

DISCUSSIÓ

1 Diversitat d'espècies

La intenció en fer l'estudi de la diversitat d'espècies en cada població i l'anàlisi d'aquestes dades globalment, ha estat donar a conèixer els altres drosòfílids amb que *D. subobscura* comparteix l'hàbitat. Això pot permetre en un futur comparar noves dades amb les obtingudes en aquest estudi i veure com ha canviat la composició d'espècies en cada població. Cal tenir en compte que alteracions en aquests ecosistemes poden tenir una important repercussió en les espècies presents i en la seva representació. De la mateixa manera que ara comparem dades anteriors de polimorfisme cromosòmic amb dades obtingudes aquests darrers anys, també pot tenir interès comparar dades referents a espècies al llarg del temps i veure si hi ha canvis i a què poden ser deguts. S'ha observat en ocells i papallones que hi ha hagut un canvi en el comportament migratori i en els límits de les àrees de distribució, degut a factors climàtics i ambientals relacionats amb el canvi climàtic global (Parmesan, 1996; Brown *et al.*, 1999; Parmesan *et al.*, 1999; Thomas i Lennon, 1999; Hughes, 2000). Estudis duts a terme recentment en la població gironina de Bordils, mostren com al llarg del temps ha variat la composició d'espècies de drosòfílids, un exemple clar és *Drosophila picta* que actualment no es pot trobar i que sí que es trobava amb anterioritat en aquesta població (Argemí *et al.*, 1999). També hi ha espècies que són més característiques d'uns determinats hàbitats que d'altres, per exemple *D. tristis* s'acostuma a trobar prop de rius o en llocs molt humits, es va trobar a Villars (França) on es va capturar prop d'un riu, va resultar ser la tercera espècie més freqüent en aquesta població (Taula 2). A Punta Umbría es va capturar en unes pinedes molt alterades per l'acció humana, on l'espècie predominant va ser *D. simulans* amb un 79,41% i *D. melanogaster* amb un 11,35%, cosa que indica possiblement que el lloc estava molt "humanitzat" i alterat.

Un fet a tenir en compte quan s'han analitzat les dades referents a les diferents espècies és que el grup *obscura* només està representat per *D. subobscura* per sota el límit sud dels Pirineus (Taula 2). Sembla que aquesta carena de muntanyes actua com una barrera que limita el flux d'organismes entre les dues bandes del sistema muntanyós (Prevosti, 1968). No obstant això, la població de Querolbs que es troba situada als Pirineus, té tres representants del grup *obscura*, com són *D. subobscura*,

D. obscura i *D. ambigua*. La resta de poblacions europees presenten des de dos representants d'aquest grup, com és el cas de Montpellier i Lagrasse, fins a 6 representants, com és el cas de Tübingen. Les poblacions atlàntiques i centreeuropees són les que tenen més representants del grup *obscura*, en especial Groningen, Villars, Tübingen i Leuk.

Quan es mesura la riquesa d'espècies com el nombre d'aquestes presents en una població, un es troba que si el nombre total d'individus capturats és gran, és més fàcil trobar-hi algun individu d'una espècie poc freqüent, però si la mostra és més reduïda segurament no s'obtindrà cap individu d'aquestes espècies poc representades o freqüents en aquella població, això es pot veure clarament en la taula quan mirem les dades de Groningen, Leuk o Punta Umbría. Malgrat en mostres grans s'acostuma a tenir més nombre d'espècies que en mostres més petites, la diversitat en una població no depèn sols del nombre d'espècies, sinó que també està determinat per l'abundància relativa de cadascuna d'elles. Si una espècie és molt freqüent en un lloc, per poca mostra que s'agafi es tindrà representada; però si és una espècie poc freqüent, s'haurà de capturar més individus perquè aparegui a la mostra. L'índex de diversitat de Shannon (H') dóna una idea de la diversitat d'una població tenint en compte el nombre d'espècies i la seva freqüència. Tanmateix l'índex d'uniformitat de Molinari (G) pot proporcionar més informació referent a la diversitat. La mostra obtinguda a Wien (Àustria) durant dos dies molt calorosos de juliol és un cas excepcional de captura, ja que es van obtenir 495 individus, la immensa majoria dels quals eren *D. subobscura*, concretament el 91,12%, la qual cosa deixa la resta d'espècies representades en aquesta població amb un percentatge molt petit, algunes d'elles amb freqüències de 0,20%, o el que és el mateix, un sol individu. Això explicaria el fet que aquesta població presenti un índex de diversitat de Shannon tan petit (Taula 3), com cal esperar en aquelles mostres amb poques espècies i distribuïdes irregularment, i també un índex de Molinari petit. En canvi, quan una mostra té un valor elevat per l'índex de Shannon, com és el cas de Tübingen o Groningen, es veu que hi ha força espècies i diverses d'elles ben representades. També es pot observar que el valor de l'índex de Molinari a la població de Tübingen és alt, com també ho és en el cas de Groningen. El valor més alt de l'índex de Molinari el presenta la població de Montpellier, que té un índex de Shannon d'1,09;

en aquesta població es van obtenir només 5 espècies i dues d'elles amb percentatges del 47 i 37%, és a dir que malgrat no haver-hi moltes espècies, no n'hi havia cap amb una freqüència molt elevada respecte de les altres.

Malgrat pugui semblar senzill comparar les dades de les diferents espècies en les poblacions estudiades, l'anàlisi sovint no manifesta prou l'esforç i la dedicació que ha suposat l'obtenció de la mostra. Amb el mètode de *rarefaction* es pot observar que per algunes poblacions amb menys individus capturats ja s'hauria obtingut el mateix nombre d'espècies, com era el cas de Montpellier, Málaga i Lagrasse. En canvi per altres poblacions si s'hagués agafat 400 o menys individus no s'haurien obtingut tantes espècies diferents. Malgrat això sovint s'aconsegueix només un individu d'una altra espècie després de l'esforç que pot representar capturar 200 individus més. Un cas clar és Montpellier on s'han obtingut 5 espècies diferents agafant 1203 individus. Si es calcula el nombre d'espècies esperat si s'haguessin capturat 400 individus, s'obtidrien 4 espècies, és a dir que va caler capturar 800 individus més per augmentar en una unitat el nombre d'espècies (Taula 3). En altres poblacions com Leuk, Punta Umbría o Groningen, per citar-ne algunes, passa exactament el mateix, cal fer un gran esforç per obtenir un elevat nombre d'espècies.

En aquest estudi hi ha mostres que s'han obtingut en una tarda o en un dia i mig amb un esforç relativament baix. En canvi, per obtenir altres mostres s'ha estat capturant durant més d'una setmana, sovint degut al fet que el nombre d'individus de *D. subobscura* obtingut era petit. Això feia que s'hi hagués de dedicar més dies i més hores en l'obtenció d'una mostra suficientment gran, com per exemple a Punta Umbría, on *D. subobscura* estava present amb un 5,36%, i la majoria d'individus capturats eren *D. simulans*; així doncs, per obtenir un nombre suficientment gran de *D. subobscura* es va capturar un total de més de 4500 drosòfílids. Un altre exemple d'aquest darrer cas va ser la població de Tübingen (Alemanya), on es va obtenir la mostra un estiu més plujós i relativament més fred que els darrers. Malgrat *D. subobscura* és l'espècie més freqüent en aquesta població, ho és només amb un valor del 34,97%, la qual cosa implica que es va haver de fer un major esforç de mostreig que en altres poblacions on *D. subobscura* és l'espècie predominant amb una freqüència de més del 50%. En aquesta població es va trobar també un alt

percentatge de *D. obscura*, el 26,96%. Així doncs, les condicions de mostreig són relativament importants i sovint circumstancials, ja que no es disposa de les condicions climàtiques de la captura anterior, ni de les dades referents a les espècies presents. D'aquí la importància de no fixar-nos només en una població al moment de comparar les dades del polimorfisme cromosòmic, si no de basar l'estudi en diverses poblacions d'Europa, per tal d'evitar al màxim aquests efectes aleatoris que hi poden haver.

2 Polimorfisme cromosòmic

Els estudis microevolutius són aquells efectuats dintre d'una espècie o població en un període de temps relativament curt, que pot abastar des de la durada de la vida d'un organisme fins alguns milers d'anys. Segons Dobzhansky, el terme microevolució té una escala temporal basada en el temps biològic en contraposició a macroevolució que té una escala temporal basada en el temps geològic (Dobzhansky, 1951). Aquests estudis poden ser al·locrònics o sincrònics. En els estudis al·locrònics, es compara una mateixa població en dos o més moments diferents en el temps (Hendry i Kinnison, 1999). El treball que es presenta constitueix un estudi d'aquest tipus, ja que està basat en la comparació de les freqüències dels diferents ordenaments en dos períodes de temps diferents, no superior a la vida d'un investigador, en cadascuna de tretze poblacions paleàrtiques.

El polimorfisme cromosòmic de *D. subobscura*, constitueix un mecanisme genètic d'adaptació ràpida a l'ambient que dóna a l'espècie una flexibilitat adaptativa, com va posar de manifest el fet que a les poblacions colonitzades de Nord-amèrica i Sud-amèrica s'establissin clines latitudinals per les freqüències de determinades inversions seguint el mateix patró que les existents a la regió paleàrtica (Prevosti *et al.*, 1988). Per tant és probable que aquest polimorfisme respongui a algun factor o factors ambientals correlacionats amb la latitud, com per exemple la temperatura. Els estudis d'aquest polimorfisme s'han centrat en els canvis estacionals, els canvis a curt i a llarg termini observats en una sola població (Fontdevila *et al.*, 1983; Gosteli, 1990; Orengo i Prevosti, 1996; Rodríguez-Trelles *et al.*, 1996, 1998; Rodríguez-Trelles i Rodríguez, 1998) i els canvis en l'altitud (Burla

et al., 1986). L'objectiu principal d'aquest treball ha estat analitzar els canvis a llarg termini d'aquest polimorfisme cromosòmic en un nombre de poblacions paleàrtiques representatiu de l'àrea de distribució de l'espècie, i relacionar els canvis observats amb el que s'esperaria si aquest polimorfisme estigués responent a un canvi climàtic basat sobretot en un escalfament global del planeta. Aquest treball generalitza, doncs, els resultats obtinguts per altres autors els quals han analitzat tant sols un cromosoma o una única població.

En el mapa cromosòmic de *D. subobscura* (Figura 4) s'observa que no tots els cromosomes tenen la mateixa llargada, ni presenten el mateix nombre d'inversions. Per exemple, el cromosoma J és el que menys inversions presenta, però no és el cromosoma més petit. Per altra banda, el cromosoma O és el més llarg i també el que més inversions presenta juntament amb el cromosoma E. Això és el que es pot observar a les dades que es presenten en les taules 4, 5 i 6; el cromosoma J és el que presenta un nombre menor d'ordenaments, juntament amb el cromosoma A, i en canvi és el cromosoma O el que presenta el major nombre d'ordenaments, seguit pels cromosomes U i E. El nombre d'inversions no depèn només de la llargada del cromosoma.

En 3 de les 13 poblacions analitzades, Calvià, Riba-roja i Montpel·lier, es van poder obtenir un nombre suficient de mascles i femelles del camp, la qual cosa va permetre poder comparar si les dades del polimorfisme cromosòmic obtingudes utilitzant només els mascles del camp eren comparables a les obtingudes utilitzant els mascles de les línies d'isofemelles. Com es pot observar en la taula 7 només es van trobar diferències significatives al nivell del 5% pel cromosoma A de la població de Montpel·lier, després d'utilitzar la correcció seqüencial de Bonferroni; per la resta de cromosomes i poblacions no es van trobar diferències significatives, és a dir, s'obté la mateixa estima del polimorfisme a partir d'una mostra de mascles del camp que d'una mostra de mascles obtinguts de línies d'isofemelles. Així, segons aquests resultats, per analitzar el polimorfisme cromosòmic d'una població natural tan es pot utilitzar els mascles del camp com els mascles obtinguts de les línies d'isofemelles, ja que el polimorfisme que s'obté no mostra diferències significatives. Això va ser molt útil sobretot en el moment d'obtenir les mostres més llunyanes de Barcelona, ja

que no només les femelles del camp van resultar ser més resistents al transport que els mascles sinó que també, molt sovint, els adults morien i s'havia d'aprofitar la major resistència de les larves nascudes en els vials on s'havien col·locat les femelles de la població natural.

La simple observació dels valors que es presenten a les taules 4, 5 i 6 – un recull exhaustiu de totes les dades que es disposen del polimorfisme cromosòmic de les 13 poblacions analitzades en els dos períodes estudiats – fa difícil extreure'n conclusions suficientment generals. És per això que es va procedir, en primer lloc, a analitzar l'heterogeneïtat de les freqüències observades al llarg del temps i en l'espai.

La població de Calvià, a les illes Balears, presenta algunes característiques que la fan diferent de la resta de poblacions estudiades. Aquesta població es troba en una illa, i aquest fet determina una reducció del flux genètic amb les poblacions del continent. La presència de l'ordenament J_{3+4} , típic de l'est de la Mediterrània (Götz, 1967), en la mostra nova i antiga d'aquesta població la diferencia també de la resta de poblacions analitzades en aquest estudi. A més a més, a Calvià s'han trobat dos inversions noves en la mostra nova, l' U_{13} i l' E_{22} . Aquest fet, però, no és exclusiu d'aquesta població de les illes Balears, ja que a la població de Louvain-la-Neuve també s'ha trobat una nova inversió, l' E_{23} , i també s'han trobat noves inversions a les poblacions colonitzadores d'Amèrica. Sovint quan es tracta d'inversions noves i que només s'han trobat en un individu d'una població, com és el cas de la nova inversió de Louvain-la-Neuve o d'algunes de les americanes, no es tornen a detectar aquestes noves inversions en mostratges posteriors de la població, ja sigui perquè s'han perdut (per deriva o selecció) o perquè es troben en molt baixa freqüència.

A la mostra nova de la població de Punta Umbría s'han trobat dos ordenaments que no són presents en la mostra antiga ni en cap de les altres poblacions analitzades, l' A_{2+6} i l' $A_{2+3+5+7}$. Només aquest fet ja duplica el nombre d'ordenaments presents en el cromosoma A entre la mostra antiga i nova d'aquesta població. Els ordenaments A_{2+6} i $A_{2+3+5+7}$ no s'havien trobat anteriorment en el continent europeu, però són bastant freqüents al nord d'Àfrica, i també s'han trobat esporàdicament a les illes Canàries i Madeira (Jungen, 1968; Prevosti, 1971, 1974b). La presència d'aquests ordenaments a la mostra de Punta Umbría podria indicar una major semblança

d'aquestes poblacions del sud d'Espanya amb les del nord d'Àfrica que la que hi havia fa uns 25 o 30 anys, d'acord doncs amb el que es podria esperar si el polimorfisme cromosòmic de l'espècie està responent a un escalfament global del planeta, però tampoc es pot excloure el fet que hagin aparegut per un fenomen de migració o flux gènic des del nord d'Àfrica. Si l'aparició d'aquest ordenament es degut a migració, la pregunta que un es pot fer és per què no es va trobar abans en aquesta o altres poblacions del sud d'Europa i properes al nord d'Àfrica. Per altra part, com ja diversos autors han posat de manifest en altres espècies, el canvi climàtic global està fent que els límits de l'àrea de distribució de moltes espècies s'expandeixin cap al nord (Parmesan, 1996; Brown *et al.*, 1999; Parmesan *et al.*, 1999; Thomas i Lennon, 1999), fet que manté una certa semblança amb el que s'ha observat respecte a la distribució d'ambdós ordenaments.

A les taules 4, 5 i 6 es pot veure que el cromosoma que més ordenaments diferents presenta és el cromosoma O, encara que alguns d'aquests ordenaments són presents en poques poblacions o mostres, i tot sovint manquen en la mostra nova o antiga. Els cromosomes A i E presenten menys ordenaments que l'O, però en canvi molts dels seus ordenaments són presents en la majoria de poblacions i mostres. Un fet similar té lloc si es comparen els ordenaments del cromosoma U amb els de l'E, els ordenaments del cromosoma U manquen en més mostres que els del cromosoma E.

Cal tenir en compte que en la majoria de les poblacions la mostra nova té un nombre major d'individus analitzats, això pot fer que un ordenament que és molt poc freqüent en una població no estigui present en la mostra antiga però si en la nova amb una baixa freqüència per un simple efecte de mostratge.

L'augment de la concentració de diòxid de carboni i altres gasos causants de l'efecte hivernacle, produïts principalment per l'activitat humana, és considerat un dels principals causants del canvi climàtic global que actualment afecta els éssers vius (Hughes, 2000). Per detectar i mesurar aquest canvi s'han dut a terme un gran nombre d'estudis comparatius a llarg termini basats en característiques dels diversos organismes que estan relacionades amb la seva ecologia, com poden ser l'eficiència fisiològica, la durada del cicle biològic, l'àrea de distribució de l'espècie o

l'adaptació d'aquesta al medi (Pace, 1993). Alguns estudis recents, com el dut a terme per Bale *et al.* (2002), posen de manifest que la temperatura és el factor abiòtic relacionat amb el canvi climàtic que més afecta els insectes herbívors, sobretot pel que fa referència al seu desenvolupament, supervivència i abundància.

El treball que es presenta en aquesta memòria constitueix un estudi comparatiu a gran escala dels canvis a llarg termini del polimorfisme cromosòmic de *D. subobscura* que permet mesurar el possible efecte del canvi climàtic en l'estructura genètica de les poblacions. Com ja va indicar Endler (1986), els canvis direccionals a llarg termini suggereixen que els caràcters no es troben en equilibri selectiu, però tampoc es pot suposar que són deguts a la deriva, perquè si fos així la variació observada seria erràtica. Un canvi direccional a llarg termini pot ser produït per selecció direccional o pot tractar-se d'un apropament a l'equilibri que variï degut a canvis en l'ambient. En el cas de la variació a llarg termini del polimorfisme cromosòmic a *D. subobscura*, els canvis temporals que s'han trobat en comparar les mostres noves i antigues no són erràtics, sinó sistemàtics, la qual cosa recolza plenament l'efecte de la selecció natural, ja que s'observa la mateixa tendència (una disminució en la freqüència d'aquells ordenaments típics de latituds fredes, i un augment de la dels típics de latituds càlides) en les 13 poblacions analitzades.

Els canvis en el temps d'aquest polimorfisme cromosòmic segueixen el patró que caldria esperar si les poblacions s'estiguessin aproximant a un equilibri amb variacions degudes a canvis sistemàtics del mateix factor ecològic. Com alguns autors ja han suggerit, la temperatura podria ser el factor que més influís en aquests canvis. Orengo i Prevosti (1996) van observar canvis en el polimorfisme cromosòmic de *D. subobscura* a la població de Barcelona en un període de 29 anys. Els resultats indicaven una disminució de les freqüències dels ordenaments estàndards i l'augment de la freqüència d'ordenaments més complexos, que són típics de latituds càlides. Van calcular la correlació entre les freqüències normalitzades dels ordenaments cromosòmics i diferents factors climàtics, i l'únic factor que presentava una correlació amb les freqüències era la temperatura. Aquests resultats, doncs, indiquen que pot ser la temperatura el factor específic determinant dels canvis observats.

En altres espècies de *Drosophila* també s'han dut a terme estudis dels canvis de les freqüències de les inversions a llarg termini, però els resultats obtinguts no segueixen un patró que es pugui explicar tan clarament com els obtinguts en aquest treball. Les espècies més estudiades, exceptuant *D. subobscura*, són *D. pseudoobscura*, *D. persimilis*, *D. robusta* i *D. melanogaster*.

El polimorfisme per inversions de *D. pseudoobscura* en poblacions naturals ha estat molt estudiat sobretot per Dobzhansky i col·laboradors, els quals van analitzar la variació estacional, anual i geogràfica del polimorfisme cromosòmic d'aquesta espècie durant més de 40 anys. Es van observar fluctuacions estacionals significatives que es tendien a repetir cada any (Dobzhansky, 1943, 1948; Anderson *et al.* 1991, Powell, 1997). El model de repetició d'aquests canvis estacionals no era aleatori sinó que es podia explicar per selecció. Els canvis estacionals observats depenien però, de la latitud. En algunes latituds fins i tot no s'observaven canvis. Aquest polimorfisme de *D. pseudoobscura* se l'ha definit com a flexible, ja que presenta variacions sistemàtiques i repetibles al llarg de l'any (Dobzhansky, 1962). Cada estació ve representada de fet per un determinat conjunt de freqüències d'inversions. En contraposició a aquest, es va anomenar polimorfisme rígid aquell que no presenta aquestes variacions sistemàtiques i repetibles al llarg de l'any. Aquest comportament rígid o flexible de les inversions en diferents poblacions va dur a suposar que el patró climàtic, més específicament la temperatura estacional, era el factor ambiental que seleccionava els diferents tipus d'inversions. Aquesta hipòtesi va ser refermada per alguns experiments de laboratori (Wright i Dobzhansky, 1946). En *D. pseudoobscura* no s'han observat, però, canvis sistemàtics del polimorfisme cromosòmic a llarg termini comparables amb els observats a *D. subobscura*, degut potser a que *D. pseudoobscura* només té un cromosoma polimòrfic, el cromosoma III (Anderson *et al.*, 1991). Per altra banda, l'alta sensibilitat del sistema d'inversions de *D. pseudoobscura* a la temperatura fa que els canvis a llarg termini puguin quedar emmascarats per les fluctuacions estacionals.

En el cas de *D. persimilis* els canvis estacionals en les freqüències d'inversions en poblacions naturals estan menys documentats, i pel que fa als resultats que s'han obtingut fins al moment alguns són ambigus, altres mostren estacionalitat, i altres no.

Aquesta espècie presenta en general una estabilitat a llarg termini de les freqüències d'inversions (Coyne *et al.*, 1992). Com en el cas de *D. pseudoobscura*, només té un cromosoma polimòrfic, i es desconeix la forma de selecció que actua sobre aquest polimorfisme estacional. A diferència del que s'observa a *D. pseudoobscura*, a *D. persimilis* sembla que els valors de les freqüències de les diferents inversions característics d'una determinada estació es mantenen més constants al llarg dels anys que en el cas de *D. pseudoobscura*. Malgrat això, les fluctuacions estacionals del polimorfisme són menors a *D. persimilis* que no pas a *D. pseudoobscura* (Powell, 1992) i de fet Dobzhansky el considera com un polimorfisme rígid. Es pot concloure doncs que la resposta adaptativa del polimorfisme cromosòmic de *D. persimilis* és diferent que la del polimorfisme de *D. pseudoobscura*.

Els estudis del polimorfisme cromosòmic de *D. robusta* duts a terme en poblacions naturals als EUA, mostren una estabilitat en les freqüències de les inversions localitzades en els autosomes al llarg de 20 anys, mentre que les situades al cromosoma X presenten canvis. Aquests canvis es podrien explicar pel fet que el cromosoma X està subjecte a forces selectives diferents a les dels autosomes degut a que es troba en combinació hemizigòtica en els mascles. No hi ha dades però, que recolzin aquesta possibilitat. El polimorfisme cromosòmic d'aquesta espècie presenta clines altitudinals i latitudinals, però en general no s'ha observat una tendència clara en els canvis a llarg termini durant els darrers 50 anys. Per exemple, Carson (1958) troba petites diferències significatives en uns primers estudis de la variació a llarg termini del polimorfisme cromosòmic d'aquesta espècie. Etges (1984) detecta un augment de la freqüència dels ordenaments més "càlids" en un transecte altitudinal. Més recentment, Levitan (1992, 2001) observa canvis en les freqüències de determinades inversions principalment atribuïbles a la selecció natural.

Els canvis observats a llarg termini del polimorfisme cromosòmic de *D. melanogaster* són més significatius que aquells detectats a *D. pseudoobscura*, *D. persimilis* i *D. robusta*, com exemplifiquen els resultats dels estudis duts a terme a Japó, Austràlia, Grècia i Àfrica. Aquest resultat no sorprèn tractant-se d'una espècie cosmopolita que ha colonitzant recentment (parlant en una escala de temps evolutiu) aquestes zones, i que per tant possiblement no hagi arribat encara a un equilibri

(Powell, 1997). Per exemple al Japó quan es va estudiar el polimorfisme per inversions de *D. melanogaster* (Lemeunier i Aulard, 1992; Inoue *et al.*, 1984, 2002) inicialment s'observaren uns canvis direccionals de les inversions situades en tres braços cromosòmics al comparar mostres anuals, però posteriorment ja no es va trobar aquesta tendència. En aquests estudis no es va veure un patró clar on les freqüències dels ordenaments del nord o els de zones càlides augmentessin o disminuïssin al llarg del temps, però es va trobar una clina nord-sud que canviava de sentit segons es tinguessin en compte o no les poblacions de les illes del sud-oest del Japó. Els estudis duts a terme a Àfrica (Aulard *et al.*, 2002) no mostren clines per l'altitud ni per la latitud, excepte per una inversió endèmica. Es va trobar una diferenciació longitudinal que anava d'oest a est, la qual va permetre subdividir a les poblacions en tres grups: poblacions molt polimòrfiques situades a l'oest, un grup central de poblacions mitjanament polimòrfiques i un grup a l'est amb un polimorfisme molt reduït. També observen una correlació positiva entre inversions: poblacions que són molt polimòrfiques ho són per tots els cromosomes. Aquest fet ha estat observat a altres parts del món, però a Àfrica no s'ha pogut correlacionar amb el clima o algun altre factor ecològic que pugui suggerir una interpretació adaptativa. En general s'accepta que *D. melanogaster* presenta clines nord-sud per les inversions cosmopolites i que la selecció sembla ser el factor principal que les manté. En algunes zones es troba una correlació entre les freqüències per inversions i variables climàtiques com la temperatura, però no es pot generalitzar, ja que en altres llocs no s'ha trobat. Fora d'Àfrica sembla que els ordenaments estàndard estan afavorits en llocs freds o durant l'època freda, i que les freqüències de les inversions augmenten d'acord amb la temperatura ambient i la pluja; no es pot aclarir, però, quina és la naturalesa d'aquest procés de selecció (van Delden i Kamping, 1997). Knibb (1982) va observar clines latitudinals per la freqüència de quatre inversions paracèntriques de *D. melanogaster* a Austràlia, Amèrica del nord i Àsia. A cada regió la freqüència de cadascuna d'aquestes inversions disminuïa a mesura que augmentava la distància a l'equador. També va observar una associació positiva entre la freqüència de les quatre inversions i la temperatura màxima o mínima anual i la quantitat mínima de pluja.

Els estudis a llarg termini del polimorfisme cromosòmic de *D. subobscura* posen en entredit el seu caràcter rígid en el sentit de la definició donada per Dobzhansky (1962). Per exemple, de Frutos (1975) va estudiar una població natural de Barcelona (Observatori Fabra, Tibidabo) durant un any i va observar l'estabilitat del polimorfisme en front dels canvis estacionals i de les diferències microclimàtiques diàries. Tot i que va trobar canvis significatius pels cromosomes J i U no va poder determinar si aquests canvis corresponien a repeticions anuals d'un patró d'estacionalitat o bé es tractaven de fluctuacions erràtiques no repetibles en anys successius. Els ordenaments J_1 i U_{1+2+8} presentaven uns màxims de freqüència a principis de primavera i un mínim a principis de tardor, i semblaven donar una major eficiència als seus portadors en èpoques adverses. En canvi, els ordenaments J_{ST} i U_{1+2} semblaven associats a èpoques més favorables.

Els resultats obtinguts per Fontdevila *et al.* (1983) i Rodríguez-Trelles *et al.* (1996) en estudiar el polimorfisme del cromosoma O en la població del Pedroso (Galícia), posen de manifest l'existència d'una clara direccionalitat dels canvis observats. En el primer estudi, es van detectar uns canvis estacionals pels ordenaments O_{ST} i O_{3+4+7} , aquest darrer ordenament presentava un pic a l'estiu i la seva freqüència disminuïa a la tardor i la primavera, mentre que l'ordenament O_{ST} presentava un comportament oposat. En el segon estudi es van detectar tant canvis estacionals com a llarg termini. Els canvis estacionals eren els mateixos que els observats per Fontdevila *et al.* (1983), trobant-se una associació entre aquests canvis i diversos factors climàtics (temperatura, pluja, humitat i insolació). Pel que fa als canvis a llarg termini (15 anys), es va observar un augment de la freqüència de l'ordenament O_{3+4} i una disminució dels ordenaments O_{ST} i O_{3+4+8} .

Orengo i Prevosti (1996) en estudiar el polimorfisme de la població de Barcelona no només tornen a observar la tendència detectada per Rodríguez-Trelles *et al.* (1996) respecte a algunes inversions del cromosoma O, sinó que poden generalitzar aquesta observació als ordenaments d'altres cromosomes i suggereixen que el factor determinant d'aquest canvi podria ser la temperatura.

El polimorfisme cromosòmic de *D. subobscura* sembla doncs més adient per estudiar els canvis a llarg termini que el de *D. pseudoobscura* ja que no presenta

tantes fluctuacions a curt termini produïdes per la temperatura, les quals poden emmascarar els canvis a llarg termini.

Els resultats d'aquest treball demostren que en les darreres dècades hi ha hagut un canvi sistemàtic del polimorfisme cromosòmic de *D. subobscura*. La freqüència dels ordenaments típics de latituds càlides ha augmentat i la dels ordenaments típics de latituds fredes ha disminuït, com es pot observar a la figura 29. Per altra part, s'ha demostrat també que la distància genètica entre les mostres noves ha disminuït, és a dir que les poblacions corresponents s'han fet més similars. En la figura 31 s'observa clarament com algunes poblacions considerades atlàntiques i centreeuropees s'agrupen ara amb les poblacions mediterrànies, com caldria esperar degut a un augment de la freqüència d'aquells ordenaments típics de latituds càlides i una disminució d'aquells típics de latituds fredes en les primeres.

A diferència d'altres treballs anteriors on només s'havia analitzat una població, o un sol cromosoma, en el present estudi s'han pogut generalitzar els resultats ja que s'han analitzat 13 poblacions de l'àrea de distribució de l'espècie i tots els cromosomes. Això permet que es puguin extreure conclusions més generals de la dinàmica dels canvis experimentats pel polimorfisme cromosòmic de *D. subobscura* a la regió paleàrtica. A més a més, les poblacions estudiades estan sotmeses a condicions mediambientals i ecològiques diferents: algunes es troben en plena muntanya i d'altres al costat de nuclis urbans amb un clar efecte hivernacle.

Els resultats de la prova dels signes demostren que en les 13 poblacions estudiades hi ha hagut un canvi significatiu tant dins del grup d'ordenaments típics de latituds fredes com dins dels típics de latituds càlides. Pels ordenaments que presenten una correlació negativa amb la latitud, s'obtenen 81 diferències amb signe positiu i 26 amb signe negatiu, essent els valors de la prova dels signes i Wilcoxon significatius. Això vol dir que els ordenaments típics de latituds càlides tenen una clara tendència a augmentar en les poblacions estudiades. En canvi, pels ordenaments que presenten una correlació positiva amb la latitud, s'obtenen 68 diferències amb signe negatiu i 24 amb signe positiu, essent els valors de la prova dels signes i Wilcoxon també significatius, per tant els ordenaments típics de latituds fredes tenen una clara tendència a disminuir en les poblacions analitzades.

Podem concloure que el polimorfisme cromosòmic per inversions de *D. subobscura* ha canviat sistemàticament durant els darrers 14 a 47 anys. Aquests canvis poden ser deguts a canvis en la temperatura o a altres factors climàtics correlacionats amb la latitud. La suposició que l'escalfament global del planeta pot ser la principal causa dels canvis observats sembla molt plausible. Si així fos, aquest polimorfisme es podria considerar com un bon indicador del canvi climàtic. No sols caldria disposar d'un conjunt més complet de dades meteorològiques, sinó també analitzar més poblacions i ampliar la sèrie temporal per poder acceptar o refutar de manera definitiva aquesta hipòtesi i per entendre millor el significat adaptatiu d'aquest polimorfisme i la seva dinàmica de canvi en relació amb l'escalfament global del planeta.

CONCLUSIONS

- S'ha estudiat la composició i diversitat d'espècies de *Drosophila* en 12 localitats, aquestes dades serviran de base per un estudi comparatiu posterior, per tal de relacionar els possibles canvis de biodiversitat observats amb l'escalfament global del planeta.
- Respecte el polimorfisme cromosòmic, a les mostres actuals s'han detectat clines latitudinals equivalents a les detectades a les mostres antigues. Encara que la freqüència d'alguns ordenaments no presenta clines significatives, els signes dels coeficients de regressió i correlació *versus* latitud són en general sempre els mateixos.
- La distància genètica entre les mostres noves ha disminuït, en general les poblacions s'han fet més similars entre elles, i algunes mostres actuals centreeuropees i atlàntiques ara són més semblants a les mediterrànies del que ho eren les mostres antigues.
- Hi ha hagut en general una disminució de les freqüències dels ordenaments típics de latituds fredes i un augment dels ordenaments típics de latituds càlides, en les tres àrees estudiades (mediterrània, atlàntica i centreeuropea).
- L'explicació més plausible d'aquest fet seria que aquests canvis s'han donat com una resposta adaptativa d'aquestes poblacions a un escalfament global del planeta. Caldrà més mostratges i experiments de laboratori per intentar esbrinar si és la temperatura el factor ambiental directament implicat en el procés.

BIBLIOGRAFIA

ANDERSON, W. W., F. J. AYALA i R. E. MICHAD, 1977. Chromosomal and allozyme diagnosis of three species of *Drosophila*. *J. Hered.* 68:71-74.

ANDERSON, W. W., J. ARNOLD, D. G. BALDWIN, A. T. BECKENBACH, C. J. BROWN, S. H. BRYANT, J. A. COYNE, L. G. HARSHMAN, W. B. HEED, D. E. JEFFERY, L. B. KLACZKO, B. C. MOORE, J. M. PORTER, J. R. POWELL, T. PROUT, S. W. SCHAEFFER, J. C. STEPHENS, C. E. TAYLOR, M. E. TURNER, G. O. WILLIAMS i J. A. MOORE, 1991. Four decades of inversion polymorphism in *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88:10367-10371.

ARGEMÍ, M., M. MONCLÚS, F. MESTRES i L. SERRA, 1999. Comparative analysis of a community of Drosophilids (Drosophilidae; Diptera) sampled in two periods widely separated in time. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 37:203-210.

AULARD, S., J. R. DAVID i F. LEMEUNIER, 2002. Chromosomal inversion polymorphism in Afrotropical populations of *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.* 79:49-63.

AYALA, F. J., L. SERRA i A. PREVOSTI, 1989. A grand experiment in evolution: the *D. subobscura* colonization of the Americas. *Genome* 31:246-255.

BALANYÀ, J., C. SEGARRA, A. PREVOSTI i L. SERRA, 1994. Colonization of America by *Drosophila subobscura*: the founder event and a rapid expansion. *J. Hered.* 85:427-432.

BALE, J. S., G. J. MASTERS, I. D. HODKINSON, C. AWMACK, T. M. BEZEMER, V. K. BROWN, J. BUTTERFIELD, A. BUSE, J. C. COULSON, J. FARRAR, J. E. GOOD, R. HARRINGTON, S. HARTLEY, T. H. JONES, R. L. LINDROTH, M. C. PRESS, I. SYMRNIODIS, A. D. WATT i J. B WHITTAKER, 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8:1-16.

BARRIO, E., A. MOYA i A. LATORRE, 1994. Phylogeny of the *Drosophila obscura* species group deduced from mitochondrial DNA sequences. *J. Mol. Evol.* 39:478-488.

BECKENBACH, A. T. i A. PREVOSTI, 1986. Colonization of North America by the European species *D. subobscura* and *D. ambigua*. Am. Mid. Nat. 115:10-18.

BECKENBACH, A.T., Y. W. WEI i H. LIU, 1993. Relationships in *D. obscura* species group, inferred from mitochondrial cytochrome oxidase II sequences. Mol. Biol. Evol. 10:619-634.

BEGON M. i B. SHORROCKS, 1978. The feeding and breeding-sites of *Drosophila obscura* Fallen and *D. subobscura* Collin. J. Nat. Hist. 12:137-151.

BRNCIC, D., A. PREVOSTI, M. BUDNIK, M. MONCLÚS i J. OCAÑA, 1981. Colonization of *Drosophila subobscura* in Chile. I. First population and cytogenetic studies. Genetica 56:3-9.

BRNCIC, D. i M. BUDNIK, 1987. Chromosomal polymorphism in *Drosophila subobscura* at different elevations in Central Chile. Genetica 75:161-166.

BROWN, J. L., S-H. LI i N. BHAGABATI, 1999. Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: A response to global warming? Proc. Natl. Acad. Sci. USA 96:5565-5569.

BUDNIK, M. i D. BRNCIC, 1982. Colonización de *Drosophila subobscura* Collin en Chile. Actas V Congr. Latinoam. Genét. pp.177-188.

BURLA H. i W. GÖTZ, 1965. Veränderlichkeit des chromosomalen Polymorphismus bei *Drosophila subobscura*. Genetica 36:83-104.

BURLA, H., H. JUNGEN i G. BÄCHLI, 1986. Population structure of *Drosophila subobscura*: Non-random microdispersion of inversion polymorphism on a mountain slope. Genetica 70:9-15.

CARIOU, M. L., D. LACHAISE, L. TSACAS, J. SOURDIS, C. B. KRIMBAS i M. ASHBURNER, 1988. New African species in the *Drosophila obscura* species group: genetic variation, differentiation and evolution. Heredity 61:73-84.

- CARSON, H. L., 1958. The population genetics of *Drosophila robusta*. Adv. Genet. 9:1-40.
- COLLIN, J. E., 1936. *Drosophila subobscura* n. sp. (Note) J. Genet. 33:60.
- COYNE, J. A., B. C. MOORE, J. A. MOORE, J. R. POWELL i C. E. TAYLOR, 1992. Temporal stability of third-chromosome inversion frequencies in *Drosophila persimilis* and *D. pseudoobscura*. Evolution 46:1558-1563.
- DELLEN, W. VAN i A. KAMPING, 1997. World-wide latitudinal clines for the alcohol dehydrogenase polymorphism in *D. melanogaster*: what is the unit of selection? Experientia 83:97-115.
- DOBZHANSKY, TH., 1943. Genetics of natural populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *D. pseudoobscura*. Genetics 28:162-186.
- DOBZHANSKY, TH., 1948. Genetic of natural populations. XVI. Altitudinal and seasonal changes produced by natural selection in populations of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*. Genetics 33:158-176.
- DOBZHANSKY, TH., 1951. Genetics and the origin of species. Third edition, revised. Columbia University Press. New York.
- DOBZHANSKY, TH., 1962. Rigid vs. flexible chromosomal polymorphism in *Drosophila*. Amer. Nat., 96:321-328.
- ENDLER, J. A., 1986. Natural selection in the wild. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- ETGES, W. J., 1984. Genetic structure and change in natural populations of *Drosophila robusta*: Systematic inversion and inversion association frequency shifts in the Great Smoky Mountains. Evolution 38:675-688.
- FONTDEVILA, A., C. ZAPATA, G. ÁLVAREZ, L. SÁNCHEZ, J. MÉNDEZ i I. ENRÍQUEZ, 1983. Genetic coadaptation in the chromosomal polymorphism of

Drosophila subobscura. I. Seasonal changes of gametic disequilibrium in a natural population. *Genetics* 105:935-955.

FRIZZI, G., 1950. I cromosomi delle ghiandole salivari di *Drosophila subobscura*. *Sci. Genet. (Torino)* 3:205-214.

FRUTOS, R. DE, 1972. Contribution to the study of chromosomal polymorphism in the Spanish populations of *D. subobscura*. *Genét. Ibér.* 24:123-140.

FRUTOS, R. DE, 1975. Variaciones del polimorfismo cromosómico de *Drosophila subobscura* frente a la selección natural. Tesi doctoral, Universitat de Barcelona.

FRUTOS, R. DE i A. PREVOSTI, 1984. Temporal change of chromosomal polymorphism in natural populations of *D. subobscura*. *Genetica* 63:181-187.

GOÑI, B. i M. E. MARTINEZ, 1995. First record of *D. subobscura* in Uruguay. *Dros. Inform. Serv.* 76:174.

GOÑI, B., M. E. MARTINEZ, V. L. S. VALENTE i C. R. VILEBA, 1998. Preliminary data on the *Drosophila* species (Diptera, Drosophilidae) from Uruguay. *Rev. Bras. Entomol.* 42:131-140.

GOSTELI, M., 1990. Chromosomal polymorphism in natural populations of *Drosophila subobscura* near Zürich, Switzerland: a contribution to long-term comparisons. *Genetica* 81:199-204.

GÖTZ, W., 1967. Untersuchungen über den chromosomalen Strukturpolymorphismus in kleinasiatischen und persischen Populationen von *Drosophila subobscura* *Coll. Mol. Gen. Genet.* 100:1-38.

HENDRY, A. P. i M. T. KINNISON, 1999. The pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution* 53:1637-1653.

HUGHES, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* 15:56-61.

INOUE, Y., T. WATANABE i T. K. WATANABE, 1984. Evolutionary change of the chromosomal polymorphism in *Drosophila melanogaster* populations. *Evolution* 38:753-765.

INOUE, Y., M. WATADA i M. ITOH, 2002. Inversion polymorphisms in populations of *Drosophila melanogaster* in the South-West Islands of Japan: comparisons with the mainland populations. *Genetica* 114:25-33.

JUNGEN, H. E., 1968. Inversionspolymorphismus in tunesischen Populationen von *Drosophila subobscura* Collin. *Arch. Julius Klaus-Stift. Vererb-Forsch.* 43:3-55.

KNIBB, W. R., 1982. Chromosome inversion polymorphism in *Drosophila melanogaster*. II. Geographic clines and climatic associations in Australasia, North America and Asia. *Genetica* 58:213-221.

KRIMBAS, C. B., 1964. The genetics of *Drosophila subobscura* populations. II. Inversion polymorphism in a population from Holland. *Z. Vererbungslehre* 95:125-128.

KRIMBAS, C. B., 1967. The genetics of *Drosophila subobscura* populations. III. Inversion polymorphism and climatic factors. *Mol. Gen. Genet.* 99:133-150.

KRIMBAS, C. B. i M. LOUKAS, 1980. The inversion polymorphism of *Drosophila subobscura*. *Evol. Biol.* 12:163-234.

KRIMBAS, C. B., 1993. *Drosophila subobscura*: Biology, Genetics and inversion polymorphism. Verlag Dr. Kovac. Hamburg.

KUNZE-MÜHL E. i D. SPERLICH, 1955. Inversionen und chromosomale Strukturtypen bei *Drosophila subobscura* Coll. *Z. indukt. Abstamm. u. Vererb.-Lehre* 87:65-84.

KUNZE-MÜHL E. i E. MÜLLER, 1958. Weitere Untersuchungen über die chromosomale Struktur und die natürlichen Strukturtypen von *D. subobscura*. *Coll. Chromosoma* 9:559-570.

KUNZE-MÜHL E., E. MÜLLER i D. SPERLICH, 1958. Qualitative, quantitative und jahreszeitliche Untersuchungen über den chromosomalen Polymorphismus natürlicher Populationen von *D. subobscura* Coll. in der Umgebung von Wien. Z. Vererbungsl. 89:636-646.

LAKOVAARA S. i A. SAURA, 1982. Evolution and speciation in the *Drosophila obscura* group. In *The genetics and Biology of Drosophila, Vol. 3b*, eds. M. Ashburner, H.L. Carson, and J. N. Thompson, Jr. Academic Press, New York. pp. 2-59.

LATORRE, A., A. MOYA i F. J. AYALA, 1986. Evolution of mitochondrial DNA in *D. subobscura*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 83:8649-8653.

LEMEUNIER, F. i S. AULARD, 1992. Inversion Polymorphism in *Drosophila melanogaster*. In *Drosophila Inversion Polymorphism*. C. B. Krimbas and J. R. Powell eds. CRC Press, Boca Raton, FL. pp 339-405.

LEVITAN, M., 1992. Chromosomal variation in *Drosophila robusta* Sturtevant. In *Drosophila Inversion Polymorphism*. C. B. Krimbas and J. R. Powell eds. CRC Press, Boca Raton, FL. pp 221-338.

LEVITAN, M., 2001. Studies of linkage in populations. XIV. Historical changes in frequencies of gene arrangements and arrangement combinations in natural populations of *Drosophila robusta*. Evolution 55:2359-2362.

LÓPEZ, M. M., 1985. *D. subobscura* has been found in the Atlantic Coast of Argentina. Dros. Inform. Serv. 61:113.

MAINX, F., T. KOSKE i E. SMITAL, 1953. Untersuchungen über die chromosomale Struktur europäischer Vertreter der *Drosophila obscura* Gruppe. Z. indukt. Abstamm. u. Vererb.-Lehre 85:354-372.

MANLY, B. F., 1986. Multivariate statistical methods: a primer. Chapman and Hall. New York.

- MANTEL, N., 1967. The detection of disease clustering and generalized regression approach. *Cancer Res.* 27:209-220.
- MARTÍNEZ-SEBASTIÁN, M. J., A. LATORRE i R. DE FRUTOS, 1984. Chromosomal polymorphism of *Drosophila subobscura* populations sampled at different altitudes. *Genét. Ibér.* 36:1-12.
- MENOZZI, P. i C. B. KRIMBAS, 1992. The inversion polymorphism of *Drosophila subobscura* revisited: synthetic maps of gene arrangement frequencies and their interpretation. *J. Evol. Biol.* 5:625-641.
- MESTRES, F., G. PEGUEROLES, A. PREVOSTI i L. SERRA, 1990. Colonization of America by *Drosophila subobscura*: lethal genes and the problem of the O₅ inversion. *Evolution* 44:1823-1836.
- MESTRES, F., J. BALANYÀ, C. SEGARRA, A. PREVOSTI i L. SERRA, 1992. Colonization of America by *Drosophila subobscura*: analysis of the O₅ inversions from Europe and America and their implications for the colonizing process. *Evolution* 46:1564-1568.
- MESTRES, F., J. BALANYÀ, A. PREVOSTI i L. SERRA, 1993. Genética evolutiva de la especie colonizadora *Drosophila subobscura*. *Mundo científico* 13:408-416.
- MESTRES, F., J. BALANYÀ, C. SEGARRA, A. PREVOSTI i L. SERRA, 1994. O chromosome inversion polymorphism in Northern and Atlantic Europe and its implications in the American colonization by *Drosophila subobscura*. *Z. zool. Syst. Evolut. -forsch.* 32:108-116.
- MESTRES, F. i L. SERRA, 1995. On the origin of the O₅ chromosomal inversion in American populations of *Drosophila subobscura*. *Hereditas* 123:39-46.
- MESTRES, F., L. SERRA i F. J. AYALA, 1995. Colonization of the Americas by *Drosophila subobscura*: Lethal-gene allelism and association with chromosomal arrangements. *Genetics* 140:1297-1305.

MESTRES, F., J. BALANYÀ, C. ARENAS, E. SOLÉ i L. SERRA, 2001. Colonization of America by *Drosophila subobscura*: Heterotic effect of chromosomal arrangements revealed by the persistence of lethal genes. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98:9167-9170.

MOLINARI, 1989. A calibrated index for the measurement of evenness. Oikos 56:319-326.

MONCLÚS, M., 1964. Distribución y ecología de *Drosophilidos* en España. I. Especies de *Drosophila* de la región Catalana. Genét. Ibér. 16:143-165.

NOOR, M. A. F., J. R. WHEATLEY, K.A. WETTERSTRAND i H. AKASHI, 1998. Western North America *obscura*-group *Drosophila* collection data, summer 1997. Dros. Inform. Serv. 81:136-137.

O'GRADY, P. M., 1999. Reevaluation of phylogeny in *Drosophila obscura* species group based on combined analysis of nucleotide sequences. Mol. Phylogenet. Evol. 12:124-139.

ORENGO, D. J. i A. PREVOSTI, 1996. Temporal changes in chromosomal polymorphisms of *Drosophila subobscura* related to climate changes. Evolution 50:1346-1350.

PACE, M. L., 1993. Forecasting ecological responses to global change: the need for large-scale comparative studies. In Biotic interactions and global change. P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver and R. B. Huey eds. Sinauer, Sunderland. pp 356-363.

PARDO, L., C. CALVET i M. SALICRÚ, 1992. Comparación de medidas de diversidad. Historia Animalia I: 3-12.

PARMESAN, C., 1996. Climate and species' range. Nature 382:765-766.

PARMESAN, C., N. RYRHOLM, C. STEFANESCU, J. K. HILL, C. D. THOMAS, H. DESCIMON, B. HUNTLEY, L. KAILA, J. KULLBERG, T. TAMMARU, W. J. TENNENT, J. A. THOMAS i M. WARREN, 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. Nature 399:579-583.

PASCUAL, M., F. J. AYALA, A. PREVOSTI i L. SERRA, 1993. Colonization of North America by *Drosophila subobscura*: ecological analysis of three communities of drosophilids in California. *Z. zool. Syst. Evolut. -forsch.* 31:216-226.

PASCUAL, M., C. F. AQUADRO, V. SOTO i L. SERRA, 2001. Microsatellite variation in colonizing and Palearctic populations of *Drosophila subobscura*. *Mol. Biol. Evol.* 18:731-740.

PEGUEROLES, G., C. SEGARRA i A. PREVOSTI, 1988. A new inversion of the E chromosome in *D. subobscura*. *Dros. Inform. Serv.* 67:64-65.

PINSKER, W., P. LANKINEN i D. SPERLICH, 1978. Allozyme and inversion polymorphism in a central European population of *Drosophila subobscura*. *Genetica* 48:207-214.

PIPKIN, S. B., 1951. Seasonal fluctuations in *Drosophila* populations at different altitudes in the Lebanon Mountains. *Genetics* 36:571(Abstract).

POWELL, J. R., 1992. Inversion polymorphisms in *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. In *Drosophila* inversion polymorphism. C. B. Krimbas and J. R. Powell eds. CRC Press, Boca Raton, FL. pp 73-126.

POWELL, J. R., 1997. Progress and prospects in Evolutionary Biology: the *Drosophila* model. Oxford University Press. New York.

PREVOSTI, A., 1964. Tipos cromosómicos de *Drosophila subobscura* en una población de Lagrasse (Francia). *Genét. Ibér.* 16:1-19.

PREVOSTI, A., 1966. Chromosomal polymorphism in western Mediterranean populations of *D. subobscura*. *Genet. Res.* 7:149-158.

PREVOSTI, A., 1968. Efecto de la cordillera pirenaica sobre la distribución geográfica de las ordenaciones cromosómicas de *Drosophila subobscura*. *Pirineos* 79-80:221-228.

PREVOSTI, A., 1971. Chromosomal polymorphism in *Drosophila subobscura* coll. Populations from the Canary Islands. *Genét. Ibér.* 23:69-84.

PREVOSTI, A., 1974(a). La distancia genética entre poblaciones. *Miscellanea Alcobé. Public. Universidad de Barcelona*, 109-118.

PREVOSTI, A., 1974(b). Chromosomal inversion polymorphism in the Southwestern range of *Drosophila subobscura* distribution area. *Genetica* 45:111-124.

PREVOSTI, A., L. SERRA i M. MONCLÚS, 1983(a). *Drosophila subobscura* has been found in Argentina. *Dros. Inform. Serv.* 59:103.

PREVOSTI, A., M. P. GARCIA, L. SERRA, M. AGUADÉ, G. RIBÓ i E. SAGARRA, 1983(b). Association between allelic isozyme alleles and chromosomal arrangements in European populations and Chilean colonizers of *Drosophila subobscura*. *Isozymes* 10:171-191.

PREVOSTI, A., DE FRUTOS R., G. ALONSO, A. LATORRE, M. MONCLÚS i M. J. MARTÍNEZ, 1984. Genetic differentiation between natural populations of *D. subobscura* in the Western Mediterranean Area with respect to chromosomal variation. *Génét. Sél. Evol.* 16:143-156.

PREVOSTI, A., L. SERRA, G. RIBÓ, M. AGUADÉ, E. SAGARRA, M. MONCLÚS i M. P. GARCIA, 1985. The colonization of *Drosophila subobscura* in Chile. II. Clines in the chromosomal arrangements. *Evolution* 39: 838-844.

PREVOSTI, A., G. RIBÓ, L. SERRA, M. AGUADÉ, J. BALANYÀ, M. MONCLÚS i F. MESTRES, 1988. Colonization of America by *D. subobscura*: Experiment in natural populations that supports the adaptive role of chromosomal-inversion polymorphism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 85:5597-5600.

PREVOSTI A., L. SERRA, M. AGUADÉ, G. RIBÓ, F. MESTRES, J. BALANYÀ i M. MONCLÚS, 1989. Colonization and establishment of the Palearctic species *Drosophila subobscura* in North and South America. In *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*. A. Fontdevila ed. Springer Verlag. pp. 114-129.

- PREVOSTI, A., L. SERRA, C. SEGARRA, M. AGUADÉ, G. RIBÓ i M. MONCLÚS, 1990. Clines of chromosomal arrangements of *Drosophila subobscura* in South America evolve closer to old world patterns. *Evolution* 44: 218-221.
- RICE, W., 1989. Analyzing tables of statistical test. *Evolution* 43:223-225.
- RODRÍGUEZ-TRELLES, F., G. ÁLVAREZ i C. ZAPATA, 1996. Time-series analysis of seasonal changes of the O inversion polymorphism of *Drosophila subobscura*. *Genetics* 142:179-187.
- RODRÍGUEZ-TRELLES, F. i M. A. RODRÍGUEZ, 1998. Rapid micro-evolution and loss of chromosomal diversity in *Drosophila* in response to climate warming. *Evol. Ecol.* 12:829-838.
- RODRÍGUEZ-TRELLES, F., M. A. RODRÍGUEZ i S. M. SCHEINER, 1998. Tracking the genetic effects of global warming: *Drosophila* and other model systems. *Conservation Ecology* (on line) 2(2):2.
<http://www.consecol.org/Journal/vol2/iss2/art2>.
- ROZAS, J., M. HERNÁNDEZ, V. M. CABRERA i A. PREVOSTI, 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. i M. AGUADÉ, 1991. Using restriction-map analysis to characterize the colonization process of *Drosophila subobscura* on the American continent. I. *rp49* region. *Mol. Biol. Evol.* 8:447-457.
- SALICRÚ, M., M. L. MENÉNDEZ, D. MORALES i L. PARDO, 1992. Asymptotic distribution of (h, N) – entropies. *Mathematics Preprint Series*, 108.
- SILLETT, T. S., R. T. HOLMES i T. W. SHERRY, 2000. Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science* 288:2040-2042.
- SOKAL, R. R. i F. J. ROHLF, 1995. *Biometry*. W. H. Freeman and Company. New York.

SOKOLOV, N. N. i N. P. DUBININ, 1941. Permanent heterozygosity in *Drosophila*. *Dros. Inform. Serv.* 15:39-40.

SOLÉ, E., F. MESTRES, J. BALANYÀ, C. ARENAS i L. SERRA, 2000. Colonization of America by *Drosophila subobscura*: spatial and temporal lethal-gene allelism. *Hereditas* 133:65-72.

SPERLICH, D. i H. FEUERBACH, 1966. Ist der chromosomale Strukturpolymorphismus von *Drosophila subobscura* stabil oder flexibel? *Z. Vererbungsl.* 98:16-24.

STUMM-ZOLLINGER, E., 1953. Vergleichende Untersuchung über die Inversionshäufigkeit bei *Drosophila subobscura* in Populationen der Schweiz und Südwesteuropas. *Z. Vererbungsl.* 85:382-407.

STURTEVANT, A. H., 1942. The classification of the genus *Drosophila* with description of nine new species. *Univ. Texas Publ.* 4213:5-51.

THOMAS, C. D. i J. J. LENNON, 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399:213.

TSACAS, L., M. L. CARIOU i D. LACHAISE, 1985. Le groupe *Drosophila obscura* en Afrique de l'Est. Description de trois nouvelles espèces (Diptera: Drosophilidae). *Ann. Soc. Ent. Fr.* 21:413-424.

WALTHER, G-R., E. POST, P. CONVEY, A. MENZEL, C. PARMESAN, T. J. C. BEEBEE, J-M. FROMENTIN, O. HOEGH-GULDBERG i F. BAIRLEIN, 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 426:389-395.

WRIGHT, S. i T. DOBZHANSKY, 1946. Genetics of natural populations. XII. Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 31:125-136.

ZIVANOVIC, G. i F. MESTRES, 2000. Lethal genes in O₅ chromosomes of *Drosophila subobscura* from Europe and America. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 38:123-126.

- Programari utilitzat

BIODIV 5.1. 1993-1995. P. BAEV i L. PENEV. Sofia.

BIOMstat 3.2 for Windows.1996. F. J. ROFT i D. E. SLICE. New York.

DISTPREV: Prevosti genetic distance calculations. 1996. A. SÁNCHEZ i J. OCAÑA. Barcelona.

PHYLIP 3.6. 2002. J. FELSENSTEIN. Seattle.

<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html>

SPSS 10.0.6 para Windows.1999. Chicago.