són també

significatives per ambdues espècies, mentre que per la supervivència tant sols són significatives en el cas de *D.pseudoobscura*. La supervivència de les dues espècies (Taula 14) és major a 18°C i la productivitat és major a 22°C. A densitat elevada (Taula 16) veiem que no hi ha diferències significatives entre les dues temperatures per cap de les dues espècies. Es podria dir que les diferències degudes a la temperatura es veuen minimitzades quan la densitat de la població està al voltant de la seva capacitat de suport.

En comparar les dues densitats respecte a una mateixa temperatura i per a cada espècie per separat, els cultius monoespecífics (Taula 16) presenten diferències significatives tant a 18°C com a 22°C mitjançant l'anàlisi multivariant i per ambdues espècies. La productivitat per femella és significativament menor quan la densitat és alta a excepció de *D.pseudoobscura* a 18°C en què sols la supervivència presenta diferències significatives respecte a la densitat.

Els mateixos factors analitzats amb els cultius monoespecífics han estat estudiats amb els cultius mixtos mitjançant un disseny niat, és a dir quan les dues espècies estan en competència s'han comparat els factors espècie, temperatura i densitat niats dins de cada freqüència inicial (Taula 17). Les diferències entre les espècies dins de cada freqüència són molt significatives per a qualsevol densitat i temperatura tant si es consideren les dues variables (SURVTN, PRODTN) conjuntament com per separat.

Quan estudiem les diferències entre les tres freqüències inicials dels cultius mixtos i en cada espècie per separat (Taula 18) veiem que mitjançant l'anàlisi multivariant de la variància en tots els casos les diferències són significatives a excepció de *D.subobscura* mantinguda a 22°C i densitat elevada. La supervivència de *D.subobscura* s'incrementa en augmentar la freqüència inicial d'aquesta espècie (Figura 26) encara que les diferències únicament són significatives a 18°C tant a baixa com a alta densitat, mentre que les diferències de supervivència entre les tres freqüències inicials per a *D.pseudoobscura* sols són significatives quan els cultius de baixa densitat es mantenen a 22°C; cal recordar que en aquesta condició i quan la freqüència inicial de *D.pseudoobscura* és del 20% solament hi ha 4 rèpliques.

Taula 16. Cultius monoespecífics (CONTROL). S'indiquen les diferències entre els factors: temperatura (T=°C), densitat (D=nombre d'individus) i espècie (SP). Per l'anàlisi multivariant es dona el valor de la lambda de Wilks aproximada a la F, i entre parèntesi la seva significació, així com els corresponents anàlisis univariants.

CONDICIONS	FACTOR	A WILKS	SURVTN	PRODTN
D=200	T=18	SP 4.7643* (0.020)	7.5608* (0.012)	1.7292 (0.202)
D=200	T=22	SP 7.6582* (0.003)	0.8711 (0.361)	7.1280* (0.014)
D=600	T=18	SP 0.0110 (0.989)	0.0149 (0.904)	0.0116 (0.915)
D=600	T=22	SP 0.4255 (0.659)	0.0001 (0.994)	0.8820 (0.358)
subobscura	D=200	T 13.8256** (0.000)	2.3197 (0.142)	25.3571** (0.000)
subobscura	D=600	T 0.3018 (0.743)	0.0241 (0.878)	0.6084 (0.444)
pseudoobscura	D=200	T 60.2490** (0.000)	16.5918** (0.001)	29.6991** (0.000)
pseudoobscura	D=600	T 1.8026 (0.191)	0.0689 (0.795)	3.7204 (0.067)
subobscura	T=18	D 4.8454* (0.019)	1.6004 (0.220)	8.1084* (0.010)
subobscura	T=22	D 70.5238** (0.000)	0.2546 (0.619)	137.388** (0.000)
pseudoobscura	T=18	D 31.2126** (0.000)	59.3119** (0.000)	3.8056 (0.065)
pseudoobscura	T=22	D 39.0507** (0.000)	0.1795 (0.676)	62.5873** (0.000)

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.001$

Taula 17. Cultius mixtos (COMPETÈNCIA). Estudi dels factors: temperatura (T=°C), densitat (D=nombre d'individus) i espècie (SP), mitjançant l'anàlisi multivariant i univariant de la variància niat respecte al factor freqüència. Entre parèntesi es donen les probabilitats corresponents a cada valor de F.

CONDICIONS	FACTOR		Λ WILKS	SURVTN	PRODTN
D=200	T=18	SP	30.687** (0.000)	5.554* (0.002)	111.02** (0.000)
D=600	T=18	SP	49.177** (0.000)	30.972** (0.000)	196.41** (0.000)
D=200	T=22	SP	27.865** (0.000)	12.168** (0.000)	102.72** (0.000)
D=600	T=22	SP	21.944** (0.000)	6.581** (0.001)	66.691** (0.000)
SUB	D=200	T	3.983** (0.001)	0.902 (0.447)	7.293** (0.000)
SUB	D=600	T	0.450 (0.844)	0.062 (0.980)	0.809 (0.493)
PSE	D=200	T	2.658* (0.020)	0.904 (0.446)	4.633* (0.006)
PSE	D=600	T	2.014 (0.069)	3.741* (0.015)	1.227 (0.307)
SUB	T=18	D	9.499** (0.000)	10.942** (0.000)	20.274** (0.000)
SUB	T=22	D	6.257** (0.000)	3.796* (0.015)	13.407** (0.000)
PSE	T=18	D	22.870** (0.000)	11.191** (0.000)	67.593** (0.000)
PSE	T=22	D	23.439** (0.000)	20.958** (0.000)	55.932** (0.000)

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.001$

Taula 18. Cultius mixtos (COMPETÈNCIA). Estudi del factor freqüència mitjançant l'anàlisi multivariant i univariant de la variància a diferents condicions de densitat, temperatura i espècie.

CONDICIONS	<i>D.subobscura</i>			<i>D.pseudoobscura</i>		
	Λ WILKS	SURVT	PRODT	Λ WILKS	SURVT	PRODT
D=200 T=18	5.270** (0.001)	3.402* (0.048)	10.004** (0.001)	7.816** (0.000)	0.218 (0.806)	21.102** (0.000)
D=200 T=22	3.492* (0.016)	2.527 (0.105)	5.807* (0.010)	6.343** (0.001)	7.277* (0.004)	8.605* (0.002)
D=600 T=18	7.027** (0.000)	4.719* (0.017)	13.815** (0.000)	10.409** (0.000)	0.258 (0.775)	28.833** (0.000)
D=600 T=22	1.875 (0.126)	2.753 (0.078)	1.870 (0.170)	5.312** (0.001)	0.659 (0.524)	8.806** (0.001)

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.001$

En relació a la productivitat per femella (Figura 27) a *D.subobscura* la productivitat augmenta directament amb la freqüència inicial a 18°C, i per a *D.pseudoobscura* la productivitat augmenta inversament a la freqüència inicial a les dues temperatures. Les diferències degudes al factor freqüència són sempre significatives a excepció de *D.subobscura* mantinguda a 22°C i densitat elevada (Taula 18).

En comparar el factor temperatura niat dins del factor freqüència en cada densitat i per a les dues espècies per separat (Taula 17) veiem com les diferències són significatives per l'anàlisi multivariant tant sols a baixa densitat i per la productivitat en relació a l'anàlisi univariant, mentre que per a *D.pseudoobscura* i a alta densitat les diferències entre les dues temperatures pel que fa a la supervivència també són significatives. Així en general la supervivència no es veu afectada per una temperatura més elevada. La productivitat de *D.pseudoobscura* és més gran a 22°C tant si està en competència com en cultius monoespecífics; pel que fa a *D.subobscura* la productivitat

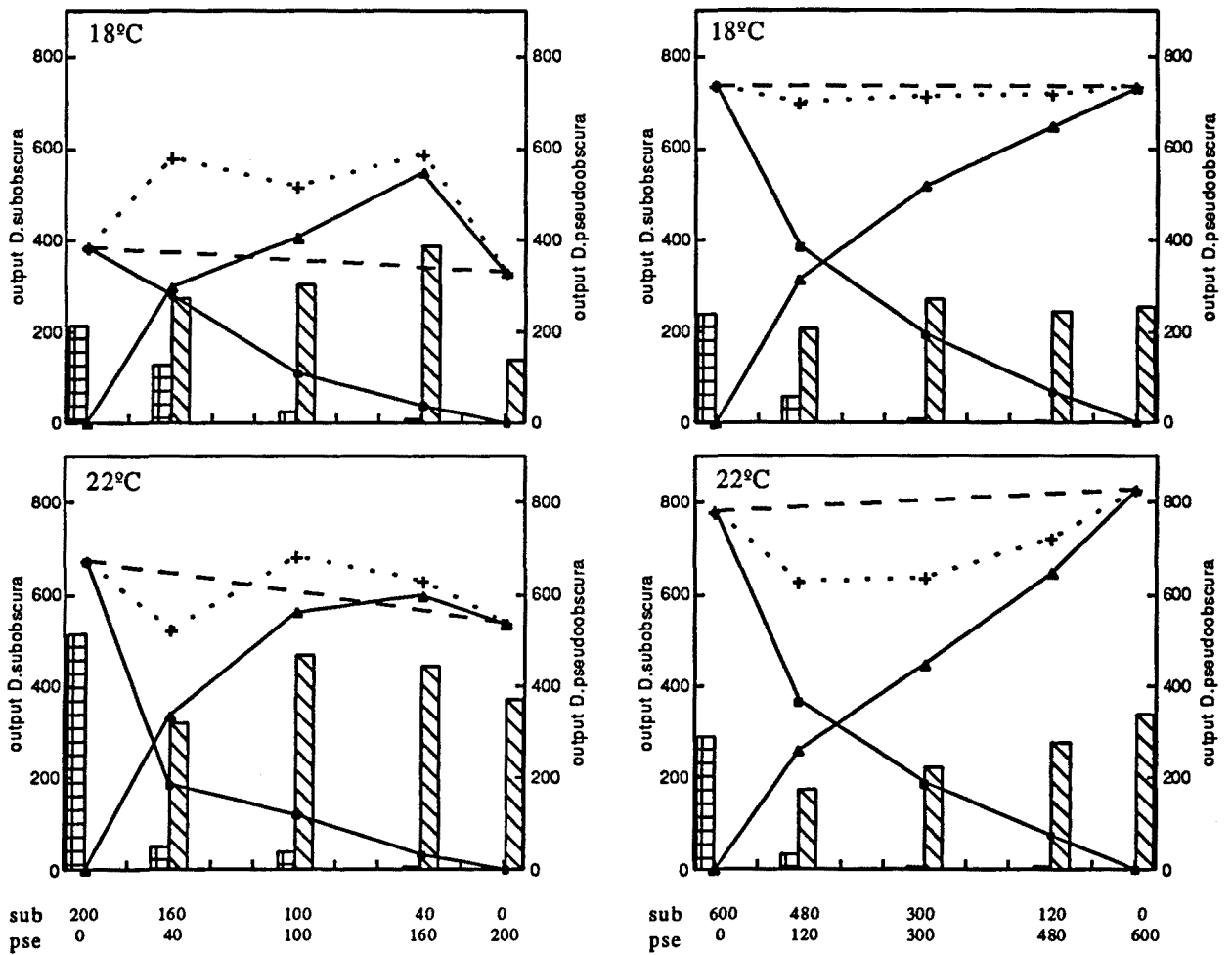


Figura 28. Nombre de mosques de cada espècie a diferents combinacions inicials (línia contínua), la línia puntejada representa el nombre total de mosques en els cultius i la línia discontinua representa el nombre total esperat d'ambdues espècies en cas de que comparteixin totalment els recursos. Les barres indiquen les productivitats de cada espècie a les diferents combinacions.

del control també és major a 22°C mentre que en els cultius mixtos la productivitat per femella és major a 18°C a excepció de quan les dues espècies són igualment freqüents.

Quan analitzem el factor densitat niat dins del factor freqüència per a cada espècie i temperatura obtenim com les diferències entre les dues densitats són sempre significatives tant per l'anàlisi multivariant com per les univariants. Així la

supervivència a alta densitat és estadísticament menor que a baixa densitat tant pel que fa a *D.subobscura* com a *D.pseudoobscura*, així com també la productivitat per femella és significativament inferior en els cultius d'alta densitat.

L'efecte de la competència entre dues espècies es pot també observar mitjançant els diagrames de sèries de substitució (Ayala, 1971). A la Figura 28 es representa en abscises el nombre de mosques inicials de cada espècie per a cada combinació, i en ordenades l'"output" que és el nombre total d'individus que han sobreviscut després d'una setmana més els que s'han produït en el cultiu. Les línies contínues representen el nombre de mosques per a cada espècie per separat, des del 100% fins al 0%; la línia puntejada representa el nombre total d'ambdues espècies per a cada condició inicial; i la línia discontinua representa el nombre esperat d'ambdues espècies en el cas que comparteixin totalment els recursos alimentaris. La barra puntejada representa la productivitat de *D.subobscura* en cada combinació, mentre que la barra ratllada correspon a la productivitat de *D.pseudoobscura*. Si cada espècie explota diferents recursos total o parcialment, la línia puntejada serà superior a la línia discontinua; quan les dues espècies explotin exactament els mateixos recursos les dues línies coincidirán; i quan la línia puntejada sigui inferior a la discontinua ens indicarà l'existència d'un altre tipus d'interacció entre les espècies apart de la competència pels recursos alimentaris (Ayala, 1971). A densitat elevada el nombre total d'individus d'ambdues espècies és menor o igual que el nombre esperat, depenent de la temperatura de manteniment dels cultius; mentre que a baixa densitat el nombre total d'individus és gairebé en tots els casos superior a l'esperat. La productivitat de *D.subobscura* a les 4 condicions de densitat i temperatura segueix sempre la mateixa tendència ja que la productivitat dels cultius monoespecífics és molt superior a la dels cultius mixtos, i per aquestos la productivitat disminueix quan disminueix la freqüència inicial, però en canvi per a *D.pseudoobscura* a baixa densitat la productivitat dels cultius monoespecífics és menor que la dels cultius mixtos i dins d'aquestos la productivitat oscil·la no essent sempre el cultiu amb major freqüència inicial de l'espècie el que presenta una major productivitat; degut a l'enorme facilitació que pateix *D.pseudoobscura* a baixa densitat el nombre total d'individus és superior a l'esperat. En general la productivitat de cada espècie és major a baixa densitat que a alta densitat, un nombre més elevat de pares

Figura 29. Diagrama de les relacions inicials i finals entre *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* a les tres freqüències inicials, a 18 i 22°C i baixa (L) i alta (H) densitat.

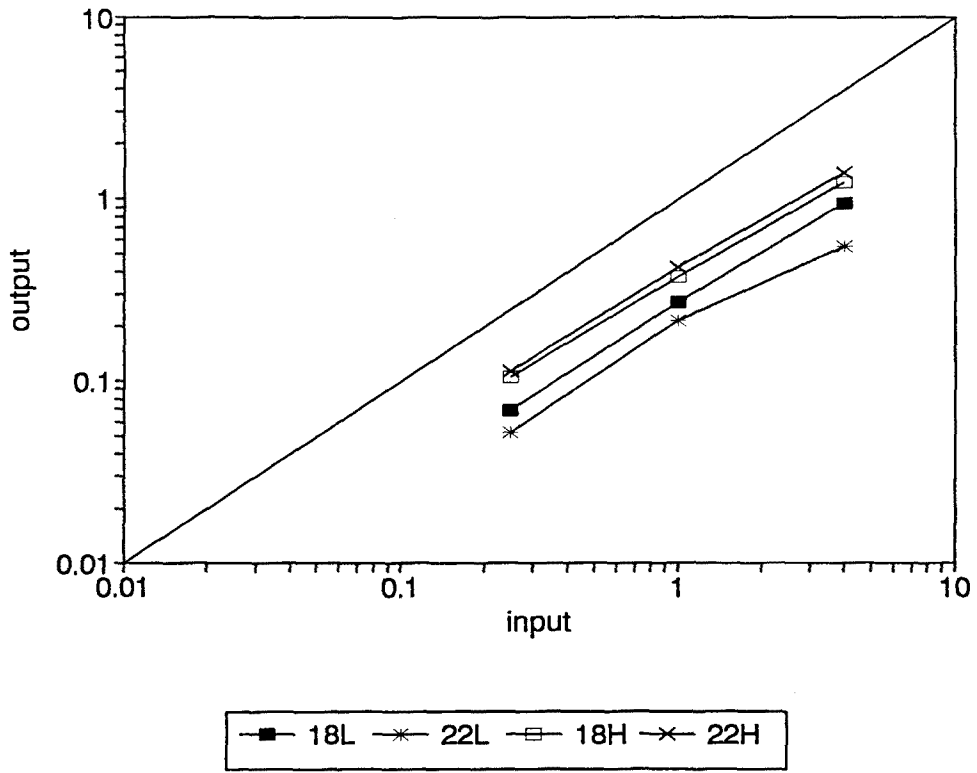
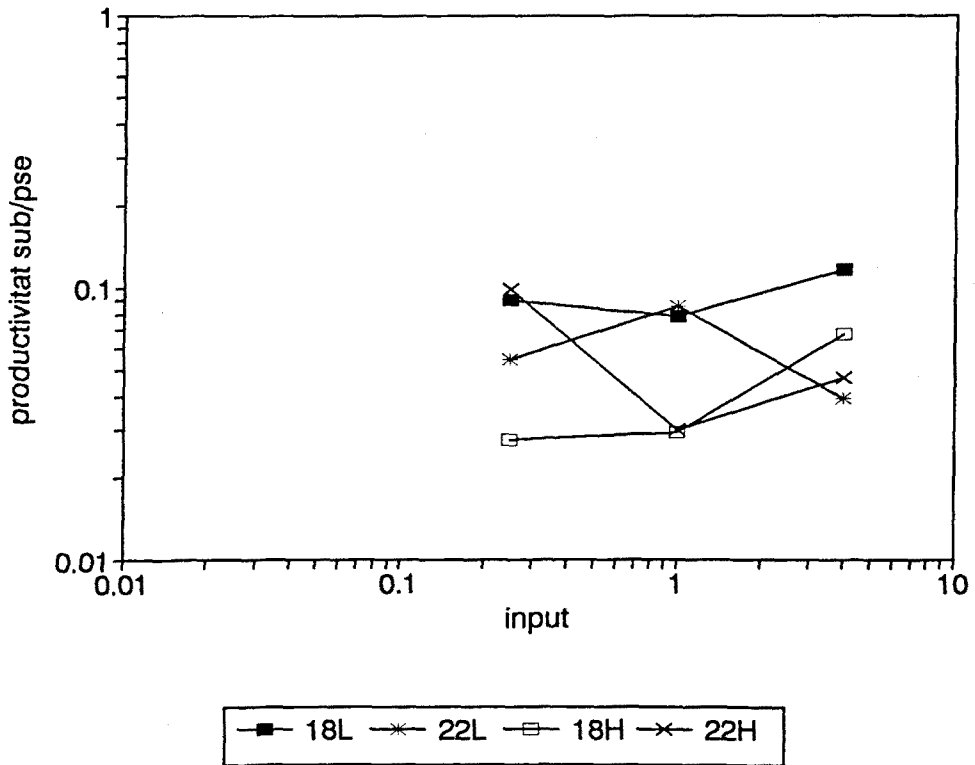


Figura 30. Productivitat de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* a les tres freqüències inicials i a les 4 combinacions diferents de densitat i temperatura.



produceix un menor nombre de descendents, coincidint amb el que troba Ayala (1971) a *D.pseudoobscura*.

A la Figura 29 s'ha representat logarítmicament en abcises el nombre inicial de *D.subobscura* en funció del nombre inicial de *D.pseudoobscura* ("input"), i en ordenades el nombre final (supervivència més productivitat) de *D.subobscura* en funció del nombre final de *D.pseudoobscura* ("output"). La bisectriu indica aquells punts en què la població es manté en equilibri ja que la proporció final d'ambdues espècies és la mateixa que la proporció inicial. Aquests resultats s'ajusten als trobats en els experiments de Tipus 1 ja que en cap situació les dues espècies aconseguen un equilibri. Quan els cultius es mantenen a baixa densitat la proporció final de *D.subobscura* en relació a *D.pseudoobscura* és menor, i per a les 4 condicions quan augmenta la freqüència inicial de *D.subobscura* també augmenta la proporció final. A la Figura 30 podem estudiar com queda afectada la productivitat de *D.subobscura* en relació a la productivitat de *D.pseudoobscura* a les diferents freqüències inicials; la proporció de les productivitats quasi no varia amb la densitat, temperatura i freqüència inicial, i oscil·la entre 0.03 i 0.12. A 18°C els valors de productivitat de *D.subobscura* en relació a *D.pseudoobscura* són majors a baixa densitat que a alta densitat, mentre que a 22°C no hi ha cap tendència clara.

Són molts els estudis realitzats amb diferents espècies de *Drosophila* en que al variar la temperatura de manteniment de les poblacions mixtes de dues espècies varia l'èxit competitiu degut a una diferent tolerància a la temperatura de cada una d'elles (Tantawy & Soliman, 1967; Ayala, 1966; Mourão and Ayala, 1971). Orengo (1987) en un estudi de competència larvària entre diverses soques de *D.pseudoobscura* i *D.subobscura* també observa que la resposta a la competència interespecífica varia amb la temperatura a la que es mantenen els cultius i amb la procedència de la soca, essent la viabilitat de *D.pseudoobscura* sempre major que la de *D.subobscura* però mentre que a 23°C *D.pseudoobscura* és la millor competidora a 13°C troba que *D.subobscura* aconseguix un avantatge al desenvolupar-se més ràpidament.

En el present treball, a qualsevol densitat i temperatura quan les espècies estan en competència s'ha obtingut una productivitat per femella molt baixa per a

D.subobscura i menor per a baixes freqüències inicials de l'espècie; tanmateix això contrasta amb el fet que en els cultius monoespecífics *D.subobscura* presenta uns valors de productivitat iguals o superiors als de *D.pseudoobscura*. L'efecte de la competència larvària a diferents densitats (Orengo, 1987) hem vist que no pot ser la causa de la baixa productivitat de la soca de *D.subobscura* emprada en els nostres experiments de "serial transfer" Tipus 2; per tant ha de ser la interferència a nivell dels adults la responsable, per exemple ja sigui a nivell d'espai (encara que a baixa densitat l'espai no sembla ser un factor limitant), com a nivell d'interferència de les femelles de *D.pseudoobscura* sobre les femelles de *D.subobscura* durant l'ovoposició. Sembla doncs que per a *D.pseudoobscura* la competència intraespecífica és major que la interespecífica mentre que per a *D.subobscura* la competència interespecífica és superior a la intraespecífica.

3.2.2.3 Diferències entre soques de *D.subobscura* d'Eureka, Davis i Gilroy

Tots els experiments anteriors han estat realitzats amb la soca d'Eureka de *D.subobscura* i amb la soca de Gilroy de *D.pseudoobscura* ja que com hem dit abans eren les dues soques disponibles en el moment d'iniciar els experiments de Tipus 1. Es podria pensar que el que hem trobat en el nostre estudi és únic per aquestes dues soques i que podria ser degut a no estar en competència en la natura per ser de diferents localitats. En obtenir posteriorment les soques de Davis i Gilroy de *D.subobscura* vam poder efectuar amb aquestes poblacions les anàlisis realitzades amb la soca d'Eureka i comparar les diferències entre les poblacions. Tots els experiments s'han dut a terme a 18°C i es van inicialitzar simultàniament amb les tres soques. S'han analitzat dues densitats, amb 600 i 200 individus. Per a cada densitat s'han fet els controls per a *D.pseudoobscura* i per a les tres soques de *D.subobscura*, i s'ha estudiat la competència amb dues freqüències de *D.subobscura* (80% i 20%) a densitat elevada, i amb un 80% de *D.subobscura* a baixa densitat (Figures 31 i 32). S'han fet 12 rèpliques de cada condició.

A la Taula 19 veiem que també per a les soques de *D.subobscura* de Davis i Gilroy, i en totes les condicions analitzades hi ha facilitació per a *D.pseudoobscura* i inhibició per a *D.subobscura*, tal i com succeeix per a *D.subobscura* d'Eureka. S'han

Taula 19. Experiments de Tipus 2 (Mitjana i error standard dels individus que han sobreviscut, els que han emergit i el total, a diferents densitats inicials i temperatures). Les soques de *subobscura* són de Davis (D) i de Gilroy (G), la soca de *pseudoobscura* és de Gilroy.

Especies	Nombre Inicial	T ^a	Supervivència	Productivitat	T.observat	T.teòric
<i>D.subobscura</i> (D)	480	18°C	346.0 ± 20.3	115.0 ± 22.3	454.6 ± 36.7	706.0
<i>D.pseudoobscura</i>	120		105.0 ± 2.8	233.0 ± 19.9	332.9 ± 22.3	146.4
<i>D.subobscura</i> (G)	480	18°C	343.0 ± 14.0	105.0 ± 22.6	443.5 ± 35.2	580.3
<i>D.pseudoobscura</i>	120		102.0 ± 2.8	251.0 ± 28.9	351.5 ± 32.5	146.4
<i>D.subobscura</i> (D)	120	18°C	70.8 ± 8.3	4.3 ± 1.5	75.3 ± 9.4	176.5
<i>D.pseudoobscura</i>	480		410.0 ± 10.7	268.0 ± 24.0	660.3 ± 23.2	585.4
<i>D.subobscura</i> (G)	120	18°C	63.5 ± 8.3	6.0 ± 3.3	70.1 ± 9.6	145.1
<i>D.pseudoobscura</i>	480		407.0 ± 13.9	309.0 ± 41.7	703.0 ± 49.4	585.4
<i>D.subobscura</i> (D)	600	18°C	482.0 ± 22.8	433.0 ± 52.9	882.5 ± 59.3	
<i>D.subobscura</i> (G)	600	18°C	449.0 ± 14.3	282.0 ± 31.5	725.4 ± 31.4	
<i>D.pseudoobscura</i>	600	18°C	488.0 ± 8.4	253.0 ± 33.4	731.8 ± 36.0	
<i>D.subobscura</i> (D)	160	18°C	149.0 ± 8.4	59.1 ± 15.3	213.4 ± 19.0	320.2
<i>D.pseudoobscura</i>	40		36.4 ± 1.2	194.0 ± 17.9	222.7 ± 21.6	65.6
<i>D.subobscura</i> (G)	160	18°C	137.0 ± 3.3	118.0 ± 25.6	259.9 ± 32.2	316.5
<i>D.pseudoobscura</i>	40		37.9 ± 0.6	248.0 ± 25.5	270.8 ± 15.2	65.6
<i>D.subobscura</i> (D)	200	18°C	160.0 ± 6.9	241.0 ± 63.1	400.3 ± 67.8	
<i>D.subobscura</i> (G)	200	18°C	159.0 ± 7.2	236.0 ± 66.2	395.6 ± 69.8	
<i>D.pseudoobscura</i>	200	18°C	190.0 ± 1.9	138.0 ± 22.2	328.0 ± 23.7	

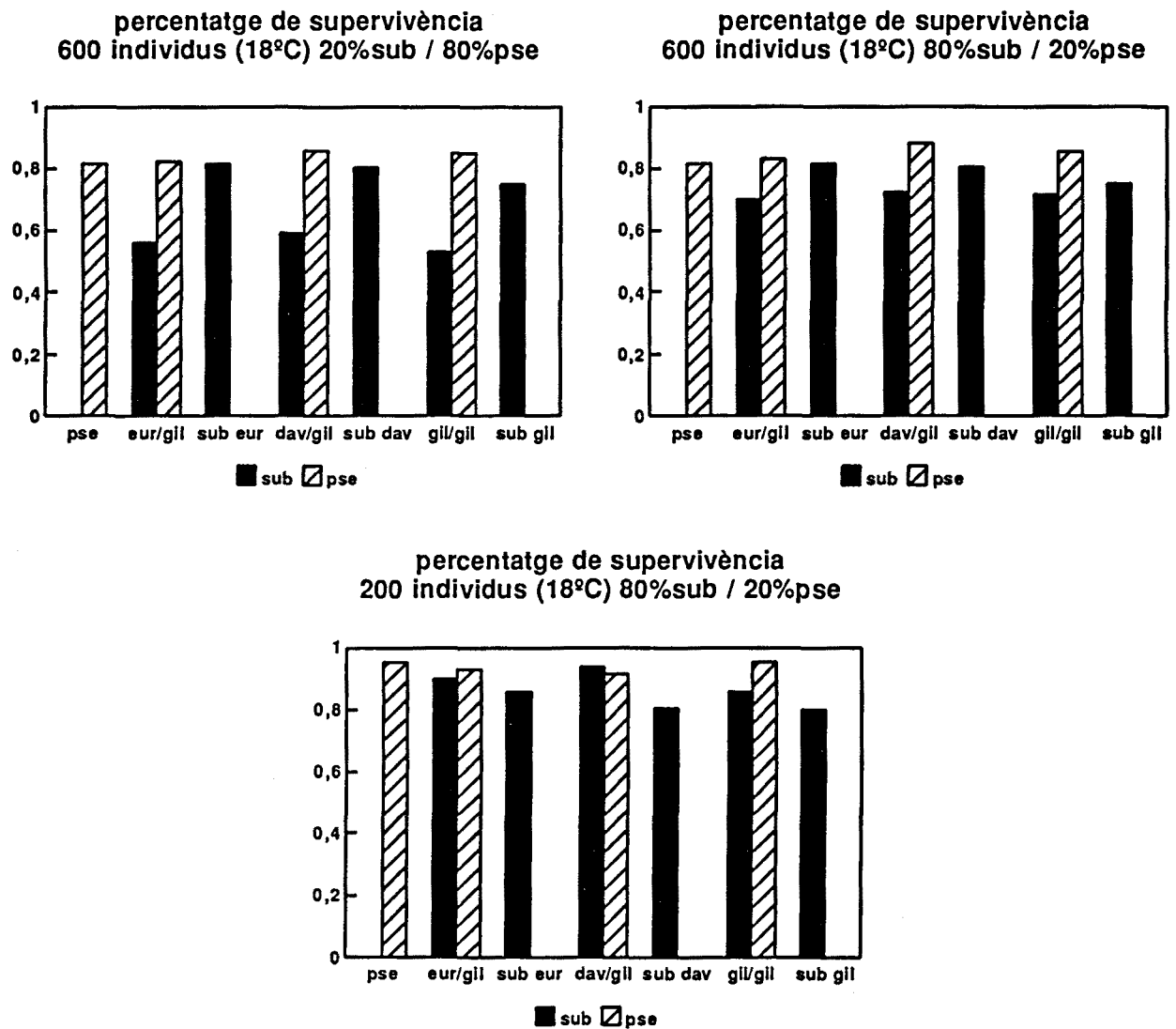


Figura 31. Percentatge de supervivència de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* en els cultius mono específics i mixtos mantinguts mitjançant la tècnica del "serial transfer" Tipus 2. La soca de *D.subobscura* pot ser d'Eureka, Davis o Gilroy. En els quebrats el numerador indica la procedència de la soca de *D.subobscura* i el denominador la procedència de la soca de *D.pseudoobscura*, que és sempre de Gilroy.

analitzat les diferències entre les tres soques de *D.subobscura* mitjançant l'anàlisi multivariant i univariant de la variància per a cada una de les tres condicions indicades

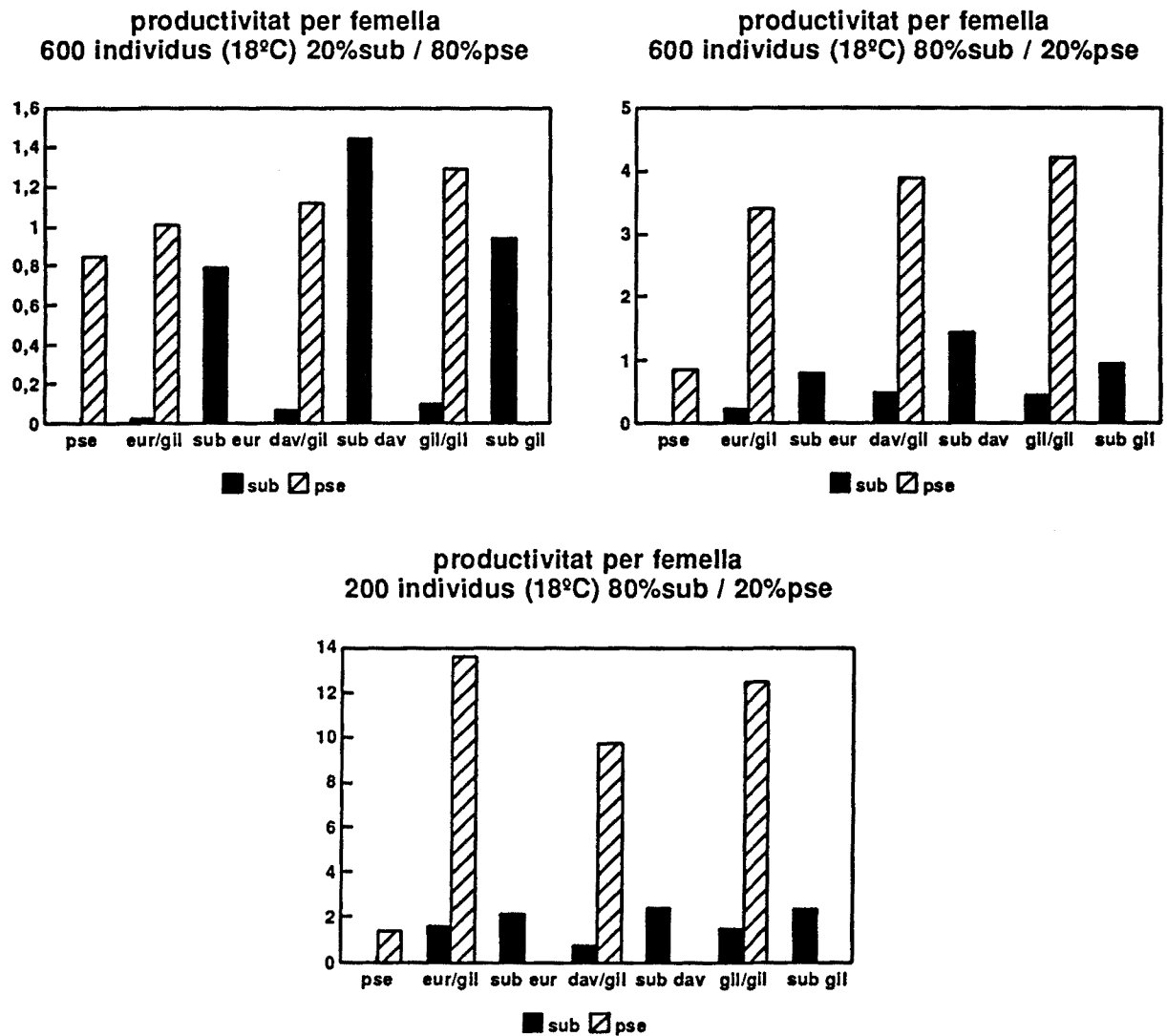


Figura 32. Productivitat per femella de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* en els cultius mono específics i mixtos mantinguts mitjançant la tècnica del "serial transfer" Tipus 2, per a les tres soques de *D.subobscura* emprades.

a les Figures 31 i 32; així mateix també s'han analitzat les diferències del comportament de *D.pseudoobscura* en relació a la supervivència i productivitat quan està en competència amb cada una de les tres soques de *D.subobscura* (Taula 20). S'ha observat que les tres soques de *D.subobscura* es comporten de la mateixa manera quan considerem tots els casos globalment així com *D.pseudoobscura* també es comporta de

Taula 20. Anàlisi multivariant i univariant de les diferències entre les tres soques de *D.subobscura*: Eureka, Davis i Gilroy; en els cultius mono específics (control) i en competència amb *D.pseudoobscura* (mixt), i el comportament de *D.pseudoobscura* en relació a la soca de *D.subobscura* amb la que està en competència, a diferents condicions de densitat i freqüència inicial.

CULTIU	SP	DENS	FREQ	Λ WILKS	SURVTN	PRODTN
MIXT	SUB	GLOBAL		1.140 (0.339)	0.197 (0.821)	1.249 (0.292)
MIXT	PSE	GLOBAL		1.245 (0.293)	1.251 (0.291)	0.281 (0.756)
MIXT	SUB	200	80%	1.379 (0.254)	1.058 (0.361)	1.471 (0.248)
MIXT	PSE	200	20%	1.594 (0.190)	0.722 (0.495)	2.377 (0.112)
MIXT	SUB	600	80%	1.060 (0.385)	0.168 (0.846)	1.127 (0.137)
MIXT	PSE	600	20%	0.835 (0.508)	1.399 (0.263)	0.399 (0.674)
MIXT	SUB	600	20%	1.427 (0.236)	0.196 (0.823)	2.390 (0.109)
MIXT	PSE	600	80%	0.584 (0.675)	0.858 (0.434)	0.437 (0.650)
CONTROL	SUB	200	100%	0.462 (0.763)	0.789 (0.463)	0.026 (0.974)
CONTROL	SUB	600	100%	2.654* (0.042)	1.444 (0.252)	4.218* (0.024)

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.001$

la mateixa manera quan està en competència amb qualsevol de les soques (Eureka, Davis i Gilroy) de *D.subobscura*. En els cultius mixtos i analitzant cada densitat i freqüència inicial per separat veiem que les diferències entre localitats no són significatives en cap cas. En els cultius monoespecífics de *D.subobscura* i a baixa densitat tampoc no s'obtenen diferències significatives entre poblacions, mentre que a alta densitat les diferències entre localitats són significatives mitjançant l'anàlisi multivariant, encara que per l'anàlisi univariant tant sols la productivitat es veu afectada significativament degut a que la soca de Davis presenta una productivitat que és gairebé el doble de les altres dues (Figura 32).

A la Taula 21 s'han estudiat les diferències degudes a la densitat i a la freqüència inicial per ambdues espècies. Quan la freqüència inicial de *D.subobscura* és del 80% i de *D.pseudoobscura* del 20%, podem analitzar el factor densitat per a cada espècie. Les diferències provocades per la densitat en els cultius mixtos són significatives per ambdues espècies essent la supervivència dels individus estadísticament més gran quan la densitat és baixa (Figura 31), així com també significativament major el nombre de descendents per femella a baixa densitat (Figura 32). En relació als controls monoespecífics de *D.subobscura* s'han trobat diferències significatives pel factor densitat mitjançant l'anàlisi multivariant de la variància però en l'anàlisi univariant diferències significatives solament per la productivitat.

El factor freqüència s'ha pogut estudiar a alta densitat, per haver-hi treballat a dues freqüències inicials diferents. Pel que fa a l'anàlisi multivariant de la variància, tant *D.subobscura* com *D.pseudoobscura* presenten diferències significatives en relació al factor freqüència niat dins de cada localitat (Taula 21), així com també mitjançant l'anàlisi univariant per a la productivitat per femella, presentant *D.pseudoobscura* una major productivitat per femella a menor freqüència inicial d'aquesta espècie, mentre que pel contrari *D.subobscura* presenta una major productivitat quan la freqüència inicial també és major (Figura 32). En relació a l'anàlisi univariant de la supervivència les diferències tant sols són significatives per a *D.subobscura*, on a menor freqüència inicial, menor supervivència.

Taula 21. Estudi dels factors densitat i freqüència inicial mitjançant l'anàlisi multivariant i univariant de la variància niats dins de cada localitat.

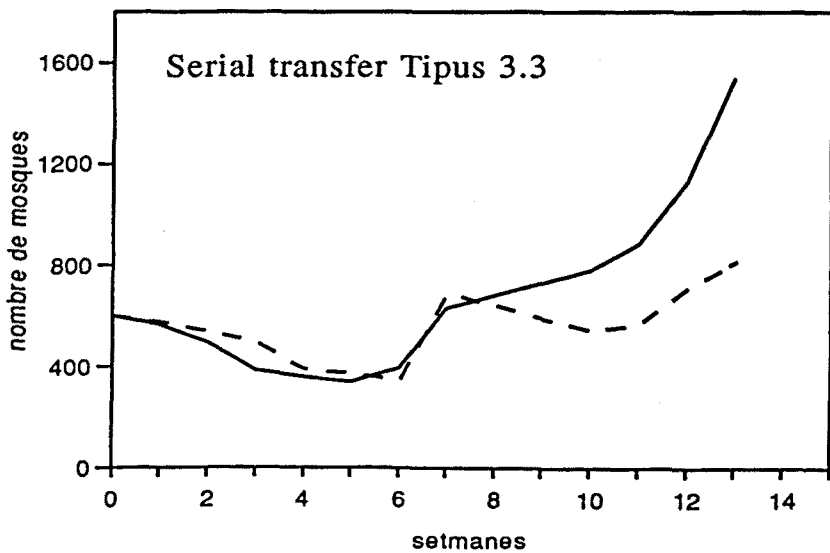
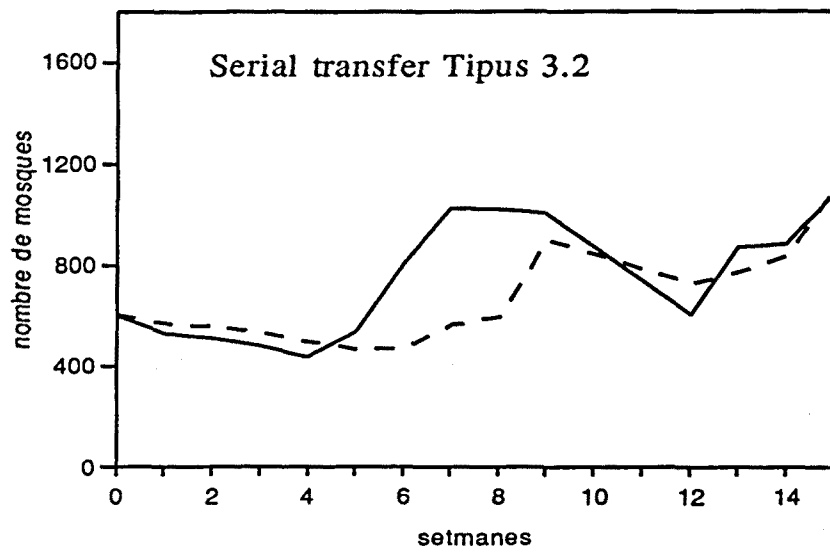
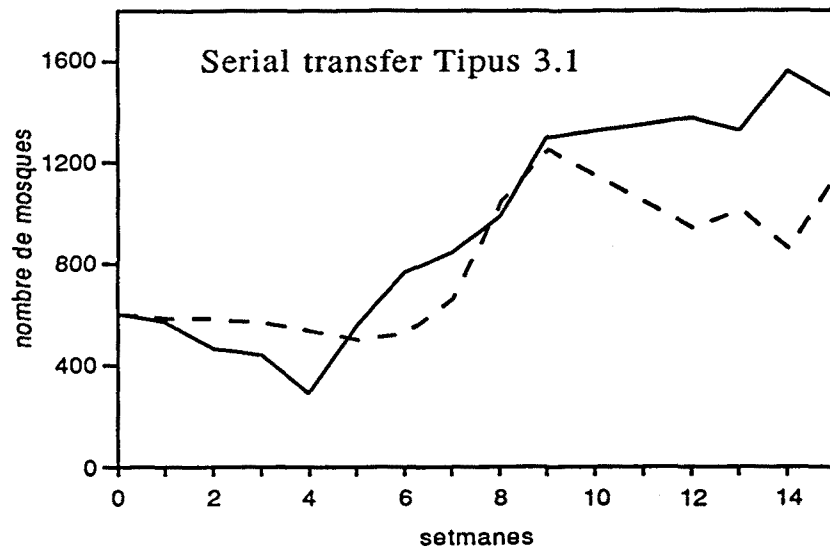
CULTIU	Espècie	FACTOR	Λ WILKS	SURVTN	PRODTN
MIXT	<i>D.subobscura</i>	DENS	23.895** (0.000)	52.077** (0.000)	9.479* (0.003)
MIXT	<i>D.pseudoobscura</i>	DENS	58.904** (0.000)	18.340** (0.000)	0.281** (0.000)
MIXT	<i>D.subobscura</i>	FREQ	20.659** (0.000)	12.677** (0.001)	40.358** (0.000)
MIXT	<i>D.pseudoobscura</i>	FREQ	71.654** (0.000)	0.395 (0.532)	140.80** (0.000)
CONTROL	<i>D.subobscura</i>	DENS	5.324* (0.007)	2.105 (0.152)	10.602* (0.002)

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.001$

Els resultats són iguals als que s'havien obtingut únicament amb la soca d'Eureka; d'aquesta manera podem afirmar que la procedència de la soca de *D.subobscura* de qualsevol d'aquestes tres localitats no afecta l'èxit competitiu d'aquesta espècie envers *D.pseudoobscura* quan s'utilitza la tècnica del "serial transfer" Tipus 2, la qual cosa es pot esperar donat el curt període de temps transcorregut des de l'inici de la colonització.

3.2.3 Experiment de Tipus 3

Les poblacions de *Drosophila* a la natura no estan sotmeses a temperatures constants de manera que quan en el laboratori es mantenen els cultius a una temperatura constant s'estan creant unes condicions artificials que serveixen per a esbrinar el comportament de les espècies a unes condicions determinades, però que no tenen per



— sub - - - pse

Figura 33. Nombre total d'individus a l'ampolla dels adults en els cultius monoespecífics mantinguts mitjançant la tècnica del "serial transfer" amb temperatures variables (Tipus 3).

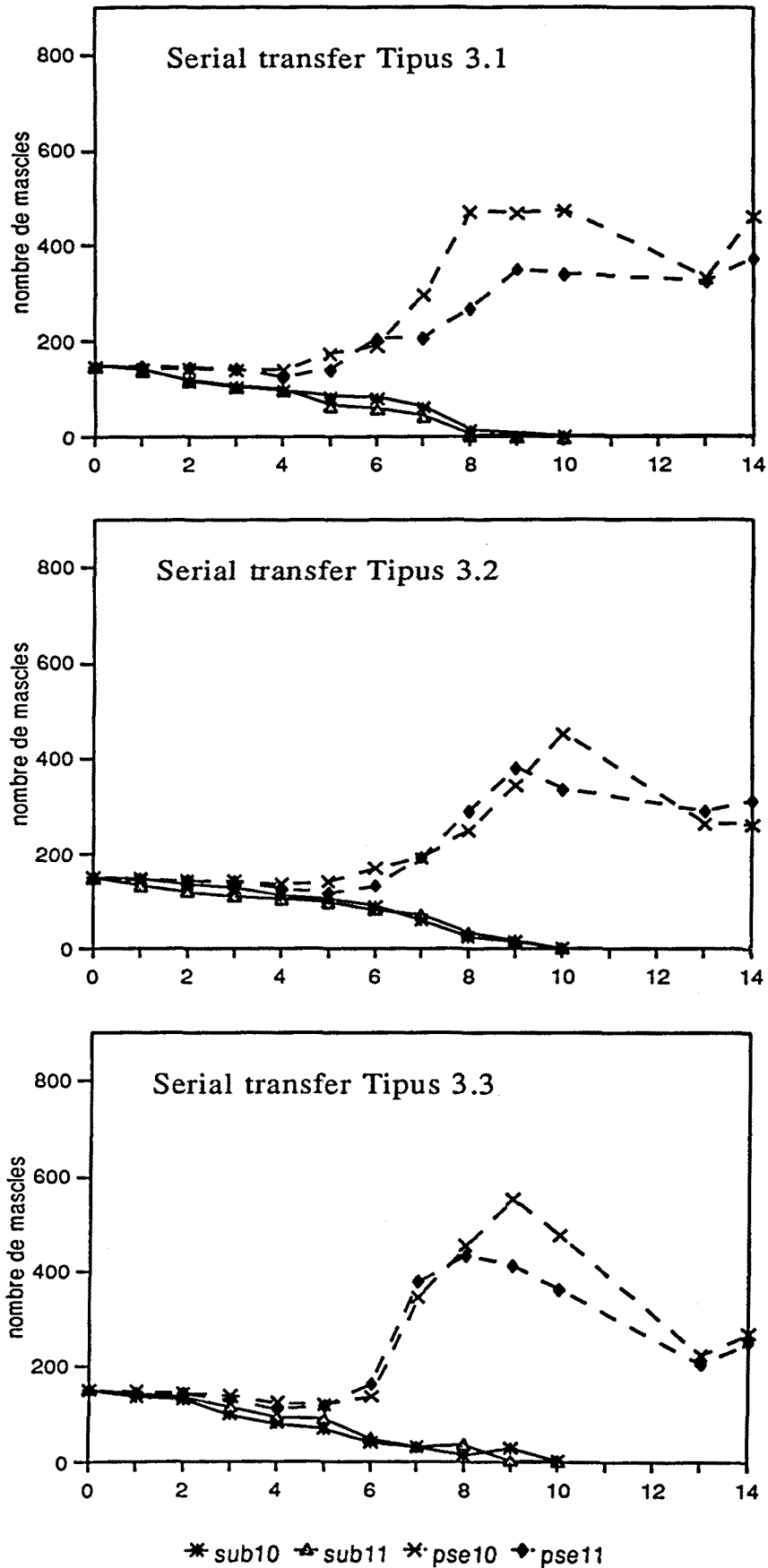


Figura 34. Nombre de mascles de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* a l'ampolla dels adults en els cultius mixtos mantinguts mitjançant la tècnica del "serial transfer" amb temperatures variables (Tipus 3). sub1 i sub2, indiquen el nombre de mascles de *D.subobscura* de la rèplica 1 i 2 respectivament, i pse1 i pse2 el nombre de mascles de *D.pseudoobscura* de les dues rèpliques.

què poder ser extrapolables a la natura. Així el fet que en els nostres experiments *D.subobscura* s'elimini ràpidament en poques generacions podria ser conseqüència de mantenir els cultius a unes condicions òptimes, mentre que el fet de sotmetre el cultiu a temperatures variables podria afavorir l'espècie colonitzadora. Per aquest motiu es va dissenyar l'experiment de Tipus 3. En els cultius mixtos cada setmana es comptaven i separaven els mascles de cada espècie, i es comptaven el nombre de femelles sense ser separades en espècies. En relació als cultius control, d'una sola espècie, es varen comptar el nombre total d'individus, mascles i femelles conjuntament.

A la Figura 33 s'han representat els valors totals de les poblacions control de les dues espècies per als tres tipus de condicions; en totes les condicions els cultius monoespecífics de *D.subobscura* evolucionen molt bé i presenten uns valors iguals o superiors que els cultius monoespecífics de *D.pseudoobscura*. Malgrat això quan les espècies estan en competència, *D.subobscura* és veu eliminada ràpidament, després d'unes 10 setmanes, i a les tres condicions (Figura 34). Cal destacar la semblança entre les rèpliques i també entre les corbes a les tres condicions experimentals. A la Figura 34, sub1 i sub2 indiquen el nombre de mascles de *D.subobscura* de la rèplica 1 i 2 respectivament, i pse1 i pse2 indiquen el nombre de mascles de *D.pseudoobscura*. Aquesta eliminació és deguda a una productivitat pràcticament nul·la de *D.subobscura* en els cultius mixtos i per tant el temps de desaparició és funció de la mortalitat de la soca de *D.subobscura*.

IV. CONSIDERACIONS GENERALS

Drosophila subobscura ha colonitzat molt ràpidament l'oest dels dos hemisfèris americans extenent-se per la zona equivalent a la seva distribució en la zona Paleàrtica, clima mediterrani en el centre de la distribució, marítim occidental a latituds superiors i desèrtic a latituds inferiors. El clima desèrtic forma part de l'àrea de distribució de *D.subobscura* tant en la zona Paleàrtica com a Xile, mentre que no és tant clar a Nord-Amèrica. El procés colonitzador a Nord-Amèrica constitueix un cas únic i molt interessant ja que *D.subobscura* ha entrat en contacte amb altres espècies del mateix grup *obscura* amb les que anteriorment no es trobava en simpatria. Amb les localitats estudiades en el present treball hem vist que Eureka, de les tres poblacions estudiades la localitzada més al nord, presenta una freqüència més elevada de *D.subobscura* al llarg de tot l'any, mentre que Davis presenta una freqüència intermitja i Gilroy, població més meridional, presenta una freqüència baixa; l'abundància de *D.pseudoobscura* presenta un patró invers al de l'espècie colonitzadora, sent més freqüent a Gilroy i menys a Eureka. Al llarg d'aquests últims 10 anys s'han realitzat col·lectes a diferents localitats de la costa oest de Nord-Amèrica (Prevosti et al., 1987, 1989; Mestres i Balanyà, comunicació personal), en alguns casos durant diversos mesos i anys. Com hem vist al llarg de les nostres captures, les freqüències de les espècies varien al llarg de l'any i per tant considerarem representatiu de cada població i per a cada espècie la mitjana de les freqüències de totes les captures. Quan representem gràficament el percentatge de les espècies del grup *obscura* en ordenades segons la latitud (Figura 35), veiem que *D.subobscura* està directament correlacionada amb la latitud mentre que s'observa un patró contrari, encara que més complexe i difícil d'interpretar, en relació a *D.pseudoobscura* i *D.azteca/athabasca*; parlem d'aquestes dues espècies ja que *D.azteca* es troba a Califòrnia mentre que a Oregon i Washington l'espècie del subgrup *affinis* que es troba és *D.athabasca*. Les dades poden tenir un cert biaix, doncs algunes poblacions van ser mostrejades a les èpoques més favorables per *D.subobscura* a la regió Paleàrtica. Un increment en la freqüència de *D.subobscura* quan augmenta la latitud també s'ha detectat a Xile (Prevosti et al., 1987). Una possible explicació pot ser el factor històric ja que va ser en el nord (Port Townsend, WA) a Nord-Amèrica i en el sud (Puerto Montt, Xile) a Sud-Amèrica on es va detectar per primer cop la colonització, encara que també es podria tractar d'una adaptació a climes més freds. Aquest no és el cas

de les poblacions Paleàrtiques en que a la zona nord i central de Europa altres espècies del grup *obscura* constitueixen una part important del nombre total d'individus del grup *obscura*, mentre que en el sud aquestes poblacions estan constituïdes quasi pràcticament per *D.subobscura*, havent-hi variacions locals (Krimbas, 1992).

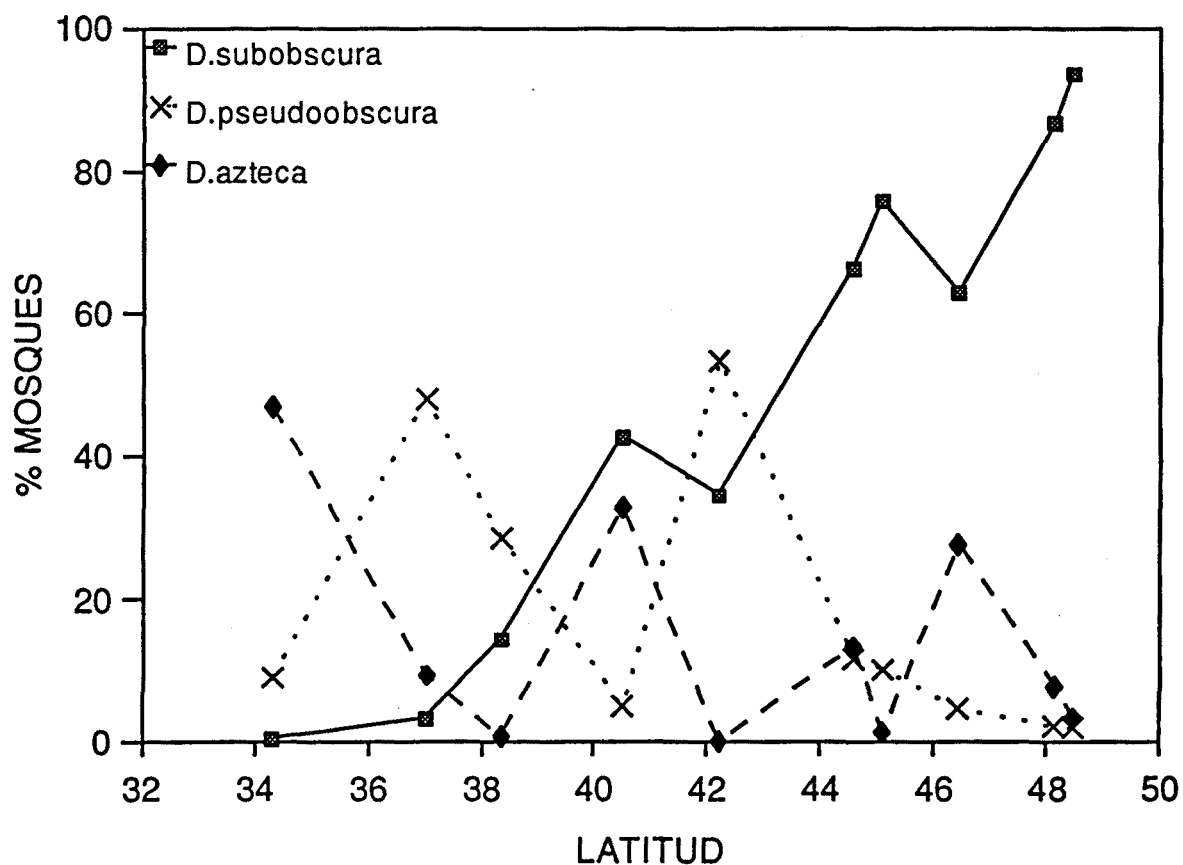


Figura 35. Freqüències de *D.subobscura*, *D.pseudoobscura* i *D.azteca* a cada localitat, en relació al total de mosques capturades. En abscises està representada la latitud de cada localitat. Ojai (34°28'), Gilroy (37°00'), Davis (38°33'), Eureka (40°49'), Medford (42°20'), Salem (44°57'), Woodburn (45°09'), Centralia (46°43'), Arlington (48°12') i Bellingham (48°45')

A Nord-Amèrica (Figura 35) veiem que aquelles localitats en que la freqüència de *D.subobscura* és inferior al 40%, i a excepció de Ojai, presenten una alta freqüència de *D.pseudoobscura* en relació a *D.subobscura*. Això ens fa pensar que *D.subobscura* sols ha pogut colonitzar en massa aquelles poblacions en que la freqüència de *D.pseudoobscura* era baixa i per tant podríem dir que ambdues espècies competeixen quan estan a la natura a l'igual que fan en el laboratori. De fet hem vist, amb les dades obtingudes a les tres localitats estudiades en el present treball, com a la natura

s'observen unes preferències ecològiques similars de les espècies del grup *obscura* sense importar de quina localitat provenen, ja que mitjançant l'anàlisi factorial de correspondències s'ha vist una associació entre les espècies del grup *obscura* de les tres localitats i els mesos de Febrer i Abril dels dos anys de captures.

En els treballs de competència entre *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* duts a terme en el laboratori i mitjançant la tècnica de les transferències seriades al llarg del temps (Tipus 1), hem observat que hi ha sempre eliminació de *D. subobscura* a qualsevol temperatura (16°C, 18°C, 20°C i 22°C) i freqüència inicial (80%sub/20%pse i 20%sub/80%pse). En canvi els cultius monoespecífics de *D.subobscura* és mantenen perfectament en el laboratori utilitzant la mateixa tècnica i assoleixen valors de la seva capacitat de suport fins i tot superiors als de *D.pseudoobscura*, per tant podem dir que les dues espècies quan estan juntes competeixen. Mitjançant la tècnica de les transferències seriades a curt termini (Tipus 2) observem facilitació de *D.pseudoobscura* i inhibició de *D.subobscura* a qualsevol temperatura (18°C i 22°C), freqüència inicial (80%sub/20%pse, 50%sub/50%pse i 20%sub/80%pse) i densitat (200 i 600 individus), veient una menor supervivència i sobretot una menor productivitat per part de *D.subobscura* en els cultius mixtes mentre que no s'observen diferències en els cultius monoespecífics. Així la competència intraespecífica a *D.pseudoobscura* és major que la competència interespecífica, mentre que la competència interespecífica a *D.subobscura* és superior que la intraespecífica.

Un aïllament en l'espai, ocupant *D.subobscura* nínxols ecològics buits o al menys no ocupats per *D.pseudoobscura*, i un aïllament en el temps - s'ha vist que els períodes de màxima activitat de les espècies col·lectades en cada localitat es van substituint al llarg de l'any, no solapant-se i suggerint un possible mecanisme per a evitar la competència directa entre les espècies - poden haver estat els mecanismes que han permès la colonització de Califòrnia per part de *D.subobscura*. Una de les possibles explicacions al fet de que la seva àrea de distribució a EEUU no arribi a latituds inferiors, zona semidesèrtica, com en el cas del Vell Mon i Xile, seria precisament la labor competitiva que pateix *D.subobscura* per part de *D.pseudoobscura*.

V. CONCLUSIONS

1 Eureka és la localitat que presenta una freqüència més elevada de *D.subobscura* al llarg de tot l'any, mentre que Davis presenta una freqüència intermitja i Gilroy una freqüència baixa, en el cas d'aquestes tres localitats hi ha un increment de la freqüència de l'espècie amb la latitud; l'abundància de *D.pseudoobscura* presenta un patró invers al de l'espècie colonitzadora essent més freqüent a Gilroy i menys a Eureka. Utilitzant totes les poblacions nord-americanes en que s'ha col·lectat *D.subobscura* en els últims 10 anys veiem que la freqüència de *D.subobscura* augmenta amb la latitud, essent més freqüent al nord; això pot ser un factor històric ja que va ser en el nord-oest (Port Townsend, WA) on per primer cop es va detectar la colonització.

2 Els períodes de màxima activitat de les espècies col·lectades en cada localitat es van substituint al llarg de l'any, no encavalcant-se i suggerint un possible mecanisme per a evitar la competència directa entre les espècies.

3 Davis és la població que presenta uns majors índexs de diversitat i Eureka la que presenta uns majors índexs d'uniformitat al llarg de les captures; en relació a la temperatura a Davis hi ha variacions estacionals molt marcades mentre que a Eureka les condicions climàtiques són bastant constants al llarg de l'any.

4 En l'estudi de la contribució de les variables ambientals a la diversitat observem que el component estació és el que contribueix més a explicar les diferències en la diversitat total de les poblacions (39.4%-50.4%) i oscil·la segons les variacions estacionals siguin més o menys marcades. La importància del component població representa el 26.4% de la diversitat total, essent les poblacions més diferents les més llunyanes i les que difereixen més pel que fa al clima i a la vegetació. El component any explica un percentatge molt baix de la diversitat total (1.5%-9.4%).

5 Els nínxols de les espècies del grup *obscura* són dels més amplis a les tres poblacions en relació a les altres espècies capturades.

6 Mitjançant l'anàlisi factorial de correspondències s'ha vist una associació entre les espècies del grup *obscura* de les tres localitats i els mesos de febrer i d'abril dels dos anys de captures, a excepció de *D.pseudoobscura* a Eureka que té una freqüència molt baixa i un mínim en el mes d'octubre. També s'ha observat associació entre les espècies del grup *melanogaster* i el mes d'octubre. Aquesta agrupació reflexa unes preferències ecològiques similars de les espècies del grup *obscura* sense importar de quina localitat provenen.

7 Quan les poblacions mixtes de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* es mantenen en el laboratori mitjançant la tècnica de les transferències seriades al llarg del temps (Tipus 1), hi ha sempre eliminació de *D. subobscura* a totes les temperatures (16°C, 18°C, 20°C i 22°C) i freqüències inicials (80%sub/20%pse i 20%sub/80%pse). En canvi els cultius monoespecífics de *D.subobscura* es mantenen perfectament en el laboratori utilitzant la mateixa tècnica i assoleixen valors de la seva capacitat de suport fins i tot superiors als de *D.pseudoobscura*.

8 S'ha vist que les rèpliques realitzades utilitzant la tècnica del serial transfer Tipus 1, i començades amb un desfasament de temps d'aproximadament un mes, no són comparables segons el temps inicial i es comporten de la mateixa manera segons el temps real, a excepció de 22°C. L'eficàcia biològica de *D.subobscura* en els cultius mixtos començats alhora és la mateixa independentment de la temperatura a la que es manté el cultiu i de la freqüència inicial de l'espècie. El patró de desaparició de *D.subobscura* està molt influenciat per les condicions de laboratori (tipus de menjar, oscil·lacions de temperatura a les incubadores, ...) o ritmes genètics interns de l'espècie (estacionalitat).

9 Quan les poblacions mixtes de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* es mantenen en el laboratori mitjançant la tècnica del serial transfer Tipus 2 s'observa facilitació de *D.pseudoobscura* i inhibició de *D.subobscura* a qualsevol temperatura (18°C i 22°C), freqüència inicial (80%sub/20%pse, 50%sub/50%pse i 20%sub/80%pse) i densitat (200 i 600 individus).

10 En els cultius control (Tipus 2) tant sols hi ha diferències entre espècies en relació a la productivitat a baixa densitat i 22°C, on la productivitat de *D.subobscura* és

significativament superior a la de *D.pseudoobscura*. Per tant en els cultius monoespecífics *D.subobscura* es desenvolupa sense cap problema.

11 Quan les poblacions es mantenen a 22°C i densitat elevada (serial transfer Tipus 2) hi ha diferències significatives en el nombre de mascles i femelles produïdes a *D.pseudoobscura*, essent major el nombre de femelles, tant en els cultius monoespecífics com en els mixtos, en canvi la proporció de sexes a *D.subobscura* no s'aparta significativament de l'1:1.

12 La supervivència i la productivitat de les dues espècies a baixa densitat presenten diferències significatives entre les dues temperatures, essent la supervivència major a 18°C i la productivitat major a 22°C. Les diferències degudes a la temperatura es veuen minimitzades quan la densitat de la població està al voltant de la seva capacitat de suport. L'anàlisi multivariant del factor densitat indica diferències significatives, essent la supervivència i la productivitat menors a alta que a baixa densitat. La productivitat augmenta a *D.subobscura* directament amb la freqüència inicial, mentre que a *D.pseudoobscura* augmenta inversament a la freqüència inicial. La competència intraespecífica a *D.pseudoobscura* és major que la competència interespecífica, mentre que la competència interespecífica a *D.subobscura* és superior que la intraespecífica.

13 La procedència de la soca de *D.subobscura* (Eureka, Davis o Gilroy) no afecta l'èxit competitiu d'aquesta espècie envers *D.pseudoobscura*, la qual cosa es pot esperar donat el curt període de temps transcorregut des de l'inici de la colonització.

14 En els experiments realitzats mitjançant la tècnica del serial transfer Tipus 1 però mantenint els cultius a diferents intervals de temperatures variables, s'ha observat també eliminació de *D.subobscura* en els cultius mixtos, en aquest cas degut a la pràcticament nul·la productivitat d'aquesta espècie.

15 Analitzant les dades recollides a Nord-Amèrica a totes les poblacions col·lectades, observem que aquelles localitats que presenten freqüències elevades de *D.subobscura* presenten alhora freqüències baixes de *D.pseudoobscura* i viceversa. Això ens fa pensar que *D.subobscura* sols ha pogut colonitzar amb més eficàcia aquelles àrees en que la

frequència de *D.pseudoobscura* era baixa i per tant podriem dir que ambdues espècies competeixen quan estan a la natura a l'igual que fan en el laboratori.

16 Un aïllament en l'espai, ocupant *D.subobscura* nínxols ecològics buits o al menys no ocupats per *D.pseudoobscura*, i un aïllament en el temps poden haver estat els mecanismes que han permès la colonització de Califòrnia per part de *D.subobscura*. Una de les possibles explicacions al fet de que la seva àrea de distribució a EEUU no arribi a latituds inferiors, com en el cas del Vell Món i Xile, seria precisament la labor competitiva per part de *D.pseudoobscura*.

VI. BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, W. W.; AYALA, F.J. and MICHOD, R.E. 1977. Chromosomal and allozymic diagnosis of three species of *Drosophila*: *Drosophila pseudoobscura*, *D. persimilis*, and *D. miranda*. *J. Hered.*, 68:71-74.
- ARENAS, C.; CUADRAS, C.M. and FORTIANA, M. 1991. MULTICUA. Paquete no standard de Análisis Multivariante. Publicaciones del Dep. d'Estadística
- ARTHUR, W. and MIDDLECOTE, J. 1987. Frequency-dependent competitive abilities and differential resource use in competition between *D.hydei* and *D.melanogaster*. *Biological Journal of the Linnaean Society*, 23:167-176.
- AYALA, F.J. 1965. Relative fitness of populations of *Drosophila serrata* and *Drosophila birchii*. *Genetics*, 51:527-544.
- AYALA, F.J. 1966. Reversal of dominance in competing species of *Drosophila*. *Amer. Nat.*, 100:81-83.
- AYALA, F.J. 1967 Dynamics of population. II. Factors controlling populations growth and population size in *D.pseudoobscura* and *D.melanogaster*. *Ecology*, 48:67-75.
- AYALA, F.J. 1968. Environmental factors limiting the productivity and size of experimental populations of *Drosophila serrata* and *Drosophila birchii*. *Ecology*, 49(3):562-565.
- AYALA, F.J. 1969a. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature*, 224:1076-1079.
- AYALA, F.J. 1969b. Genetic polymorphism and interspecific competitive ability in *Drosophila*. *Genet. Res. Camb.*, 14:95-102.
- AYALA, F.J. 1970. Competition, coexistence and evolution. In M.K. Hecht and W.C. Steere (ed) *Essays in evolution and genetics in honor of Th. Dobzhansky*. Appleton-Century-Crofts New York.
- AYALA, F.J. 1971. Competition between species: Frequency dependence. *Science*, 171:820-824.
- AYALA, F.J. 1972. Competition between species. *American Scientist*, 60(3):348-357.
- AYALA, F.J.; GILPIN, M.E. and EHRENFELD, J.G. 1973. Competition between species: Theoretical models and experimental tests. *Theor. Pop. Biol.*, 4(3):331-356.
- AYALA, F.J.; L. SERRA and A. PREVOSTI. 1989. A grand experiment in evolution: The *Drosophila subobscura* colonization of the Americas. *Genome*, 31:246-255.

- BÄCHLI, G. 1979. Quantitative methods for population analysis applied to a *Drosophila* (*Diptera, Drosophilidae*) collection. *Aquilo, Ser. Zool.*, **20**:33-40.
- BÄCHLI, G.; BURLA, H. and JUNGEN, H. 1982. *Drosophila subobscura* in Egypt and its probable derivation. *Genetica*, **59**:3-7.
- BALANÀ, J. 1989. Estudi de l'associació entre els polimorfismes cromosòmic i enzimàtic en poblacions nord-americanes de *Drosophila subobscura*. Tesi doctoral, Dept. Genètica, Universitat de Barcelona.
- BARKER, J.S.F. 1971. Ecological differences and competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans* in small laboratory populations. *Oecologia*, **8**:134-156.
- BARKER, J.S.F. 1983. Interspecific competition. In M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson (eds). *The genetics and Biology of Drosophila*. Vol **3c**. Academic Press, New York, London, pp. 285-341.
- BECKENBACH, A.T. 1984. Genetics of a colonizing species, *D.ambigua*, in North America. *Genetics*, **107**:s9.
- BECKENBACH, A.T. 1978. The "sex ratio" trait in *Drosophila pseudoobscura*: fertility relations of males and meiotic drive. *Amer. Nat.*, **112**:97-117.
- BECKENBACH, A.T. and PREVOSTI, A. 1986. Colonization of North America by the European species *Drosophila subobscura* and *D.ambigua*. *Am. Midl. Nat.*, **115**(1):10-18.
- BEGON, M. 1982. Yeasts and *Drosophila*. In M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson (eds). *The genetics and Biology of Drosophila*. Vol **3b**. Academic Press, New York, London, pp. 345-384.
- BEGON, M. and SHORROCKS, B. 1978. The feeding and breedings sites of *Drosophila obscura* Fallen and *Drosophila subobscura* Collin. *J. Nat. Hist.*, **12**:137-151.
- BELO, M. and LEMOS M.V.F. 1978. Domestic *Drosophila* species: IV. Males and females collected at different hours of the day. *D.I.S.*, **53**:181.
- BISQUERRA, R. 1989. Introducción conceptual al análisis multivariable. Un enfoque informático con los paquetes SPSS-X, BMDP, LISREL y SPAD. Vol I. PPU,S.A.
- BRNCIC, D. and BUDNIK, M. 1980. Colonization of *Drosophila subobscura* Coll. in Chile. *D.I.S.*, **55**:20.
- BRNCIC, D.; PREVOSTI, A.; BUDNIK, M.; MONCLUS, M. and OCAÑA, J. 1981. Colonization of *Drosophila subobscura* in Chile. I. First population and cytogenetic studies. *Genetica*, **56**:3-9.

- BRNCIC, D.; BUDNIK, M. and PREVOSTI, A. 1982. Ordenaciones cromosómicas en las poblaciones chilenas de *Drosophila subobscura*. Medio Ambiente, 6:23-32.
- BRNCIC, D. and BUDNIK, M. 1984. Experiments on sexual isolation Chilean and European strains of *Drosophila subobscura*. Experientia, 40:1014-1016.
- BRNCIC, D. and BUDNIK, M. 1987. Chromosomal polymorphism in *Drosophila subobscura* at different elevations in Central Chile. Genetica, 75:161-166.
- BRNCIC, D.; M. BUDNIK and R. GUÍÑEZ. 1985. An analysis of a *Drosophilidae* community in Central Chile during a three years period. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., 23:90-100.
- BRYANT, S.H.; BECKENBACH, A.T. and COBBS, G.A. 1982. "Sex-Ratio" trait, sex composition and relative abundance in *Drosophila pseudoobscura*. Evolution, 36(1):27-34.
- BUDNIK, M. and BRNCIC, D. 1975. Responses of *Drosophila pavani*, *Drosophila gaucha* and their hybrids to larval biotic residues. Experientia, 31:781-782.
- BUDNIK, M. and BRNCIC, D. 1982. Colonización de *Drosophila subobscura* Collin in Chile. Actas V Congr. Latinoam. Genética, 177-188.
- BUDNIK, M. and BRNCIC, D. 1983. Preadult competition between populations of *Drosophila subobscura* and established populations of *Drosophila simulans* in Chile. Oecologia, 58:137-140.
- BUDNIK, M. and CIFUENTES, L. 1989. Larval interaction between a colonizing population of *Drosophila subobscura* and three established species of *Drosophila* in Chile. Rev. Brasil. Genet., 12(3):499-504.
- CARIOU, M.L.; LACHAISE, D.; TSACAS, L.; SOURDIS, J.; KRIMBAS, C. and ASHBOURNER, M. 1988. New African species in the *Drosophila obscura* species group: genetic variation, differentiation and evolution. Heredity, 61:73-84.
- CUADRAS, C.M., 1991: Métodos de análisis multivariante. (2ª ed) PPU,S.A., 317-343.
- CURTSINGER, J.W. and FELDMAN, M.W. 1980. Experimental and theoretical analysis of the "sex ratio" polymorphism in *Drosophila pseudoobscura*. Genetics, 94:445-466.
- DAVID, J.R.; ALLEMAND, R.; VAN HERREWEGE, J. and COHET, Y. 1983. Ecophysiology: Abiotic Factors. In M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson (eds). The genetics and Biology of *Drosophila*. Vol 3d. Academic Press, New York, London, pp. 106-170.
- DEL SOLAR, E. and PALOMINO, H. 1966. Choice of oviposition in *Drosophila melanogaster*. Amer. Nat., 100:127-133.

- DEL SOLAR, E. 1968. Selection for and against gregariousness in the choice of the oviposition sites by *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, **58**:275-282.
- FOGLEMANN, J.C. and B. WALLACE. 1980. Temperature-Dependant Development and Competitive Ability of Three Species in the *Drosophila affinis* Subgroup. *The Amer. Midl. Nat.*, **104**(2):341-351.
- FREY, R. 1936. Die dipterenfauna der Kanarischen Inseln und ihre Probleme. *Soc. Sci. fenn. Comment. biol.* **6**(1):1-237.
- FREY, R. 1945. Tiergeographische Studien über die Dipterenfauna der Azoren. I. Verzeichnis der bisher von den Azoren bekannten Dipteren. *Soc. Sci. fenn. Comment. biol.* **8**(10):1-114.
- FREY, R. 1949. Die Dipterenfauna der Insel Madeira. *Soc. Sci. fenn. Comment. biol.* **8**(16):1-47.
- GOLDSCHMIDT, E. 1956. Chromosomal Polymorphism in a population of *Drosophila subobscura* from Israel. *J. Genet.*, **54**(3):474-497.
- GÖTZ, W. 1965. Chromosomaler Polymorphismus in einem Muster von *D.subobscura* aus Marokko, mit Darstellung der Heterozygotieverhältnisse als Heterozygotiediagramm. *Z. Vererbungsl.* **97**:40-45.
- GÖTZ, W. 1967. Untersuchungen über den chromosomalen Strukturpolymorphismus in kleinasiatischen und persischen Populationen von *Drosophila subobscura* Collins. *Mol. Gen. Genet.* **100**:1-38.
- HACKMAN, W. 1958. *Drosophilidae*. In: FREY, R., Kanarische Diptera brachycera p.p., von HAKON LINDBERG gesammelt. *Soc. Sci. fenn. Comment. biol.*, **17**(4):47-48.
- HACKMAN, W. 1960. *Coelopidae, Drosophilidae, Sphaeroceridae and Scatophagidae (Diptera, Cyclorrhapha)* from the Azores and Madeira. *Bol. Mus. munic. Funchal*, **13**:101-107.
- HAUSCHTEK-JUNGEN, E. 1990. Postmating reproductive isolation and modification of the "sex ratio" trait in *Drosophila subobscura* induced by the sex chromosome gene arrangement $A_{2+3+5+7}$. *Genetica*, **83**:31-44.
- HAUSCHTEK-JUNGEN, E.; BURKARD, W., JUNGEN, H. and BURCH-SCHWALLER. 1987. The loss of Y-sperm in "sex ratio" (SR) males of *Drosophila subobscura* is compensated. *Genetica*, **74**:27-30.
- JUNGEN, H. 1968. Inversionspolymorphismus in tunesischen Populationen von *Drosophila subobscura* Collins. *Arch. Julius Klaus-Stift. Vererbungsforsch. Sozialanthropol Tassenhyg.*, **43**:3-55.

- KRIMBAS, C.B. 1992. The inversion polymorphism of *Drosophila subobscura*. In: Krimbas, C.B. and J.R. Powell (eds). Inversion Polymorphism in *Drosophila*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp. 127-220.
- KRIMBAS, C.B. and LOUKAS, M. 1980. The Inversion Polymorphism of *Drosophila subobscura*. *Evol. Biol.*, **12**:163-234.
- LAKOVAARA, S.; LANKINEN, P.; LOKKI, J.; LUMME, J.; SAURA, A. and OIKARINEN, A. 1974. The Scandinavian species of *Drosophila*. *Dros. Inform. Serv.* **51**:122.
- LAKOVAARA, S. and SAURA, A. 1982. Evolution and speciation in the *Drosophila obscura* group. In Ashburner, M., Carson, H.L. and Thompson, J.N. Jr. (eds.) *The Genetics and Biology of Drosophila*, Vol. 3b, Academic Press, New York, London, pp. 1-59.
- LATORRE, A.; MOYA, A. and AYALA, F.J. 1986. Evolution of mitochondrial DNA in *D.subobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **83**:8649-8653.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton, University Press, Princeton, NJ.
- LÓPEZ, M. 1985. *Drosophila subobscura* has been found in the Atlantic coast of Argentina. *D.I.S.*, **61**:113.
- LUMME, J.; LAKKOVAARA, S.; MUONA, O. and JÄRVINEN, O. 1979. Structure of a boreal community of drosophilids (*Diptera*). *Aquilo Ser. Zool.*, **20**, 65-73.
- MAGURRAN, A.E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ed. Vedral, pp. 200.
- MALOGOLOWKIN-COHEN, C.; LEVENE, H. and NEVO, E. 1979. Climatic determinants of the distribution and abundance of *Drosophila subobscura* and other species in Israel. *Rev. Brasil. Genet.*, **2(2)**:109-123.
- MARGALEF, R. 1980. *Ecología*. Ed. Omega, pp.951.
- MERRELL, D.J. 1951. Interspecific competition between *Drosophila funebris* and *Drosophila melanogaster*. *Amer. Nat.*, **85(822)**:159-169.
- MESTRES, F.; PEGUEROLES, G.; PREVOSTI, A. and SERRA, L. 1990. Colonization of America by *Drosophila subobscura*: lethal genes and the problem of the O₅ inversion. *Evolution*, **44(7)**:1823-1836.
- MESTRES, F.; BALAÑÀ, J. SEGARRA, C.; PREVOSTI, A. and SERRA, L. 1992. Colonization of America by *Drosophila subobscura*: Analysis of the O₅ inversions from Europe and America and their implications for the colonizing process. *Evolution*, **46(5)**:1564-1568.

- MILLER, R.S. 1964. Larval competition between *D.melanogaster* and *D.simulans*. Ecology, 45:132-148.
- MONCLUS, M. 1964. Distribución y Ecología de Drosófilidos en España. I. Especies de *Drosophila* de la región catalana. Genét. Ibér., 16:143-165.
- MOURÃO, C.A. and AYALA, F.J. 1971. Competitive fitness in experimental populations of *Drosophila willistoni*. Genetica, 42:65-78.
- MUELLER, L.D. 1985. The evolutionary ecology of *Drosophila*. Evolutionary Biology, Vol 19. Ed. M.K. Hecht, B. Wallace & G.T. Prance (Plenum Publishing Corporation). pp 37-98.
- NOGUÉS, R.M. 1977. Population size fluctuations in the Evolution of experimental cultures of *Drosophila subobscura*. Evolution, 31(1):200-213.
- NOGUÉS, R.M. 1981. Sex-ratio in experimental cultures of *Drosophila subobscura*: analysis of strains. Genét. Ibér., 35:29-36.
- NOGUÉS, R.M. 1988. Influence of temperature on the dynamics of populations of *D.subobscura*. Genét. Ibér., 40, 13-29.
- OCHANDO, M.D.; REY, L. and ALARCON, C. 1991. Mating speed and durations of copulation in chilean *Drosophila subobscura* populations recently colonizers. Evolución Biológica, 14:201-209.
- ORENGO, D. 1987. Competencia de *D. pseudoobscura* con una cepa europea y otra americana de *D. subobscura*. Tesi de llicenciatura, Dep. Genètica, Fac. Biologia, Univ. Barcelona.
- PARDO, L.; CALVET, C. and SALICRÚ, M. 1992. Comparación de medidas de diversidad. Historia Animalum, Vol I:3-12.
- PASCUAL, M.; CONSTANTÍ, M.; RIBÓ, G. and PREVOSTI, A. 1986. Sexual isolation between populations of *Drosophila subobscura*. II. American and European strains. Genét. Ibér., 38:223-230.
- PASCUAL, M.; CONSTANTÍ, M.; RIBÓ, G. and PREVOSTI, A. 1990. Genetic changes in mating activity in laboratory strains of *Drosophila subobscura*. Genetica, 80:39-43.
- PATTERSON, J.T. and WAGNER, R.P. 1943. Geographical distribution of species of the genus Drosophila in the United States and Mexico. In: Studies in the genetics of Drosophila III. The Drosophilidae of the Southwest. Univ. Tex. Pub. 4313:217-253.
- PEET, R.K. 1974. The measurement of species diversity. Ann. Rev. Ecol. Syst., 5:285-307.

- PEGUEROLES, G. 1992. Análisis de la consanguinidad y de caracteres cuantitativos en poblaciones colonizadoras de *D.subobscura*. Tesis doctoral, Dept Genètica, Universitat de Barcelona.
- PEÑA, D. 1989. Estadística modelos y métodos. 1. Fundamentos. Alinza Editorial.
- PIELOU, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.*, **13**:131-144.
- PIELOU, E.C. 1974. Population and community ecology: Principles and Methods. New York: Gordon and Breach.
- POLYCANSKY, D. 1979. Fertility differences as factor in the maintenance of the "sex ratio" polymorphism in *Drosophila pseudoobscura*. *Am. Nat.* **114**:672-680.
- PRAKASH, S. 1977. Genetic divergence in closely related sibling species *Drosophila pseudoobscura*, *Drosophila persimilis* and *Drosophila miranda*. *Evolution*, **31**:14-23.
- PREVOSTI, A.; RIBÓ, G.; GARCÍA, M.P.; SAGARRA, E.; AGUADÉ, M.; SERRA, L. and MONCLÚS, M. 1982. Los polimorfismos cromosómicos i aloenzimàtics en las poblaciones de *Drosophila subobscura* colonizadoras de Chile. *Actas V Congr. Latinoam. Genética*, 189-197.
- PREVOSTI, A.; GARCÍA, M.P.; SERRA, L.; AGUADÉ, M.; RIBÓ, G. and SAGARRA, E. 1983a. Association between allelic isozyme alleles and chromosomal arrangements in European populations and Chilean colonizers of *Drosophila subobscura*. *Isozymes*, **10**:171-191.
- PREVOSTI, A.; SERRA, L. and MONCLÚS, M. 1983b. *D.subobscura* has been found in Argentina. *D.I.S.*, **59**:103.
- PREVOSTI, A.; SERRA, L.; RIBÓ, G.; AGUADÉ, M.; SAGARRA, E.; MONCLÚS, M. and GARCÍA, M.P. 1985. The Colonization of *Drosophila subobscura* in Chile. II. Clines in the chromosomal arrangements. *Evolution*, **39**:834-844.
- PREVOSTI, A.; SERRA, L.; MONCLÚS, M.; MESTRES, F.; LATORRE, A.; RIBÓ, G. and AGUADÉ, M. 1987. Colonización de américa por *Drosophila subobscura*. *Evolución Biológica*, **1**:1-24.
- PREVOSTI, A.; RIBÓ, G.; SERRA, L.; AGUADÉ, M.; BALAÑÀ, J.; MONCLÚS, M. and MESTRES, F. 1988. Colonization of America by *Drosophila subobscura*: Experiment in natural populations that supports the adaptive role of chromosomal-inversion polymorphism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **85**:5597-5600.
- PREVOSTI, A.; SERRA, L.; AGUADÉ, M.; RIBO, G.; MESTRES, F.; BALAÑÀ, J. and MONCLÚS, M. 1989. Colonization and establishment of the palearctic species *D.subobscura* in North and South America. *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*. Springer Verlag, 114-129.

- PREVOSTI, A.; SERRA, L.; SEGARRA, C.; AGUADÉ, M.; RIBÓ, G. and MONCLÚS, M. 1990. Clines of chromosomal arrangements of *Drosophila subobscura* in South America evolve closer to Old World patterns. *Evolution*, 44:218-221.
- RENDEL, J.M. 1945. Genetics and cytology of *D.subobscura*. II. Normal and selective matings in *D.subobscura*. *Genetics*, 46:287-302.
- RICCI, M. and BUDNIK, M. 1984. Influence of temperature, density and interspecific competition on the preadult development of Chilean populations of *Drosophila subobscura* and *Drosophila immigrans*. *Rev. Brasil. Genet.*, 7(2):255-264.
- ROCHA PITÉ, M.T. 1977. Rythmes d'activité saisonnière des populations naturelles de *Drosophilidae* dans la région de Sintra-Colares (Portugal). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^e sér., n° 463, *Ecol. Génér.*, 38:109-160.
- ROCHA PITÉ, M.T. and DA COSTA NICOLAU, M.H. 1978. Etude des rythmes d'activité des populations naturelles des *Drosophilidae* dans la région de Sintra-Colares (Portugal) par l'analyse factorielle des correspondances. *Arq. Mus. Boc. (2^a série)* Vol. VI(9):133.151.
- ROCHA PITÉ, M.T. 1980. Strategies adaptatives et Biologie des populations de *Drosophilides* de quelques habitats typiques de Portugal. Thèse de Doctorat. Univ. de Paris VI.
- ROZAS, J.; HERNÁNDEZ, M.; CABRERA, V.M. and PREVOSTI, A. 1990. Colonization of America by *Drosophila subobscura*: effect of the founder event on the mitochondrial DNA polymorphism. *Mol. Biol. Evol.*, 7:103-109.
- ROZAS, J. and AGUADÉ, M. 1991. Using restriction-map analysis to characterize the colonization process of *Drosophila subobscura* on the American continent. I. rp49 region. *Mol. Biol. Evol.*, 8(4):447-457.
- SALICRÚ, M.; MENÉNDEZ, M.L.; MORALES, D. and PARDO, L. 1992. Asymptotic distribution of (h, ϕ) - entropies. *Mathematics Preprint Series*, 108.
- SAURA, A.; JOHANSON, B.; ERIKSSON, E. and KOHONEN-CORISH, M.R. 1990. Genetic load in northern populations of *Drosophila subobscura*. *Hereditas*, 112:283-287.
- SERRA, L.; PEGUEROLES, G. and MESTRES, F. 1987. Capacity of dispersal of a colonizing species: *Drosophila subobscura*. *Genetica*, 73:223-235.
- SHANNON, C.E. and WEAVER W. 1949. *The mathematical theory of communication*. Urbana: Univ. Illinois Press.
- SHORROCKS, B. 1974. Niche parameters in domestic species of *Drosophila*. *J. nat. Hist.*, 8:215-222.

- SHORROCKS, B. 1975. The distribution and abundance of woodland species in British *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *J. Anim. Ecol.*, **44**:851-864.
- SHORROCKS, B. 1977. An ecological classification of european *Drosophila* species. *Oecologia*, **26**:335-345.
- SHORROCKS, B. 1982. The breeding sites of *Drosophila*. In M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson (eds). *The genetics and Biology of Drosophila*. Vol 3b. Academic Press, New York, London, pp. 385-428.
- SOKAL, R.R. and ROHLF, F.J. 1981. *Biometry*, 2nd Ed. Freeman.
- SOKOLOFF, A. 1955. Competition between sibling species of the *pseudoobscura* subgroup of *Drosophila*. *Ecol. Monog.*, **25**(1):387-409
- SPERLICH, D.; PINSKER, W. and MITROFANOV, V.G. 1981. Genetic characterization of a natural population of *Drosophila subobscura* from the Northern Caucasus (USSR) in comparison with other population samples. *Genetica*, **54**:329-334.
- SPIETH, H.T. 1987. The *Drosophila* fauna of a Native California forest (Diptera: Drosophilidae). *Pan-Pacific Entomologist*. **63**(3):247-255.
- SPSS/PC+ Statistical Analysis, V 3.1. 1989. SPSS Inc. Chicago.
- STURTEVANT, A.H. and DOBZHANSKY, T. 1936. Geographical distribution and cytology of "sex ratio" in *Drosophila pseudoobscura* and related species. *Genetics*, **21**:473-490.
- STRICKBERGER, M.W. 1962. *Experiments in Genetics with Drosophila*. Key to the United States Species of the Genus *Drosophila*. John Wiley and Sons, Inc. New York. London.
- TANTAWY, A.O. and SOLIMAN, M.H. 1967. Studies on natural populations of *Drosophila* VI. Competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Evolution*, **21**:34-40.
- TAYLOR, C.E. and POWELL, J.R. 1983. Population structure of *Drosophila*: Genetics and Ecology. In M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson (eds). *The genetics and Biology of Drosophila*. Vol 3d. Academic Press, New York, London, pp. 29-59.
- WALLACE, B. 1948. Studies on "sex-ratio" in *Drosophila pseudoobscura*. I. Selection and "sex-ratio". *Evolution*, **2**:189-217.
- WALLACE, B. and DOBZHANSKY, T. 1946. Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. VIII. Influence of light on the mating behavior of *Drosophila subobscura*, *Drosophila persimilis* and *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **82**(8):226-234.

WEISBROT, D.R. 1966. Genotypic interactions among competing strains and species of *Drosophila*. *Genetics*, **53**:427-435.

WU, C.-I. 1983. Virility deficiency and the se-ratio trait in *Drosophila pseudoobscura*. I. sperm displacement and sexual selection. *Genetics*, **105**:651-662.

