

DISTRIBUCIÓ I ADAPTACIÓ DE
Drosophila subobscura
A NORD-AMÈRICA

MARTA PASCUAL i BERNIOLA

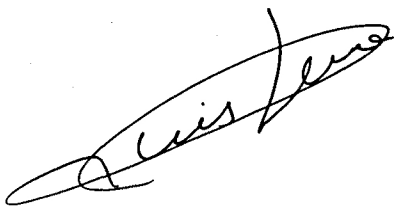
Febrer 1993

Memòria presentada per optar al grau
de Doctor en Biologia per la
Universitat de Barcelona per
MARTA PASCUAL i BERNIOLA

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Marta Pascual', with a long horizontal flourish underneath.

Vist i plau

El director de la Tesi

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Lluís Serra', with a long horizontal flourish underneath.

Dr. Lluís Serra i Camó
Catedràtic de Genètica
Universitat de Barcelona

Once upon a time, fa molts anys, vaig començar un projecte que havia de ser una tesi. Si el Dr. Serra el dia de la lectura de la tesina no m'hagués parlat de lo bonic que seria conèixer la distribució anual de *Drosophila subobscura* a Califòrnia, si el Dr. Prevosti i el Dr. Ayala no haguessin fet possible la materialització del projecte amb el seu ajut i el seu consell, si la CIRIT no m'hagués donat cap beca i no hagués rebut el suport moral dels meus pares, avui no estaria acabant aquesta tesi.

És molt difícil fer un treball tot sol, sobretot quan s'ha de compaginar un treball de camp amb un de laboratori que exigeix una continuïtat. I want to thank all the members of Dr. Ayala's lab in Irvine. Which of them did not have the incredible honor of keeping my competing flies alive in the laboratory while I was devoting my life playing the fly catcher? Which of them did not give me a warm dish while I was miles away from home? Thanks to: Marcos Antezana, Kevin Bayley, Denise Chilcote, Nazy Khadem, Yong Kiu Kim, Jan Kwiatowsky, Bonnie Pam, Mayuri Patel, Doug Skarecky, Robert Tyler, Andrea Volz, Degui Wang. Kareen Guida helped me carry out some competition experiments in the laboratory as well as collect flies in the wild.

Vaig tenir molts altres ajudants, sembla que això de caçar mosques agrada molt, i així els meus pares, la Montse i el Xavier van anar amunt i avall de l'estat de Califòrnia amb la mànega a l'espatlla.

He d'agrair a tres persones per les seves idees, recolzament i pels bons moments que m'han fet passar en el despatx. En Lluís Serra ha fet molt més que un director de tesi i a ell li dec bona part dels suggeriments que han contribuït a perfilar aquest treball. En Francesc Mestres amb la seva insistència i consells, i en Joan Balanyà amb el seu assessorament han fet possible que aquest treball acabés satisfactòriament.

He d'agrair molt especialment al Xavier perquè amb el seu ajut, la seva lectura crítica de la memòria i els seus suggeriments ha permès que aquest treball finalitzés dins del seu plaç.

Als companys del Departament de Genètica per la seva paciència i pel seu suport. Al Dr. Miquel Salicrú (Estadística) i a Gustavo Llorente i M. Angel Carretero (Biologia Animal) per l'assessorament estadístic en alguns aspectes de la tesi.

ÍNDEX

I	Introducció	1
II	Anàlisi de poblacions naturals	9
2.1	Material i mètodes	10
2.1.1	Origen geogràfic de les poblacions	10
2.1.2	Metodologia de captura	14
2.1.3	Descripció de les espècies	14
2.1.4	Mètodes matemàtics utilitzats	18
2.1.4.1	Riquesa d'espècies	18
2.1.4.2	Index de diversitat de Shannon	19
2.1.4.3	Uniformitat	19
2.1.4.4	Nombre efectiu d'espècies	20
2.1.4.5	Comparació de les mesures de diversitat	20
2.1.4.6	Estudi de les variables ambientals	22
2.1.4.7	Anàlisi factorial de correspondències	23
2.1.4.8	Amplitud de nínxol	23
2.1.4.9	Encavalcament de nínxol	24
2.2	Resultats i discussió	26
2.2.1	Distribució bimensual de drosofilids	29
2.2.1.1	Eureka	29
2.2.1.2	Davis	32
2.2.1.3	Gilroy	35
2.2.2	Estudi de l'area de distribució de <i>D.subobscura</i> al sud de Califòrnia	41
2.2.3	Proporció de sexes dins les espècies del grup <i>obscura</i>	42
2.2.4	Estudis de diversitat	44
2.2.4.1	Eureka	46
2.2.4.2	Davis	48
2.2.4.3	Gilroy	49
2.2.5	Comparació de les mesures de diversitat	50
2.2.6	Contribució de les variables ambientals a la diversitat	54
2.2.7	Amplitud de nínxol	56
2.2.8	Encavalcament dels nínxols	58

2.2.9	Estudi de les poblacions, mesos i espècies utilitzant l'anàlisi factorial de correspondències	64
2.2.10	Termopreferència de les espècies del grup obscura.	69
III	Competència en el laboratori	72
3.1	Material i mètodes	76
3.1.1	Origen geogràfic de les soques	76
3.1.2	Experiments de tipus 1 o de llarg termini	76
3.1.3	Experiments de tipus 2 o de curt termini	78
3.1.4	Experiments de tipus 3 o de temperatures variables	80
3.1.5	Anàlisi de les dades	81
3.1.5.1	Eficàcia biològica relativa (fitness relativa)	81
3.1.5.2	Anàlisi de la variància	82
3.2	Resultats i discussió	83
3.2.1	Experiment de Tipus 1	83
3.2.2	Experiment de Tipus 2	96
3.2.2.1	Diferències en la proporció de sexes (sex ratio)	98
3.2.2.2	Diferències entre espècies, temperatures, densitats i freqüències inicials	103
3.2.2.3	Diferències entre soques de <i>D.subobscura</i> de Eureka, Davis i Gilroy	116
3.2.3	Experiment de Tipus 3.	122
IV	Consideracions Generals	126
V	Conclusions	129
VI	Bibliografia	133

I - INTRODUCCIO

Drosophila subobscura és una de les espècies preferides pels genètics de poblacions europeus que treballen amb poblacions naturals de *Drosophila* per la seva ampla distribució, per la facilitat d'obtenir mostres de molts individus degut a la gran densitat que presenten les seves poblacions i per l'elevat polimorfisme cromosòmic que presenta l'espècie.

El grup *obscura* al que pertany aquesta espècie és un dels grups de *Drosophila* més estudiats i està format per 35 espècies. Es divideix en dos subgrups: el subgrup *affinis* amb 9 espècies en la regió Neàrtica i 1 sola espècie a la Paleàrtica, i el subgrup *obscura* amb 14 espècies a la regió Paleàrtica, 7 espècies a la regió Neàrtica, i 4 espècies a la regió Afrotropical (Cariou et al., 1988). Alguns autors (Lakovaara & Saura, 1982) distingeixen dos subgrups dins del subgrup *obscura*, el format per les espècies Neàrtiques i que denominen subgrup *pseudoobscura* i el format per les Paleàrtiques i que anomenen subgrup *obscura*. Així mateix i seguint aquesta nomenclatura també es parla de subgrup *microlabis* en referir-se a les espècies afrotropicals (Cariou et al., 1988).

D.subobscura era considerada fins fa poc una espècie paleàrtica amb una àrea de distribució molt àmplia. Es troba pràcticament a tota Europa, al nord fins a la meitat de la península d'Escandinàvia i la zona sud de Finlàndia (Lakovaara et al., 1974; Saura et al., 1990), i al sud en el nordoest d'Àfrica a Tuníssia (Jungen, 1968) i Marroc (Götz, 1965), així com també a les illes atlàntiques d'Açores (Frey, 1945; Hackman, 1960), Madeira (Frey, 1949; Hackman, 1960) i Canàries (Frey, 1936; Hackman, 1958). El 1978 es va trobar a Egipte (Bächli et al., 1982). Es desconeix la seva distribució a l'est de Europa, encara que s'ha detectat l'espècie al Líban i a Israel (Goldschmidt, 1956; Malogolowkin-Cohen et al., 1979), a l'Iran (Götz, 1967), a la regió del Caucas (Sperlich et al., 1981) i al nord del Mar Negre. Es desconeix la seva distribució des del nord d'Ucraïna fins a Leningrad, així com a la resta de la CEI (Krimbas & Loukas, 1980).

Al febrer de 1978 es va trobar per primera vegada al sud de Xile, a Puerto Montt (41°28'S), en un lloc on s'havien fet nombroses recol·leccions al llarg de bastants anys (Brncic et al, 1980, 1981). L'espècie no va ser detectada als voltants de Santiago fins un any després de la seva descoberta a Sud-Amèrica i en pocs anys es va estendre per gran part de Xile, des de La Serena fins a Punta Arenas, convertint-se en un dels drosòfílids més abundants (Budnik & Brncic, 1982). L'any 1981 es va trobar a San Carlos de Bariloche (Argentina) (Prevosti et al., 1983b). Al novembre de 1986 es va capturar a l'est dels Andes, a l'Argentina, en una zona que va des de San Juan (31°33' S) fins a Esquel (42°55' S) confirmant l'establiment de l'espècie en aquesta zona d'Argentina (Prevosti et al., 1989). L'any 1984 es va capturar aprop de la ciutat de Mar del Plata a la costa atlàntica d'Argentina, a uns 400km al sud de Buenos Aires (López, 1985), però es desconeix si l'espècie s'hi ha establert.

L'any 1982 va ser també trobada a Amèrica del Nord. Es va capturar per primer cop a Port Townsend (48°LN) a la costa nord de l'estat de Washington i poc després es va col·lectar en altres localitats d'aquest mateix estat, trobant-se cap al nord fins a Vancouver i cap al sud fins a Oregon (Beckenback & Prevosti, 1986). La seva distribució actual a nord-amèrica va des del sud de British Columbia (Canadà) fins a Ojai a 100km al nord de Los Angeles (Califòrnia) seguint tota la costa del Pacífic. El límit est de la distribució sembla ser la cadena de muntanyes de les Cascades i Sierra Nevada, segons captures realitzades l'any 1983 i l'any 1986 (Prevosti et al., 1987, 1989). A la tardor de 1983 Monclús i Prevosti la varen trobar a Davis (Califòrnia) i durant la tardor de 1984 en altres localitats del mateix estat sent Ojai la població més meridional. En altres captures realitzades per Serra i Mestres a la primavera de 1985 es va observar que la freqüència de *Drosophila subobscura* respecte als altres drosòfílids capturats havia augmentat encara que a Ojai la seva freqüència es mantenia molt baixa i semblant a la detectada la tardor de l'any anterior. A l'estiu i a la tardor de 1985 Latorre va col·lectar a Davis veient que la freqüència de l'espècie respecte als altres drosòfílids capturats havia disminuït considerablement en comparació a les dades obtingudes a la primavera (Prevosti et al, 1987). El conjunt de dades d'Amèrica del Nord demostra que *Drosophila subobscura* s'hi ha establert de ferm semblantment que a Sud-Amèrica.

A Nord-Amèrica juntament amb *D.subobscura* s'ha trobat *D.ambigua* al sud de British Columbia (Beckenbach, 1984). Sembla que aquesta espècie s'hi ha establert ja que en l'actualitat continua capturant-se a determinats punts de British Columbia i de l'estat de Washington (Beckenbach, comunicació personal). Aquesta espècie és també paleàrtica i a Europa apareix en les captures de *D.subobscura* generalment en poca freqüència. En un estudi aloenzimàtic fet a la població d'Eureka no s'ha detectat cap individu de *D.ambigua* (Pegueroles, 1992). És molt poc probable que *D.ambigua* es trobi a Xile, ja que no s'hi ha observat mai individus d'aquesta espècie en examinar morfològicament les mostres capturades. No obstant, l'anàlisi cromosòmic i enzimàtic de les poblacions realitzat per a estudiar les associacions entre electromorfs i inversions cromosòmiques no permetria de detectar-la.

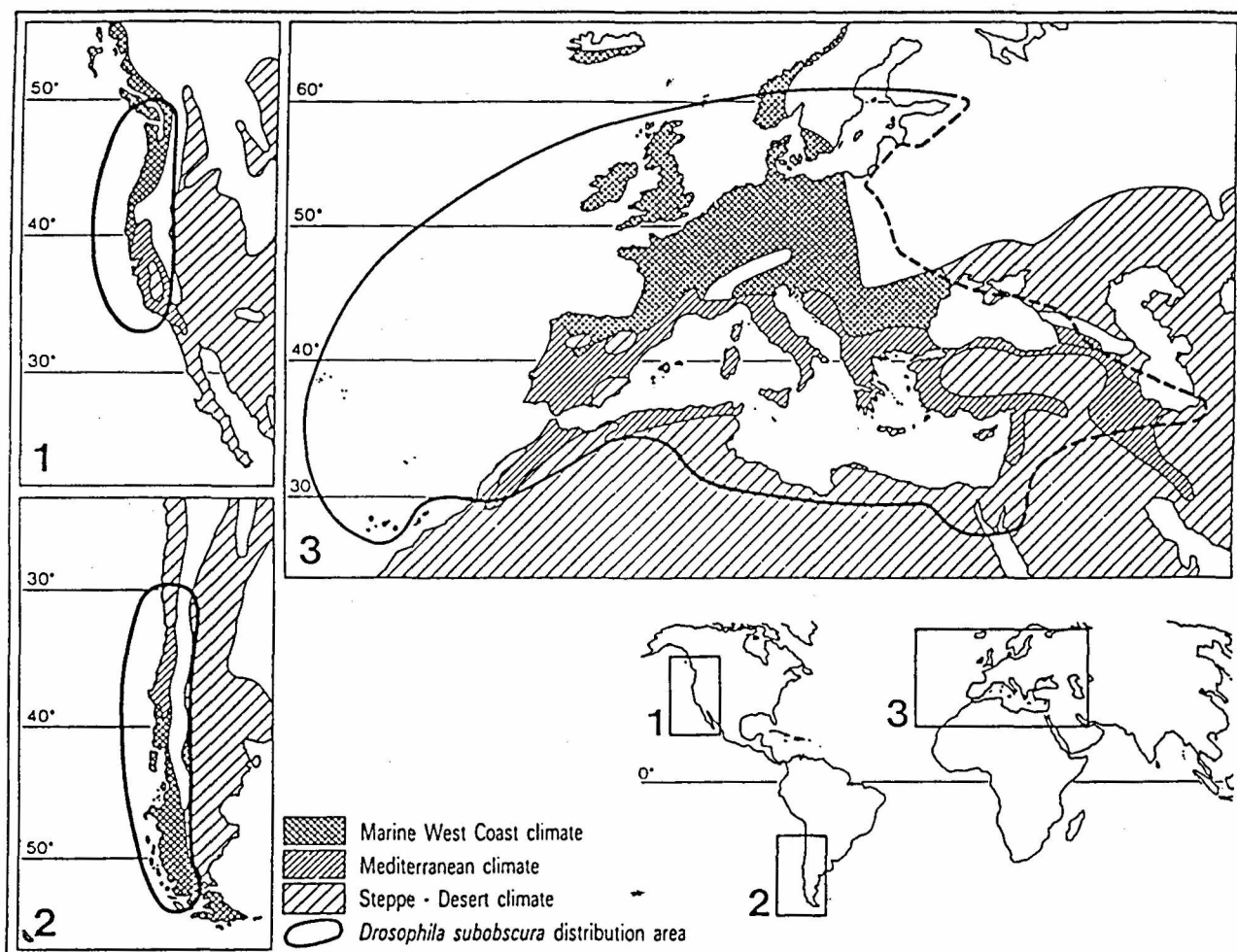


Figura 1. Àrees de distribució de *D.subobscura*. A les tres zones el clima mediterrani es substitueix per un clima marítim occidental a l'augmentar la latitud i per un clima desèrtic quan disminueix la latitud. La línia discontinua indica que la distribució oriental és desconeguda (Figura trenta de Prevosti et al., 1988).

Les tres àrees de distribució (Fig 1) en què actualment es troba *Drosophila subobscura* (Europa incluint el nord d'Àfrica, Amèrica del Nord i Amèrica del Sud) presenten un clima mediterrani que és substituït al nord per un clima marítim occidental i al sud per un clima desèrtic. En el cas de Xile és a l'inrevés. Aquesta coincidència climàtica és sens dubte un factor fonamental per l'èxit de la colonització. En la regió mediterrània del Vell Món les poblacions de *D.subobscura* presenten un pic de màxima abundància a la primavera i un altre, encara que de menor intensitat al final de la tardor (Serra et al., 1987). Pel que fa a Xile sols existeix el pic de la primavera (Brncic et al., 1985), així com a Israel, on hi ha un increment de les poblacions de *D.subobscura* al final de l'hivern i durant la primavera (Malogolowkin-Cohen et al., 1979).

No es coneix prou bé l'ecologia d'aquesta espècie, tal i com succeeix amb d'altres espècies de drosòflids. Els estudis realitzats a Europa indiquen que és una espècie amb molta flexibilitat adaptativa ja que es troba en una gran varietat de condicions climàtiques i hàbitats diferents (Monclús, 1964; Shorrocks, 1982). És una espècie generalista ja que utilitza una gran varietat de recursos alimentaris; s'han trobat larves en fongs, saba, fruits i vegetals en descomposició, encara que el nombre trobat sempre ha estat baix i no es coneix amb precisió el nínxol exacte on es reproduïx aquesta espècie. Els llevats tenen un paper molt important en els requeriments nutricionals de les larves i dels adults de *Drosophila*. Aquestes necessitats varien entre espècies i entre estadis del desenvolupament, i per tant les larves i els adults ingereixen diferents tipus de llevats. Malgrat que en els boscos temperats s'hi ha trobat moltes espècies diferents de llevats, els adults de les diferents espècies de *Drosophila* no tenen preferència per algun llevat en concret sinó que tendeixen a aprofitar les espècies de llevats presents en el moment. Begon (1982) comenta en relació al grup *obscura* com *D.pseudoobscura* no s'alimenta i reproduïx en el mateix lloc per no provocar interferències i mantenir intacte el lloc on es reproduïx. *D.subobscura* no sempre segueix aquesta regla, ja que es troben tant larves com adults en exsudats d'arbres encara que es creu que possiblement usin exsudats diferents o en diferent estadi per evitar la competència (Begon & Shorrocks, 1978).

Un dels factors que podria haver contribuït a la ràpida expansió de *Drosophila subobscura* a Xile seria la gran especialització dels drosòflids autòctons, en

contraposició al comportament generalista de l'espècie colonitzadora. Així doncs *D.subobscura* no sembla trobar competència amb les espècies endèmiques de Xile.

A Nord-Amèrica existeixen altres espècies autòctones del grup *obscura* amb les quals *D.subobscura* pot entrar en competència, i amb les que s'hi assembla en aparença i coloració. *D.pseudoobscura*., *D.persimilis* i *D.miranda* són espècies bessones del subgrup *obscura* i *D.athabasca* i *D.azteca* ho són del subgrup *affinis*, ambdues també bessones. Degut a la similitud morfològica de *D.subobscura* amb aquestes espècies autòctones es podria pensar que la colonització de Nord-Amèrica fos anterior a 1982 ja que una persona no avesada les hagués pogut confondre. El que sí es pot afirmar és que no es trobava a Califòrnia abans de 1975 ja que Dobzhansky, Ayala i d'altres realitzaven captures mensuals des de 1971 i fins llavors, estudiant el polimorfisme cromosòmic i enzimàtic de totes les mosques del grup *obscura* recol·lectades. Qualsevol d'aquests dos tipus d'estudi permet una perfecta discriminació entre les espècies del grup *obscura* (Ayala et al, 1989). En col·lectes realitzades en un bosc a Eldorado National Forest (Sierra Nevada Mnt.) durant els anys 1981-1984, no es va detectar cap especimen de *D.subobscura*, però en una col·lecta posterior l'any 1985 s'hi va capturar en aquesta zona (Spieth, 1987).

La colonització s'ha estudiat a les dues àrees a diferents nivells per a esbrinar-ne l'origen, el nombre de fundadors, si la colonització de Nord i Sud Amèrica són processos independents i per a comprovar diverses hipòtesis evolutives.

S'ha analitzat extensament el polimorfisme cromosòmic de les poblacions colonitzadores i s'han trobat les mateixes ordenacions tant a Nord-Amèrica com a Sud-Amèrica, el que afavoreix l'hipòtesi d'un mateix procés colonitzador o de la colonització d'una de les àrees a partir d'un nombre molt elevat d'individus de l'altra (Brncic et al, 1981, 1982; Prevosti et al., 1982; Beckenbach & Prevosti, 1986; Brncic & Budnik, 1987). Es va creure que coneixent el polimorfisme cromosòmic de les poblacions colonitzadores es podria conèixer la procedència dels colonitzadors però malgrat que el conjunt d'ordenacions cromosòmiques presents suggereixen un origen de la Mediterrània occidental, la presència de la inversió O_3 , que no es troba mai en aquesta zona europea, fa que l'origen dels colonitzadors sigui incert (Prevosti et al., 1987).

S'han observat clines en les freqüències de les ordenacions cromosòmiques en els dos hemisferis, les quals segueixen el mateix patró latitudinal que a la regió Paleàrtica, suggerint que les clines són adaptatives (Prevosti et al., 1985, 1988, 1990). També s'ha estudiat el polimorfisme enzimàtic i l'associació entre inversions cromosòmiques i al·loenzims (Prevosti et al., 1982, 1983a; Balañà, 1989). En aquests estudis s'observa la pèrdua a les poblacions americanes dels al·lèls més rars a les poblacions europees. Això, juntament amb el fet que les associacions entre els electromorfs i les inversions cromosòmiques estan reforçades a les poblacions colonitzadores, és conseqüència de l'efecte fundador.

En analitzar l'aïllament sexual entre soques xilenes i europees de *D.subobscura*, Brncic & Budnik (1984). Van trobar aïllament entre les poblacions xilenes. Es fa difícil d'entendre que en tant poc de temps s'hagi desenvolupat un aïllament reproductor tan marcat entre soques xilenes. Pascual et al. (1986) en comparar soques colonitzadores (tant de Nord com de Sud-Amèrica) i Paleàrtiques de *D.subobscura* no detecten cap aïllament, però sí tendència a l'homogàmia; però en analitzar l'activitat de les soques pel que fa a l'aparellament es va trobar que l'activitat augmentava amb el temps de manteniment de les soques en el laboratori (Pascual et al., 1990). Ochando et al., (1991) en treballar amb soques sud-americanes mantingudes en el laboratori no més de 18 mesos han observat en femelles una clina per la velocitat de l'aparellament directament proporcional a la latitud.

Pel mètode de l'al·lelisme de letals s'ha estimat entre 9 i 149 el nombre d'individus fundadors i s'ha comprovat que les inversions O_3 de les poblacions colonitzadores porten un mateix gen letal corroborant el fet que les dues colonitzacions són conseqüència d'un esdeveniment únic (Mestres et al., 1990). En un estudi realitzat amb diferents poblacions europees de *D.subobscura* situades al llarg d'una clina latitudinal no s'han trobat inversions O_3 que continguessin un gen letal al·lèlic al gen letal associat a la inversió O_3 de les poblacions colonitzadores, sent per tant l'origen dels colonitzadors encara desconegut (Mestres et al., 1992).

L'estudi de la colonització a nivell del DNA mitocondrial torna a posar de manifest l'efecte fundador i la relació entre les dues colonitzacions (Latorre et al., 1986; Rozas et al., 1990).

L'estudi dels haplotips de la regió rp49 en poblacions colonitzadores de *D.subobscura* confirma la relació entre els dos successos colonitzadors i estima entre 8 i 12 el nombre de cromosomes O existents en la mostra colonitzadora (Rozas & Aguadé, 1991).

L'estudi de caràcters quantitius de les poblacions colonitzadores indica que aquestes estan menys diferenciades que les poblacions Paleàrtiques, i que les poblacions nord-americanes presenten major diferenciació entre elles que les poblacions sud-americanes. No s'han trobat clines latitudinals significatives entre les variables contínues analitzades i la latitud en les poblacions colonitzadores (Pegueroles, 1992).

Budnik & Brncic (1983) han estudiat en el laboratori la competència larvària entre *D.simulans* i una soca xilena de *D.subobscura*; ambdues espècies no són autòctones a Xile, i a l'igual que a Europa presenten diferent cicle anual. A 18°C i a 22°C, han vist que *D.subobscura* és una competidora pobra durant el desenvolupament larvari en relació a *D.simulans* la qual sembla estar facilitada per la presència de larves de l'altra espècie. *D.subobscura* en competència larvària amb l'espècie cosmopolita *D.immigrans* també es veu interferida, mentre que *D.immigrans* està interferida segons la temperatura de l'experiment (Ricci & Budnik, 1984). L'acúmulo de residus generats per les larves de les espècies *D.pavani*, *D.immigrans* i *D.melanogaster* produeix una disminució de la viabilitat de *D.subobscura* i variacions positives o negatives en el temps de desenvolupament segon l'espècie, (Budnik & Cifuentes, 1989). En un estudi de la distribució anual de *D.subobscura* a Xile s'ha observat que l'espècie autòctona *D.pavani* és la que presenta un cicle anual de distribució més semblant, tanmateix no és mai prou abundant com per a poder pensar que ambdues espècies entrin en competència (Brncic et al, 1985).

Orengo (1987) va estudiar en el laboratori la competència larvària entre dues soques de *D.pseudoobscura* i dues soques, una de nord-americana i una d'europea, de

D.subobscura. Va observar que l'actuació d'ambdues espècies era molt variable depenent de les temperatures i de les densitats emprades. Encara que en general la freqüència relativa d'ous que arribaven a adults en els cultius mixtos era més gran per a *D.pseudoobscura*, l'èxit competitiu podia ser per a una de les dues espècies segons la temperatura a que es desenvolupaven. A temperatures baixes *D.subobscura* es veia afavorida mentre que a temperatures altes l'espècie afavorida era *D.pseudoobscura*.

Com podem veure són molts els estudis que s'han realitzat fins ara sobre la colonització de *D.subobscura* i molt poc el que es coneixia de la distribució anual d'aquesta espècie. La colonització d'Amèrica del Nord per *D.subobscura* és particularment interessant degut a la presència d'altres espècies autòctones del grup *obscura* amb les que actualment i degut a la colonització es troba en simpatria. Aquestes espècies morfològicament semblants podrien presentar els mateixos requeriments ecològics ja que quant més properes taxonòmicament parlant estiguin dues espècies més forta serà la competència entre elles (Barker, 1983).

L'objectiu del present treball és analitzar les relacions ecològiques i les interaccions entre *D.subobscura* i les espècies autòctones del grup *obscura* a Nord-Amèrica. Aquesta anàlisi és especialment rellevant ja que és la primera vegada que una espècie típicament paleàrtica i unes espècies típicament neàrtiques del mateix grup entren en contacte. La presència d'aquestes espècies amb les que *D.subobscura* pot competir podria modular l'activitat colonitzadora i la capacitat adaptativa d'aquesta espècie a Nord-Amèrica i variar el resultat de la colonització en relació a Sud-Amèrica en afegir un factor nou com és la competència entre espècies properes. Per això s'ha fet un estudi anual de la distribució dels drosòfílids en tres poblacions de l'estat de Califòrnia fent especial atenció a les espècies del grup *obscura*. Alhora s'ha analitzat en el laboratori la competència entre els adults de l'espècie colonitzadora *D.subobscura* i els adults de l'espècie autòctona *D.pseudoobscura* mitjançant la tècnica del "serial transfer" (Ayala, 1965). S'han triat aquestes espècies perquè ambdues pertanyen al mateix subgrup i per tant en ser més properes, tenen més possibilitats d'interactuar, factor que podria afectar l'adaptació de *D.subobscura* en aquesta àrea.

II - ANÀLISI DE POBLACIONS NATURALS

Són molts els estudis realitzats al llarg d'aquest segle en la genètica, evolució i comportament de les espècies de *Drosophila*, però relativament pocs els estudis en l'ecologia i la biologia de les comunitats de drosòfílids. Per a estudiar una comunitat és important conèixer la diversitat ecològica, que es pot mesurar com el nombre d'espècies presents, encara que té major interès conèixer l'abundància relativa de les espècies, ja que una comunitat no està formada per un grup d'espècies igualment abundants. La diversitat ecològica també està caracteritzada per l'amplitud de nínxol, que descriu la diversitat de recursos que un organisme utilitza; d'aquesta manera amb l'encavalcament de nínxol s'obté el grau de similitud ecològica de les espècies comparades.

És clàssic el treball de Shorrocks (1975) referent a la distribució i abundància estacional de les espècies de *Drosophila* en un bosc anglès, sent *D.subobscura* i *D.obscura* les espècies més representades en les seves captures, on observa com aquestes espècies estan separades en l'espai i en el temps. Són també interessants els estudis realitzats per a mesurar els ritmes d'activitat diària al llarg de l'any a poblacions naturals de *Drosophila* a Portugal (Rocha Pité, 1978), on s'hi detecta una preferència horària diferencial entre espècies. Bächli (1979) fa un resum dels diferents mètodes estadístics i els utilitza per analitzar una comunitat de drosòfílids a Suïssa. Lumme et al. (1979) estudien l'estructura d'una comunitat boreal de drosòfílids i la contribució de les variables ambientals sobre la diversitat de les espècies; així mateix comparen les espècies segons el tipus de menjar en el que es capturen i l'estacionalitat que presenten. Brcic et al. (1985) han estudiat una comunitat de drosòfílids a Xile i l'associació de les espècies mitjançant l'anàlisi de l'encavalcament de nínxol.

En estudiar la colonització de Califòrnia per part de *D.subobscura* ens interessa conèixer com són les poblacions colonitzades, i sobretot en relació a les espècies del grup *obscura*. La distribució de les espècies que estan juntes en l'espai i en el temps, les interaccions entre espècies i la influència de l'ambient seran factors a tenir en compte en estudiar el funcionament de les comunitats.

2.1 MATERIAL I MÈTODES

2.1.1 Origen geogràfic de les poblacions

El present treball es va dur a terme en tres localitats diferents de l'estat de Califòrnia: Eureka, Davis i Gilroy. L'elecció d'aquestes tres poblacions va ser deguda a anteriors caceres realitzades per altres investigadors (Monclús i Prevosti, 1983-84; Serra i Mestres, 1985; Latorre, 1985) que permetien un seguiment de l'espècie al llarg dels anys, i a la freqüència de *D.subobscura* a les tres localitats ja que segons les col·lectes realitzades presentava un gradient latitudinal, sent Eureka la de freqüències més elevades i Gilroy la de més baixes (Fig 2) (Prevosti et al, 1987).

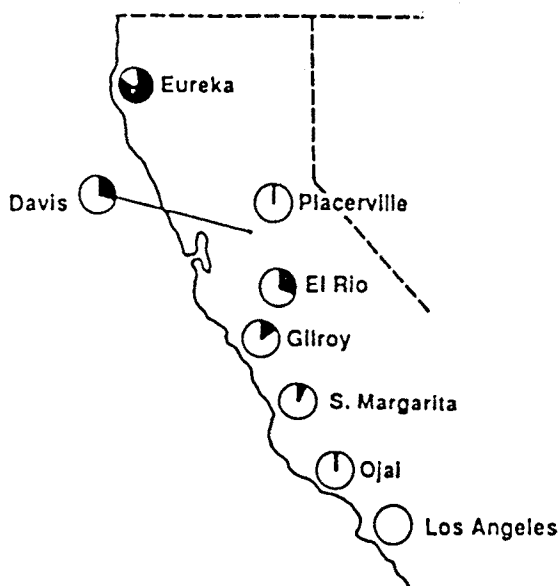


Figura 2. Llocs de captura i freqüència de *D.subobscura* a diferents localitats de Califòrnia. La porció fosca de cada cercle representa la proporció de *D.subobscura* en relació a les altres espècies del grup *obscura*. (Figura trenta de Ayala et al., 1989).

Les dades climàtiques d'Eureka, Davis i Gilroy han estat facilitades pel National Climatic Data Center (North Carolina, USA). Es parla d'època seca quan la pluviositat mensual expressada en mil·límetres és inferior al doble de la temperatura mitjana mensual expressada en graus centígrads. Aquests gràfics denominats diagrames

ombrotèrmics han estat utilitzats per d'altres autors per caracteritzar poblacions de drosòfílids (Rocha Pité, 1977). Els diagrames ombrotèrmics de les tres poblacions estudiades s'han construït amb les dades de tres anys consecutius, des del 1987 fins al 1989.

Eureka (40°48' N, 124°10' W), la població situada més al Nord, és una població costanera (altitud 18m s.n.m.) amb un clima poc variable al llarg de l'any, hiverns una mica temperats i estius boirosos i una mica freds, amb gran abundància d'arbres, majoritàriament sequoies. Si representem la temperatura mitjana mensual i la pluviositat durant un any (Figura 3.1) veiem que l'època seca és de juny a setembre. La temperatura mitjana mensual durant l'època seca és lleugerament superior malgrat la poca variació anual que presenta la temperatura. Durant la resta de l'any la pluviositat és molt elevada. La temperatura mitjana anual durant el període estudiat és de 12,2°C i la pluviositat total anual és de 803mm; les temperatures extremes durant les diferents èpoques de captura oscil·len entre 27,8°C a l'estiu i -2,8°C a l'hivern. Les captures han estat realitzades en el Sequoia Park, un bosc de sequoies amb poc sotabosc i on s'hi filtra molt poca llum.

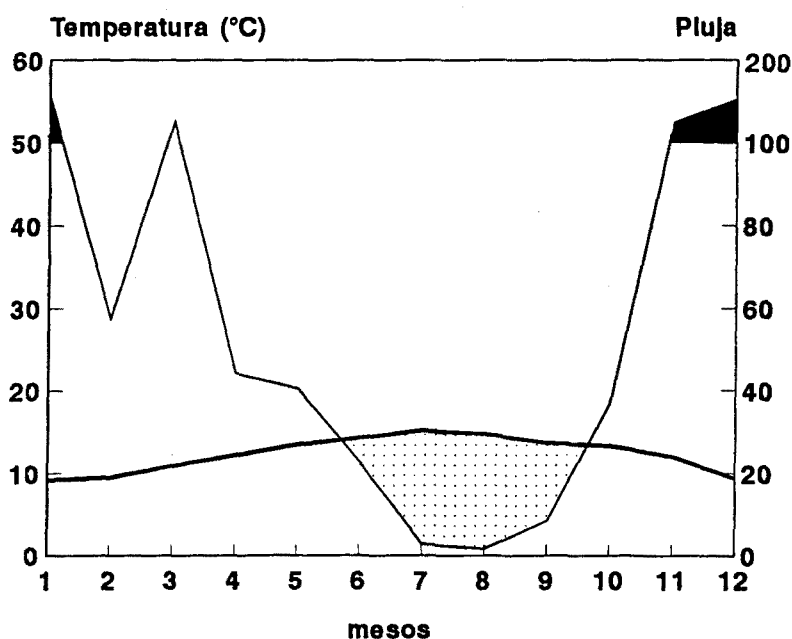


Figura 3.1. Diagrama ombrotèrmic d'Eureka. La línia gruixuda representa la temperatura mitjana mensual, la línia prima la pluviositat, l'àrea puntejada correspon a l'època seca i l'àrea fosca a l'època superhumida.

Davis (38°32' N, 121°46' W) en el centre de Califòrnia és una ciutat interior situada en el Central Valley californià (altitud 18m s.n.m.). El clima és molt variable pel que fa a les estacions, essent els estius extremadament calorosos i els hiverns molt freds. L'època seca inclou des d'abril fins a octubre (Figura 3.2). Durant aquest període la temperatura mitjana és superior als 15°C. L'època humida va de novembre a març però la precipitació és molt inferior a la d'Eureka. La distància al mar és aproximadament de 110 km. Durant el període estudiat la temperatura mitjana anual és de 16,2°C, essent la temperatura màxima observada a l'estiu de 43,9°C i la temperatura mínima a l'hivern de -6,1°C. La pluviositat anual és de 345mm. És, a més a més, una zona molt cultivada amb gran quantitat de vinya i d'arbres fruiters. El mostreig s'ha realitzat a l'Arboretum de la Universitat de Califòrnia Davis seguint el curs del Putah Creek en una zona de coníferes i roures amb poc sotabosc.

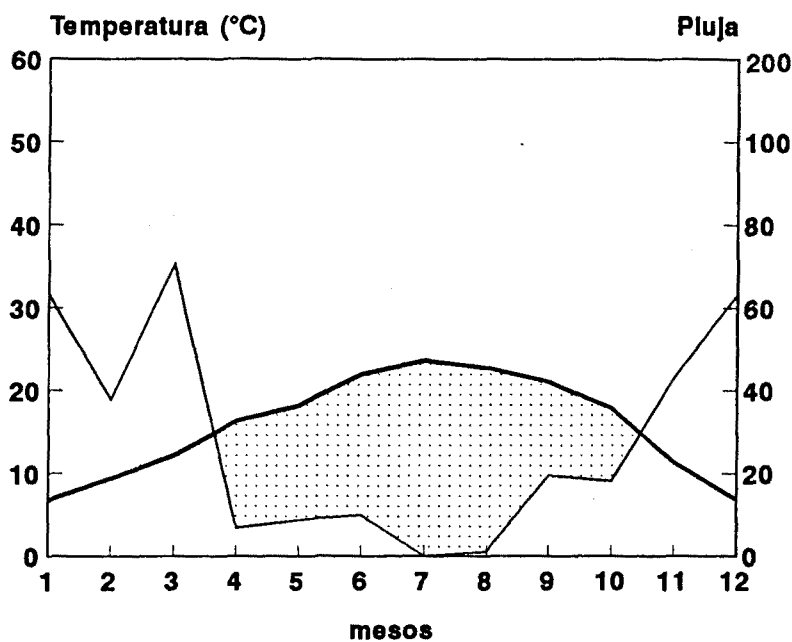


Figura 3.2. Diagrama ombrotèrmic de Davis. La línia gruixuda representa la temperatura mitjana mensual, la línia prima la pluviositat, i l'àrea puntejada correspon a l'època seca

Gilroy, zona marginal de la distribució de *D.subobscura* a Nord-Amèrica (37°00' N, 121°34' W), està situat més al Sud, al final de la Vall de Santa Clara (latitud 59m s.n.m.), aproximadament a 30 km de la costa. Es detecta la mateixa estacionalitat que

a Davis, amb una època seca d'abril a octubre durant la qual la temperatura mitjana és superior a 15°C (Figura 3.3). La temperatura mitjana anual durant el període estudiat és de 15,8°C, essent la temperatura màxima a l'estiu de 41,7°C i la temperatura mínima a l'hivern de -5,0°C. La pluviositat total anual és de 390mm. Gilroy s'anomena la capital mundial de l'all ja que aquest és un dels cultius més importants, encara que hi ha també arbres fruiters i força roures. Les captures s'han dut a terme en el Christmas Hill Park, en una zona on predominen els roures prop d'un rierol sec i amb vegetació de sotabosc.

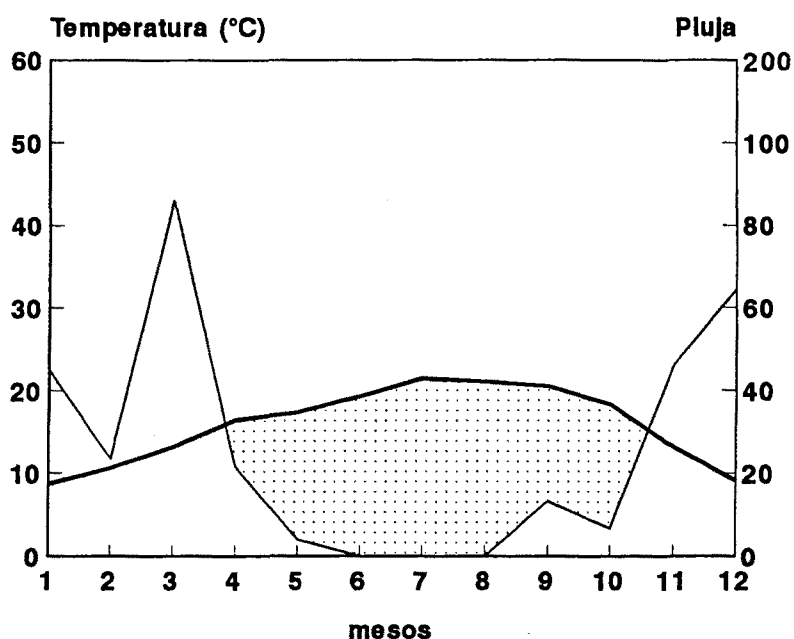


Figura 3.3. Diagrama ombrotèrmic de Gilroy. La línia gruixuda representa la temperatura mitjana mensual, la línia prima la pluviositat, i l'àrea puntejada correspon a l'època seca

Els tres parcs on es van realitzar les captures tenien en comú que estaven allunyats del centre de la ciutat en una àrea suburbana de característiques seminaturals. Les espècies del grup *obscura* es caracteritzen per trobar-se en àrees naturals o seminaturals tant a Europa com a Nord-Amèrica (Monclús, 1964), i concretament *D.subobscura* es fàcil trobar-la al llindar del bosc encara que també s'ha capturat en jardins a les dues àrees abans esmentades (A. Prevosti comunicació personal).

2.1.2 Metodologia de captura

Durant un període de setze mesos des del Febrer de 1988 fins a l'Abril de 1989 es van realitzar captures bimensuals a les tres localitats esmentades per a poder conèixer les variacions estacionals dels drosòfílids a les tres zones. El mostreig va ser uniforme utilitzant-se sempre 18 recipients quadrats de plàstic, d'un litre aproximadament, mig plens amb plàtan madur aixafat i fermentat amb llevat. Els recipients eren col·locats al terra i separats entre ells uns 3 metres. Es va mantenir la posició dels pots durant totes les col·lectes, situant-los aprop d'arbres en indrets poc assolellats. Aproximadament cada hora es passava una mànega per sobre de les trampes (Monclús, 1964) i les mosques capturades eren traspasades a vials amb medi de cultiu pel seu transport. Així mateix s'apunjava la temperatura al voltant de les trampes i l'hora solar de cada transecte. Els drosòfílids eren posteriorment separats per espècies i sexes amb l'ajut d'una lupa binocular. D'aquesta manera, durant el primer dia de col·lecta podíem saber quines eren les hores millors per a capturar drosòfílids. Les captures duraven d'1 a 3 dies segons el nombre d'individus capturats. A l'hivern es capturava més a les hores mitges del dia quan la insolació era màxima i la temperatura més elevada. En canvi a l'estiu les millors hores eren les primeres i les últimes quan feia menys calor. Els nostres resultats coincideixen amb les de Rocha Pité & Da Costa Nicolau (1978) que ressenyen com l'augment del fotoperíode correlacionat amb l'augment de temperatura provoca un desplaçament dels pics d'activitat diària de les espècies cap a les hores extremes del dia mentre que a mida que s'escurça el fotoperíode i les temperatures disminueixen les espècies són més actives al voltant del migdia. Amb aquest tipus de captura el que es pretenia era obtenir el màxim nombre de mosques per a cada estació. El nombre de transectes realitzats en cada col·lecta varia inversament amb l'abundància de drosòfílids.

2.1.3 Descripció de les espècies

Durant els 16 mesos de col·lectes es van trobar 13 espècies de drosòfílids que pertanyen a 3 subgèneres: *Dorsilopha*, *Drosophila* i *Sophophora* (Strickberger, 1962).

Subgènere *Dorsilopha*

D.buskii és l'únic membre conegut d'aquest subgènere. És de color ros clar, petita i fina, ales transparents i abdomen amb moltes taques. És característic el disseny dorsal del tòrax que presenta 3 bandes longitudinals marronoses o negres, de les quals la central es divideix en 2, en forma de forca abans d'arribar al scutellum. Es una espècie cosmopolita associada a ambients humans que s'alimenta de pràcticament qualsevol substància en descomposició.

Subgènere *Drosophila*

Grup *Funebria*

D.subfunebria és fosca. La seva antena presenta moltes branques i en el tòrax s'hi pot apreciar un dibuix fosc en forma de llança. Es una espècie restringida a la costa oest de Nord-Amèrica.

Grup *Pinicola*

Són espècies de color marronós. En el tòrax s'hi observen 3 bandes més fosques i de vegades les dues laterals no són tant llargues, el que recorda un tríptic; la característica més típica del grup són dues taques marró-vermelloses entre les quetes orbitals i la zona ocelar. Les dues espècies d'aquest grup es troben a Califòrnia, però a les nostres col·lectes no han coincidit mai a la mateixa localitat. *D.flavopinicola* té les dues venes transverses de les ales fumades i *D.pinicola* només les venes transverses posteriors.

Grup *Virilis*

D.virilis és fosca, les antenes tenen moltes branques i presenten les venes transverses de les ales fumades. Els mascles tenen els testicles molt marcats. Aquesta espècie és cosmopolita i és l'única del seu grup present a l'oest dels EEUU. Es troba en hàbitats domèstics.

Grup *Immigrans*

D.immigrans és rossa i bastant gran, amb les venes transverses de les ales fumades. La part interior del fèmur del primer parell de potes té una fila de petites espines paral·leles al seu eix (raspa). Té la punta de les ales fosca. És també una espècie cosmopolita que s'alimenta de fruits.

Grup *Quinaria*

Són mosques rosses i de mida mitjana, semblants a *D.immigrans* encara que més esveltes i sense raspa. L'espècie d'aquest grup que s'ha trobat a les nostres captures ha estat *D.occidentalis*. S'alimenten de fongs.

Grup *Repleta*

El grup *repleta* constitueix el grup de *Drosophila* amb més espècies, unes 50, i totes elles caracteritzades per tenir el tòrax tigrat. En el dors de l'abdomen les bandes fosques estan partides, essent més fines cap al mig i més amples cap als laterals. Algunes de les espècies d'aquest grup són cosmopolites i s'alimenten de pràcticament qualsevol material en descomposició. En el present treball no s'han classificat les diferents espècies d'aquest grup.

Subgènere *Sophophora*

Grup *Melanogaster*

D.melanogaster i *D.simulans* són espècies bessones cosmopolites associades normalment a àmbits domèstics. Són rosses i petites; els mascles tenen una fina pinta tarsal. Les femelles d'aquestes dues espècies són molt difícils de distingir morfològicament. Els mascles en canvi es poden diferenciar bé ja que l'arc genital dels mascles de *D.melanogaster* és còncav mentre que l'arc genital dels mascles de *D.simulans* és convex i amb una lupa binocular s'observa un sortint. En el present

treball únicament s'han diferenciat els mascles, mentre que el nombre de femelles i el total d'individus és dóna conjuntament per ambdues espècies.

Grup *Obscura*

És el grup al qual pertany *D.subobscura*, l'espècie colonitzadora que ens interessa en el present treball. Moltes de les seves espècies es troben en climes temperats i s'alimenten majoritàriament de la saba dels arbres, de fruits en descomposició i de fongs; és així un grup d'espècies generalistes. Aquest grup es caracteritza perquè les espècies són fosques, tal i com indica el seu nom, i els mascles presenten dos parells de pintes tarsals en el primer parell de potes; amb aquest caràcter es poden diferenciar els mascles de les diferents espècies. Podem distingir dos subgrups: el subgrup *obscura* es caracteritza per tenir vuit fileres de pèls acrosticals i pintes tarsals en dos segments, tenint la pinta distal més de dues pues; el subgrup *affinis* presenta sis fileres de pèls acrosticals i els mascles tenen generalment una pua a la pinta distal.

D.subobscura pertany al subgrup *obscura* i els mascles presenten per tant dues pintes tarsals i paral·leles a l'eix del tars bastant llargues en el primer parell de potes (7-15 pues segons la mida de l'individu). Les femelles d'aquesta espècie es reconeixen perquè les quetes sensorials del voltant de l'ala s'estenen fins al mig de la zona delimitada pels extrems de les venes 2 i 3. Aquest és un caràcter quantitatiu amb un marge d'error baix, ja que analitzant la descendència de les femelles del grup *obscura* d'una de les col·lectes es va veure que el marge d'error comès discriminant les femelles de *D.subobscura* en relació a les femelles de les altres espècies del grup *obscura* era inferior a l'1%.

D.pseudoobscura, *D.persimilis* i *D.miranda* són tres espècies bessones que també pertanyen al subgrup *obscura*. El nombre de pues de les pintes tarsals és menor i oscil·la entre 5-9. La posició de les pintes és més perpendicular a l'eix del tars. Les femelles d'aquestes espècies es reconeixen en front a les de *D.subobscura* perquè les quetes sensorials del voltant de l'ala s'estenen solament fins un terç de la zona delimitada pels extrems de les venes 2 i 3. Aquestes tres espècies són molt difícils de separar morfològicament encara que sí es poden diferenciar mitjançant tècniques

electroforètiques i preparacions de cromosomes politènics. *D.pseudoobscura* ocupa la zona més extensa, la seva àrea de distribució va des de British Columbia al nord fins a Guatemala al sud i fins a les grans planes de l'est. *D.persimilis* és troba des de British Columbia al nord fins al sud de Califòrnia i fins a la serralada de les Cascades a l'est. *D.miranda* és l'espècie que presenta en general les pintes tarsals més grans i l'àrea de distribució més petita, a la costa del Pacífic i a les Rocky Mountains. En un estudi electroforètic realitzat amb les femelles del grup *obscura* capturades el mes de febrer de 1988 a les tres localitats estudiades s'ha vist que *D.pseudoobscura* és l'espècie més abundant de les tres. Es per això que en el present estudi ens referirem sempre com a *D.pseudoobscura* quan estem parlant del grup format per aquestes tres espècies.

D.azteca i *D.athabasca* són dues espècies bessones del subgrup *affinis*. Els mascles presenten una pinta tarsal de 4 pues en el segment proximal i una sola pua en el segment distal. Els testicles dels mascles d'aquestes espècies tenen forma espiral i són de color vermell molt marcat. Les femelles d'aquestes espècies es reconeixen en front a les de *D.subobscura* perquè les quetes sensorials del voltant de l'ala s'estenen solament fins un terç de la zona delimitada pels extrems de les venes 2 i 3 a l'igual que per *D.pseudoobscura*. *D.athabasca* presenta una àrea de distribució molt àmplia, va des d'Alaska fins a l'Atlàntic, i com a límit més meridional per a la costa pacífica es troba al sud de l'estat d'Oregon (Lakovaara & Saura, 1982). S'han descrit 3 races d'aquesta espècie. *D.azteca* s'estén des de Guatemala fins al nord de Califòrnia (Paterson & Wagner, 1943). Així l'espècie trobada en el nostre estudi ha de ser *D.azteca* i com a tal ens referirem al parlar-ne, malgrat que a la localitat d'Eureka i degut a la proximitat amb Oregon no es pot descartar la presència de l'altra espècie.

2.1.4 Mètodes matemàtics utilitzats

2.1.4.1 Riquesa d'espècies

La mesura més senzilla de la diversitat d'una població és la riquesa d'espècies, que consisteix en comptar les espècies presents en una població. El nombre d'espècies

depèn del nombre de mostres que s'agafin i de l'àrea prospectada. Aquelles espècies més freqüents es trobaran en les primeres mostres, però aquelles més rares sols s'afegiran a la llista a mesura que s'incrementi el nombre de mostres. Per tant és difícil saber com limitar el volum de zona prospectada encara que si el criteri emprat és sempre el mateix no hi ha problemes per a comparar diferents comunitats o localitats (Magurran, 1989).

2.1.4.2 Índex de diversitat de Shannon

La diversitat d'una comunitat no depèn només del nombre d'espècies sinó també de l'abundància relativa de cadascuna. Els índexs que tenen en compte aquests dos factors es coneixen com índexs d'heterogeneïtat, dels quals el més ampliament utilitzat és el de Shannon-Weaver, denominat índex de diversitat de Shannon, que està basat en la teoria de la informació o de la comunicació i que té com a expressió matemàtica:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

on p_i és la probabilitat que un individu pertanyi a l'espècies i , essent $\sum p_i = 1$. Un sistema amb diversitat elevada, és a dir, amb un elevat nombre d'espècies ben representades, significarà que dins d'ell es poden establir un nombre elevat de diferents tipus de relacions entre organismes. Pel contrari, quan poques espècies tinguin la majoria dels individus la diversitat serà baixa.

2.1.4.3 Uniformitat

Segons Pielou (1966) quan més gran sigui el nombre d'espècies i més semblants les proporcions entre elles, major serà el grau d'incertesa que existeix en relació a l'espècie a què pertany un individu agafat a l'atzar d'una població, i per tant la diversitat serà major. Així la diversitat serà màxima en una població quan tots els individus estiguin distribuïts equitativament entre les espècies.

$$H'_{\max} = \ln s$$

on s = nombre d'espècies de la mostra. H'_{\max} serà més gran quan el nombre d'espècies sigui major.

Pielou introdueix el concepte d'índex d'uniformitat (J') que és el quocient entre l'índex de diversitat de Shannon i la diversitat màxima de la comunitat.

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

El valor de J' oscil·la entre 0 i 1, representant 1 aquella situació on totes les espècies són igual d'abundants. Tant en l'índex de diversitat de Shannon (H') com en l'índex d'uniformitat (J') es considera que totes les espècies que hi ha a la comunitat s'han comptabilitzat en la mostra.

2.1.4.4 Nombre efectiu d'espècies

L'expressió de l'heterogeneïtat segons l'antilogaritme de H' simplifica la seva interpretació, així $\exp H'$ mesura el nombre d'espècies igualment distribuïdes que produirien la mateixa H' que la mostra. S'interpreta com el nombre efectiu d'espècies (Peet, 1974).

2.1.2.5 Comparació de les mesures de diversitat

A partir dels estudis de Salicrú et al. (1992), en els quals s'estableix una fórmula general dels índexs de diversitat, Pardo et al. (1992) calculen els intervals de confiança de l'estadístic utilitzat en cada cas particular i estableixen els criteris de decisió que permeten comparar dues o més poblacions.

En el cas particular de l'entropia o diversitat de Shannon (H) l'estimador de l'índex de diversitat (H') segueix una distribució normal $N(H, \sigma/\sqrt{n})$, on la variància ve donada per:

$$\sigma^2 = \sum_{i=1}^M p_i (\ln p_i)^2 - \left(\sum_{i=1}^M p_i \ln p_i \right)^2$$

on p_i és la freqüència d'individus de l'espècie i , essent M el nombre d'espècies. D'aquesta manera es calcula l'interval de confiança de la diversitat com:

$$H' \pm Z_{\epsilon/2} \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

essent n la grandària de la mostra, ϵ el nivell de significació i Z el valor corresponent de la taula de la distribució normal atenent que $P [Z > Z_{\epsilon}] = \epsilon$.

L'índex d'uniformitat (J') és la diversitat dividida per la diversitat màxima atenent al nombre d'espècies trobat en aquesta mostra ($\ln M$) i com a conseqüència del resultat anterior segueix una distribució normal $N (H/\ln M, \sigma/(\ln M \sqrt{n}))$. Per això, l'interval de confiança de l'índex d'uniformitat és:

$$J' \pm Z_{\epsilon/2} \frac{\sigma}{\ln M \sqrt{n}}$$

Per a comparar la diversitat i la uniformitat de dues poblacions i saber si difereixen o no significativament, Pardo et al. (1992) proposen un estadístic que en el cas de l'índex de diversitat de Shannon és:

$$Z = \frac{H'_1 - H'_2}{\sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}}}$$

on H'_1 i H'_2 són els índexs de diversitat de la població 1 i 2; σ_1^2 i σ_2^2 les variàncies de l'índex de diversitat en la població 1 i 2; i n_1 i n_2 són les grandàries mostrals.

Quan $|Z| > Z_{\epsilon/2}$ es deduirà que les diversitats de les poblacions difereixen estadísticament; quan $Z > Z_{\epsilon}$ es deduirà que l'índex de la població 1 és significativament més gran que el de la població 2; mentre que quan $Z < -Z_{\epsilon}$ l'índex de la població 1 és significativament menor que el de la població 2.

De la mateixa manera compararem la uniformitat de dues poblacions segons l'equació:

$$Z = \frac{J'_1 - J'_2}{\sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1 (\ln M_1)^2} + \frac{\sigma_2^2}{n_2 (\ln M_2)^2}}}$$

on M_1 i M_2 són el nombre d'espècies de la població 1 i 2.

2.1.4.6 Estudi de les variables ambientals

Es pot estimar la importància de les variables ambientals, com són les estacions, els anys i les poblacions, i la seva contribució en la diversitat, mitjançant l'índex DIV_{diff} (Lumme et al., 1979)

$$DIV_{diff} = H'_{total} - (\sum N_j H'_j) / N_t$$

on $j = 1 \dots k$, N_j és el nombre d'individus de la mostra j , i N_t és el nombre total de individus de totes les k mostres. Quan s'usa com a mesura d'importància de les variables ambientals, la DIV_{diff} es dóna com a percentatge de la diversitat total.

2.1.4.7 Anàlisi factorial de correspondències.

L'anàlisi factorial de correspondències permet d'obtenir una representació geomètrica dels objectes (espècies) en relació a la distribució de les variables (per exemple, mesos de captura), i així obtenir les proximitats i l'associació entre els factors i les variables. El punt de partida d'una anàlisi factorial és una matriu $X(i,j)$ on i són els objectes descrits pel conjunt de variables j . Primerament es busquen els eixos factorials que expliquin de manera òptima l'inèrcia del sistema. Els dos primers eixos factorials són els que expliquen millor la representació lineal dels punts i s'utilitzen com a eixos x i y en la representació bidimensional. La gràfica en dues dimensions ens permet de representar les espècies separades per la distància mesurada mitjançant una xi-quadrat. El principal avantatge enfront de l'anàlisi de components principals és que permet la representació simultània de variables (mesos) i factors (espècies), podent veure quins factors estan correlacionats. La reducció de la representació gràfica a dues dimensions provoca pèrdua d'informació que serà tant més petita com més correlacionades estiguin les variables usades. L'algorisme emprat és el de Benzécri (Cuadras, 1991) que és l'utilitzat en el paquet estadístic MULTICUA (Arenas et al., 1991).

2.1.4.8 Amplitud de nínxol

El grau d'especialització d'una espècie es mesura amb l'amplitud del seu nínxol en relació a alguna variable ecològica. La supervivència de diferents espècies en relació a un rang de temperatures, la preferència per un tipus de menjar, i la distribució de les freqüències dels organismes segons les estacions de l'any són diferents maneres de mesurar l'amplitud de nínxol d'una espècie en relació a una altra espècie.

En el present treball, per a calcular l'amplitud de nínxol s'ha emprat l'invers de l'índex de Simpson suggerit per Levins (1968)

$$B_i = \frac{1}{n \sum p_{ih}^2}$$

p_{ih} és la proporció de l'espècie i trobada a l'ambient h , n és el nombre de classes o ambients h .

2.1.4.9 Encavalcament de nínxol

L'encavalcament de nínxol representa la competència o similitud ecològica entre espècies. Una mesura de l'encavalcament pot ser la distància geomètrica entre dues espècies

$$d_{ij} = \sum (p_{ih} - p_{jh})^2$$

on p_{ih} és la freqüència de l'espècie i a l'ambient h , i p_{jh} representa la freqüència de l'espècie j a l'ambient h . El valor serà màxim quan ambdues espècies siguin especialistes i ocupin ambients diferents. Com més petita sigui la distància major serà la probabilitat que s'encavalquin els nínxols de dues espècies. La distància modificada limita l'escala de l'índex de 0 a 1 (Shorrocks, 1974).

$$d_{ij} = \sqrt{\frac{\sum (p_{ih} - p_{jh})^2}{2}}$$

La distància geomètrica entre espècies com a mesura de l'encavalcament, forma per a cada població una matriu sobre la que es poden aplicar les tècniques numèriques de classificació agrupant aquells elements o espècies més similars. L'algorisme emprat en l'obtenció del dendrograma ha estat el mètode d'agrupament de parelles no ponderades mitjançant mitjanes aritmètiques (UPGMA). S'ha utilitzat el programa CLUSTER del paquet estadístic SPSS/PC+ V3.1 (1989).

Una mesura alternativa de l'encavalcament de nínxol ve donada per l'índex de Gause formulat a partir de les equacions de Volterra (Levins, 1968)

$$\alpha_{ij} = \frac{\sum p_{ih} p_{jh}}{\sum p_{ih}^2}$$

on el denominador equival a l'amplitud de nínxol B_i de l'espècie i . Aquest índex és la raó entre la probabilitat que dos individus agafats a l'atzar siguin de diferent espècie, i la probabilitat que siguin de la mateixa espècie. α_{ij} i α_{ji} sols coincidiran quan l'amplitud de nínxol d'ambdues espècies sigui igual.

$$\alpha_{ij} = \sum p_{ih} p_{jh} (B_i)$$

Els individus de les espècies de nínxol ampli o generalistes tenen una probabilitat més baixa de coincidir que els membres de les espècies especialistes; si comparem el grau d'encavalcament de dues espècies suposant que l'espècie 1 sigui generalista i l'espècie 2 sigui especialista, llavors pel que fa a l'amplitud de nínxol, $B_1 > B_2$, i per tant $\alpha_{12} > \alpha_{21}$, és a dir, la probabilitat de trobar un individu de l'altra espècie és més gran per a l'espècie generalista que per a l'especialista.

L'encavalcament de nínxol no està relacionat amb la intensitat de competència, però sí amb la proporció entre competència interespecífica i competència intraespecífica entre dues espècies.

2.2 RESULTATS I DISCUSSIÓ

Seguint el procediment de captura esmentat a l'apartat anterior es van realitzar 8 col·lectes bimensuals des del febrer de 1988 fins a l'abril de 1989 a les tres poblacions de l'estat de Califòrnia: Eureka, Davis i Gilroy. Es va uniformitzar el mostreig utilitzant sempre el mateix nombre de trampes (18 recipients de plàstic) però el temps usat en cada col·lecta va oscil·lar depenent del nombre de mosques trobades. A Gilroy degut a unes condicions climatològiques adverses en el mes de desembre de 1988 (fortes pluges i vent), després de tres dies d'esforços no es va continuar el mostreig ja que únicament s'havien capturat tres femelles del grup *pseudoobscura/azteca*.

La temperatura i període d'insolació afecten notablement el període d'activitat de les mosques (Serra et al, 1987; Rocha Pité, 1978); així hem constatat que a l'hivern apareixen en més quantitat durant les hores mitges del dia quan les temperatures són menys fredes, mentre que a l'estiu són més actives a primeres i últimes hores del dia quan les temperatures són menys altes. En general sempre semblen estar afavorides per les condicions més temperades i així a les èpoques de calor o fred extrem el nombre de mosques trobat és inferior, així com el nombre d'individus és també molt petit quan hi ha pluja o vent. Aquests efectes van marcar l'hora de captura de les mosques a cada col·lecta per a poder aconseguir el nombre màxim de mosques en el mínim de temps.

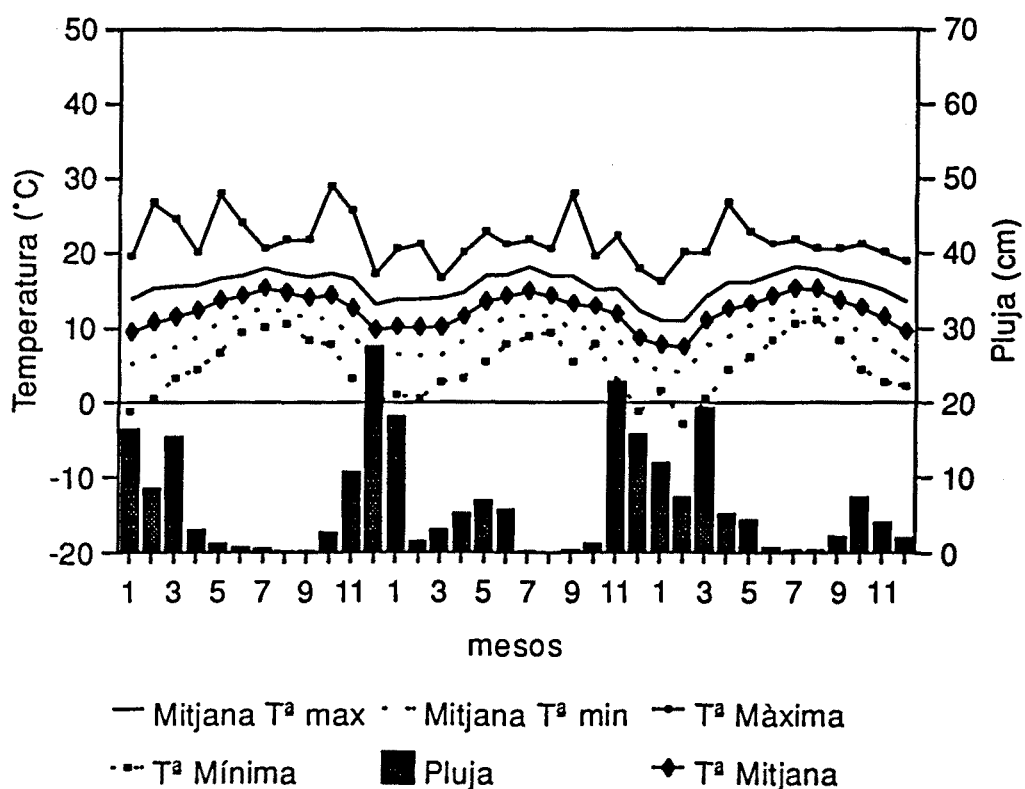
A la Figura 4.1 (Eureka), Figura 4.2 (Davis) i Figura 4.3 (Gilroy), hi ha representades les mitjanes de les temperatures mensuals màximes, les mitjanes de les temperatures mensuals mínimes, les temperatures màxima i mínima mensuals, la temperatura mitjana mensual i la pluviositat mensual de tres anys consecutius (1987-89). Aquests dos tipus de variables climàtiques han estat emprats per ser les úniques dades disponibles d'aquestes tres poblacions. Es pot observar una repetitivitat en les variacions estacionals al llarg dels anys.

A la Figura 4.1 (Eureka) es pot apreciar molt bé el tamponament de les temperatures esmentat a l'apartat de material i mètodes amb unes temperatures lleugerament superiors des del maig fins a l'octubre. Aquest increment és més acusat

amb les mínimes que amb les màximes, essent el patró que segueixen les màximes mensuals totalment arbitrari. En aquesta localitat és important destacar la nevada, no ressenyada a la gràfica, de 88.9 mm durant el mes de febrer de 1989 juntament amb la mínima més baixa i una màxima bastant elevada. Tot això va contribuir a crear unes condicions anòmales probablement causants de les diferències en la freqüència de les espècies capturades el mes de febrer de 1988 i de 1989. De les tres localitats estudiades Eureka és la que presenta la pluviositat més elevada.

La Figura 4.2 (Davis) presenta una estacionalitat molt marcada pel que fa a les cinc variables de temperatura, on es pot veure clarament que el mateix patró es repeteix any rera any. Les precipitacions són menys importants i localitzades com en el cas anterior en els mesos d'hivern.

Figura 4.1. Dades climàtiques mensuals de temperatura i pluviositat durant els anys 1987-1989 a Eureka.



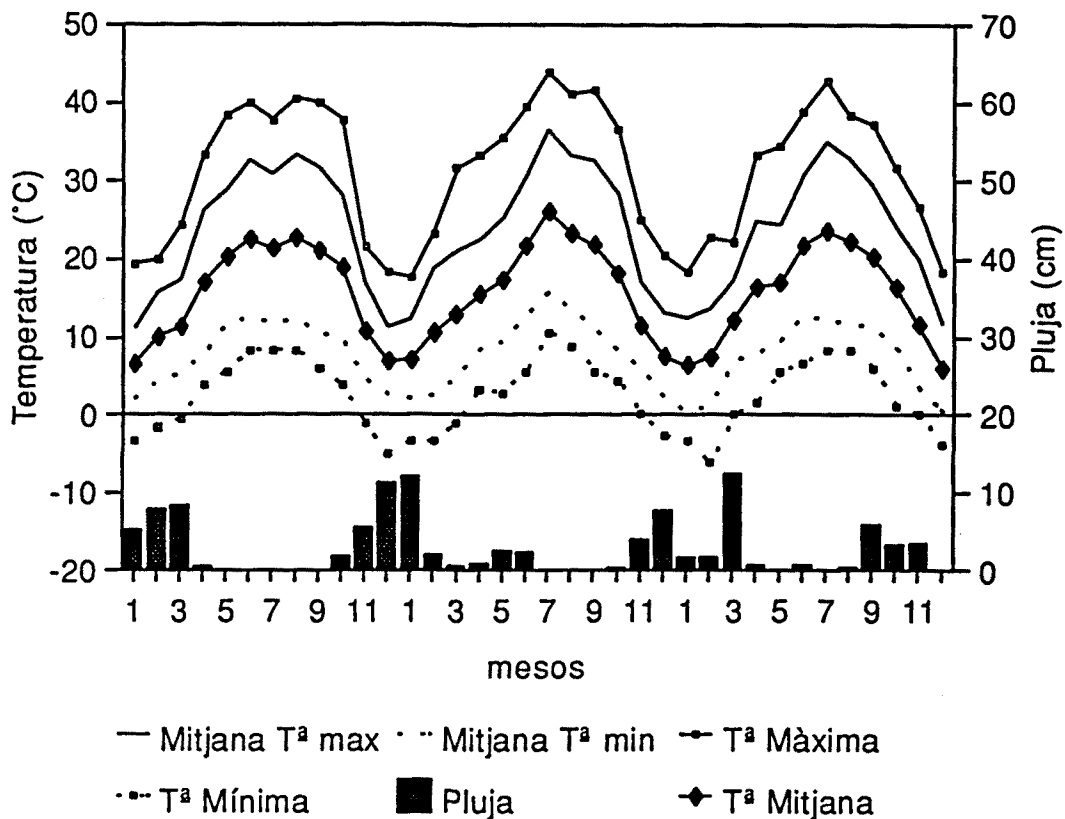


Figura 4.2. Dades climàtiques mensuals de temperatura i pluviositat durant els anys 1987-1989 a Davis.

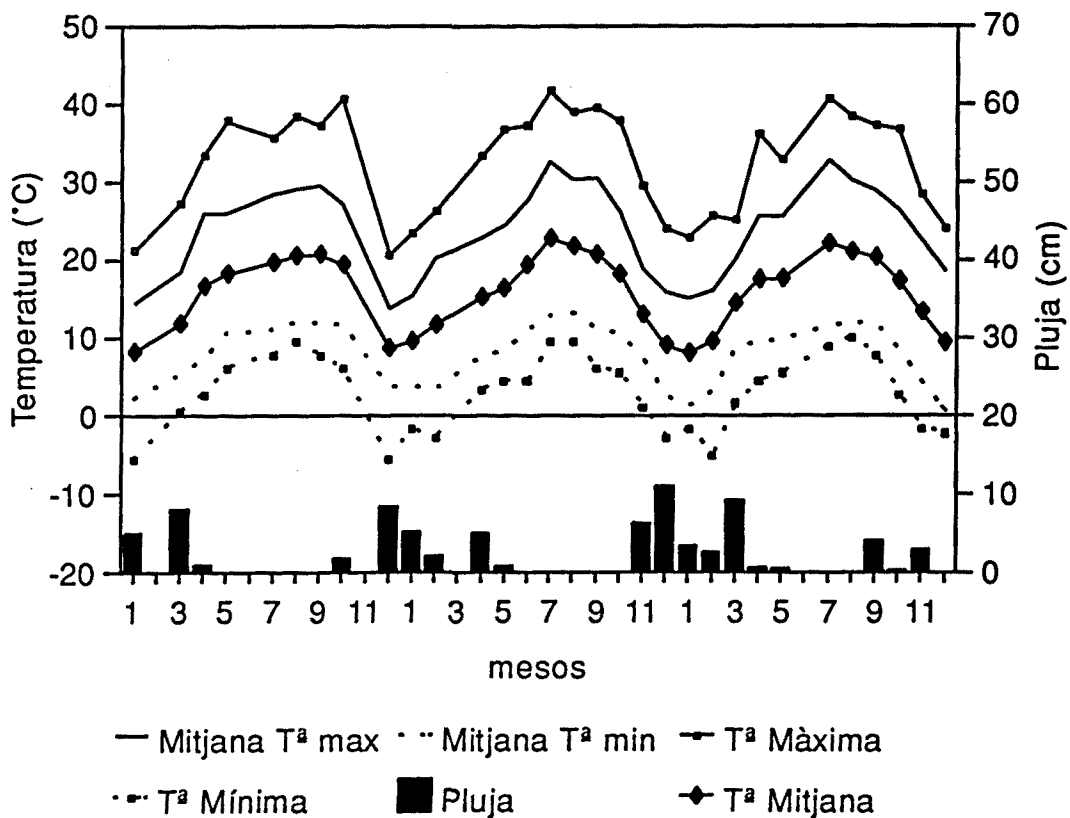


Figura 4.3. Dades climàtiques mensuals de temperatura i pluviositat durant els anys 1987-1989 a Gilroy

A la Figura 4.3 (Gilroy) la informació obtinguda és deficient ja que manquen les dades de bastants mesos, malgrat això es pot apreciar una marcada estacionalitat, semblant a la observada a Davis, així com una baixa pluviositat. S'observa doncs que la climatologia de Davis i Gilroy és molt semblant tant pel que fa a la temperatura com a la pluviositat, mentre que la població de Eureka està molt diferenciada.

2.2.1 Distribució bimensual de drosòfílids

2.2.1.1 EUREKA

Els resultats de les col·lectes realitzades a la població d'Eureka estan a la Taula 1.1. El nombre total de mosques capturades en aquesta localitat és 9319. L'esforç de captura varia entre els mesos ja que per a aconseguir un nombre determinat de mosques s'ha hagut de variar el nombre de transectes, essent les èpoques amb menys drosòfílids les que presenten un nombre de transectes major. El nombre de mosques per transecte (Taula 1.1) és més petit a l'estiu (juny i agost) i al desembre, i varia entre anys. Són solament tres les espècies més trobades en aquesta localitat si es té en compte el nombre total d'individus capturats: *D.subobscura* (28%), *D.pseudoobscura/azteca* (43%) i *D.flavopinicola* (27%) (Figura 5.1). Els seus períodes de màxima activitat es van substituint al llarg de l'any no encavalcant-se, suggerint un possible mecanisme per a evitar la competència directa entre aquestes espècies i la posterior eliminació per exclusió competitiva (Ayala, 1972).

D.subobscura és la espècie més abundant a l'hivern, durant l'època humida amb temperatures baixes i pluja molt abundant. La freqüència dels mascles d'aquesta espècie en el mes de febrer de 1988 va ser del 84%, del 60% en el desembre del 1988 i del 26% el febrer de 1989. Durant el mes de desembre es va observar la presència de bolets al cantó de les trampes, que segons Shorrocks (1982) constitueixen un bon lloc de reproducció per a *D.subobscura* mentre que fins ara no s'ha descrit la utilització d'aquest recurs com a lloc de reproducció de les altres espècies del grup *obscura* presents a Califòrnia. Els mascles de *D.azteca* presenten tres pics d'abundància: un a la

Taula 1.1. Nombre de *Drosophilids* capturats a Eureka durant 1988-89, juntament amb la temperatura mínima, màxima i mitjana mensual, i la pluviositat (m = mascul, t = nombre total de mosques).

Espècies	Febrer		Abril		Juny		Agost		Octubre		Desembre		Febrer		Abril	
	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t
<i>D. buskii</i>																
<i>D. immigrans</i>				1	2	2	58	103	11	16						
<i>D. melanogaster</i>					2	(1) 4										
<i>D. simulans</i>																
<i>D. flavopinicola</i>	43	90	89	330	106	331	179	651	25	164	66	148	126	478	119	311
<i>D. pinicola</i>						4	15	48	9	24	1					
<i>D. occidentalis</i>									3	4						
grup <i>repleta</i>																
<i>D. subfunebri</i>																
<i>D. virilis</i>																
<i>D. azteca</i>	29	(2) 98	330	669	72	223	192	326	341	906	21	112	551	985	456	666
<i>D. pseudoobscura</i>	13		31		7		6		111	25	1				4	
<i>D. subobscura</i>	438	664	336	461	74	222	28	53	168	207	183	430	236	418	77	169
Total	523	852	786	1460	259	781	422	1080	717	1412	306	707	914	1881	656	1146
mosques/transecte	85		133		39		54		78		51		314		55	
Temp. Max. (°C)	21.1		20.0		21.1		20.6		19.4		17.8		20.0		26.7	
Temp. Min. (°C)	0.6		3.3		7.8		9.4		7.8		-1.1		-2.8		4.4	
Temp. Mitj. (°C)	10.1		11.6		14.3		14.3		12.9		8.7		7.6		12.6	
Pluja (cm)	1.37		5.23		5.64		0.00		1.04		15.90		7.32		5.11	

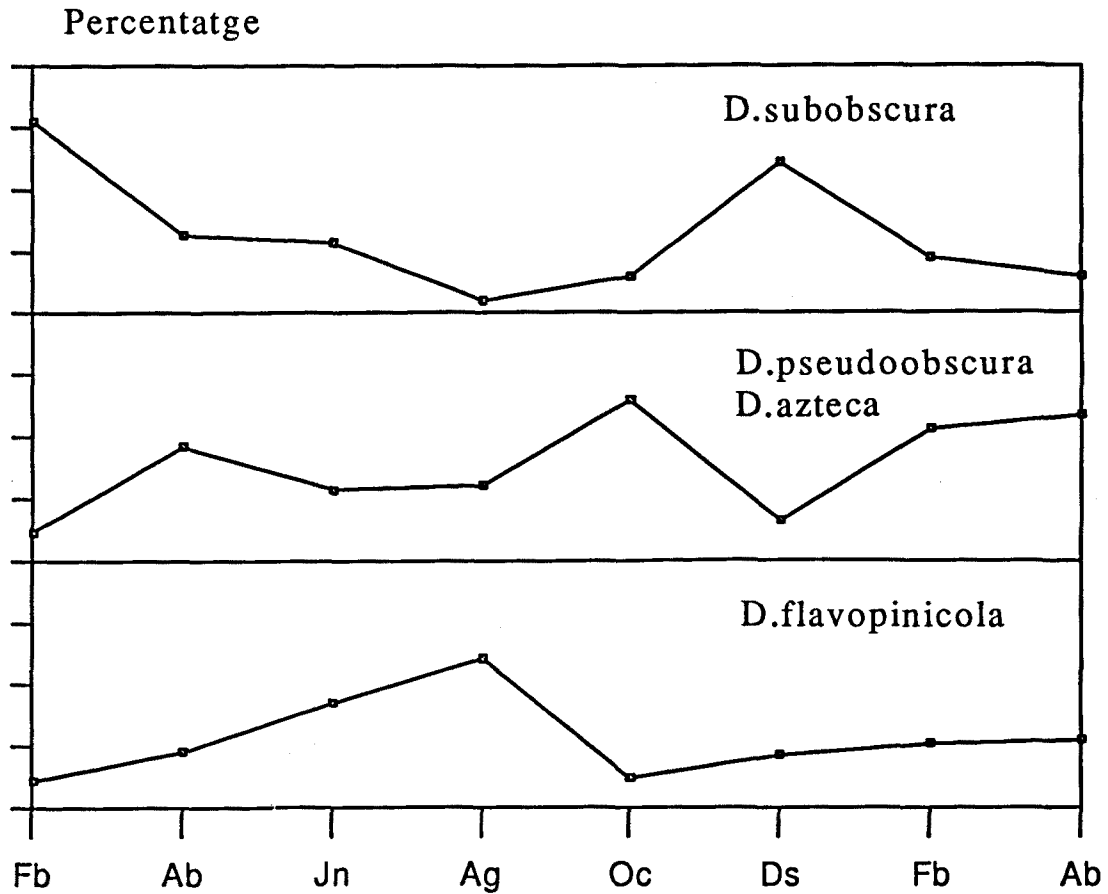
(1) Els nombres d'aquesta fila corresponen a individus de dues espècies *D. melanogaster* i *D. simulans*
(2) Els nombres d'aquesta fila corresponen a individus de dues espècies *D. azteca* i *D. pseudoobscura*

primavera (42%), un altre a la tardor (48%), i un pic durant el mes d'agost del 46% però que degut a la distorsió en quant a la proporció de sexes, la freqüència del nombre total d'individus per aquest mes és sols del 30%. *D.pinicola* presenta un únic pic a l'estiu durant l'època seca quan la temperatura és més elevada (42% al juny i 60% a l'agost). La proporció de *D.pseudoobscura* que hem trobat en aquesta població és molt baixa, havent-hi un minipic al mes d'octubre (12% dels mascles capturats són d'aquesta espècie). Quan es tenen en compte únicament els mascles (Fig 6.1) de les espècies del grup obscura s'observa una correlació negativa entre *D.azteca* i *D.subobscura* ($r=-0.839$, $p<0.05$). Malgrat això ambdues són força abundants a Eureka no essent aquest el cas en les altres dues poblacions. Les diferències entre els mesos de febrer i abril de 1988 i 1989 són majors entre la proporció de mascles de *D.subobscura* en relació als mascles del grup obscura que pel que fa a la proporció de mascles del grup obscura en relació al nombre total de mascles (Taula 2). El que succeeix és un augment d'individus de *D.azteca* en detriment de *D.subobscura*. La proporció d'individus del grup *obscura* en aquesta població és molt elevada tot l'any, únicament disminueix a l'estiu i la seva freqüència no és mai inferior al 50% (Taula 2). Degut a que les condicions climàtiques són relativament constants al llarg de l'any a Eureka, no s'ha observat cap correlació entre la freqüència de les diferents espècies del grup *obscura* i la temperatura o la pluja.

Taula 2. Freqüència relativa de *D.subobscura* respecte al total de mascles del grup *obscura*, i aquests respecte al total de mascles, per colecta i en cada població analitzada

Mesos	Eureka		Davis		Gilroy	
	<i>sub/obs</i>	<i>obs/tot</i>	<i>sub/obs</i>	<i>obs/tot</i>	<i>sub/obs</i>	<i>obs/tot</i>
Febrer 88	91.25	91.78	16.28	84.15	4.76	99.24
Abril 88	48.21	88.68	40.83	90.69	4.02	98.81
Juny 88	48.37	59.07	19.15	34.47	1.75	39.31
Agost 88	12.39	53.55	0.00	3.02	0.36	56.35
Octubre 88	27.10	86.47	18.75	0.94	0.64	36.43
Desembre 88	79.91	74.84	7.81	33.60		
Febrer 89	29.95	86.21	18.04	82.20	2.55	95.16
Abril 89	14.34	81.86	47.24	67.55	4.81	96.61

Figura 5.1. Percentatge de les espècies més abundants capturades a Eureka des de febrer-88 fins a abril-89 (els percentatges es donen respecte al total de mosques capturades).



2.2.1.2 DAVIS

Els resultats de les col·lectes realitzades a la població de Davis es troben a la Taula 1.2. El nombre total de mosques capturades és 10269. Ha estat la localitat on l'esforç de captura ha variat més entre els mesos, el nombre de mosques per transecte va ser baix a l'estiu i al febrer de 1989, durant aquest mes es va registrar la temperatura mínima més baixa (Taula 1.2). És la població que presenta el nombre més gran d'espècies, a la Figura 5.2 hi ha la representació al llarg de l'any de les espècies més abundants: *pseudoobscura/azteca* (27%), *subobscura* (10%), *melanogaster/simulans* (39%), *repleta* (18%), *immigrans* (3%) i *pinicola* (3%). Al mes de febrer hi ha el percentatge més elevat de *Drosophila pseudoobscura* (70% dels mascles al febrer de

Taula 1.2. Nombre de *Drosophilids* capturats a Davis durant 1988-89, juntament amb la temperatura mínima, màxima i mitjana mensual, i la pluviositat (m = mascles, t = nombre total de mosques).

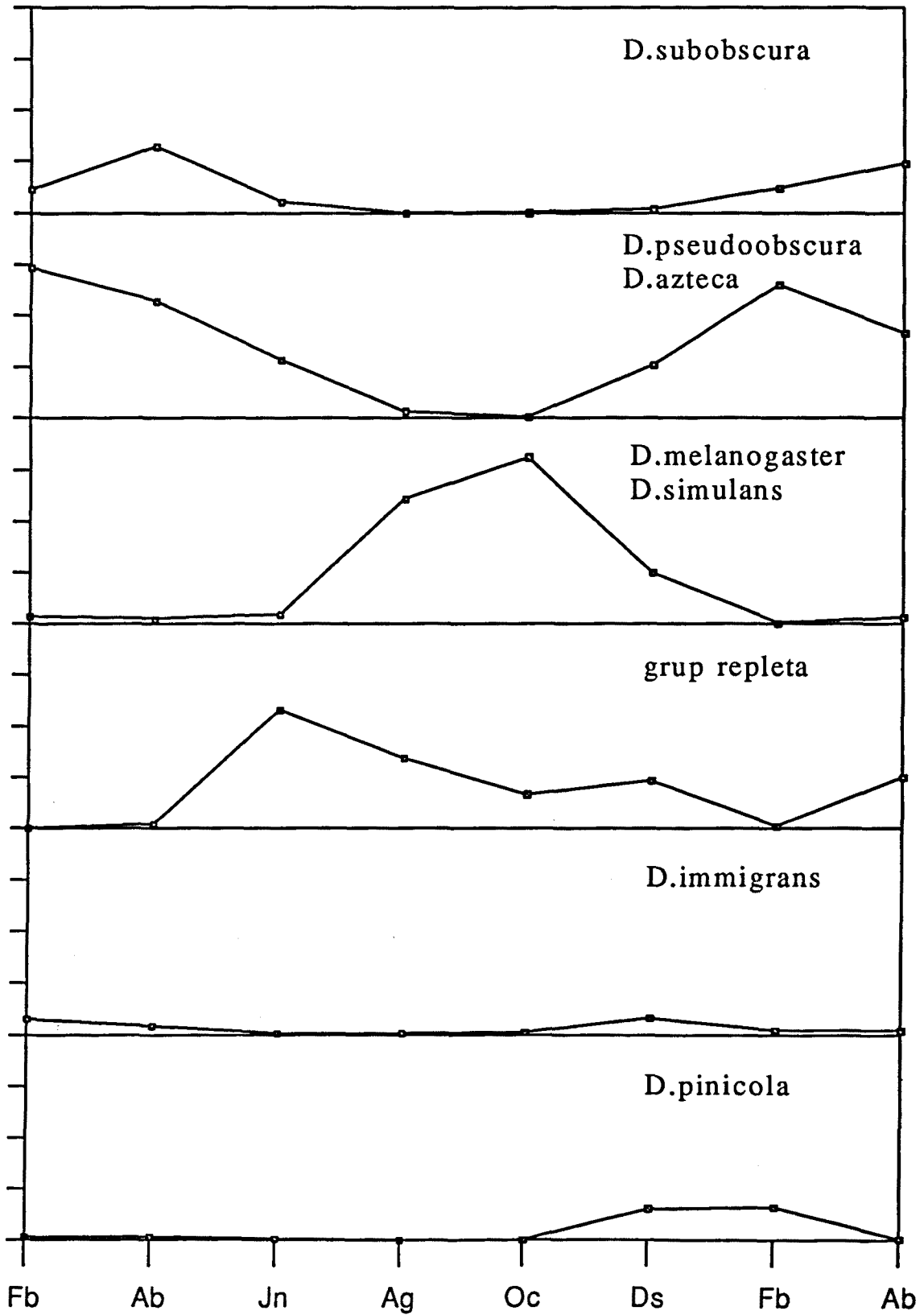
Espècies	Febrer		Abril		Juny		Agost		Octubre		Desembre		Febrer		Abril	
	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t
<i>D. buskii</i>			3	3							1	1			3	4
<i>D. immigrans</i>	35	68	40	63	5	6	4	7	6	62	37	63	6	12	19	29
<i>D. melanogaster</i>	21		10		9		14		928	31					17	
		(1)35		32		35		407	3233		191		2			44
<i>D. simulans</i>	1		12		3		183		394	65			1		4	
<i>D. flavopinicola</i>																
<i>D. pinicola</i>	7	17	14	25	1	6	1	1	3	3	28	116	23	83	7	8
<i>D. occidentalis</i>	7	13			3	11							9	17		5
grup <i>repleta</i>	3	3	10	29	244	422	152	230	359	668	91	178	3	6	133	324
<i>D. subfunnebris</i>					1	1										
<i>D. virilis</i>					2	2										
<i>D. azteca</i>	1		13		1				1	23	3		5			541
		(2)648		810		209		22			195		337			
<i>D. pseudoobscura</i>	328		500		113		11		12	115			154		201	
<i>D. subobscura</i>	64	98	354	458	27	40			3	4	12		35	61	180	346
Total	467	882	956	1420	409	732	364	667	1706	3993	381	756	236	518	564	1301
mosques/transecte	126		59		46		28		133		69		29		163	
Temp. Max. (°C)	23.3		33.3		39.4		41.1		36.7		20.6		22.8		33.3	
Temp. Min. (°C)	-3.3		3.3		5.6		8.9		4.4		-2.8		-6.1		1.7	
Temp. Mitj. (°C)	10.6		15.5		21.8		23.3		18.2		7.6		7.5		16.4	
Pluja (cm)	1.93		0.84		2.26		0.00		0.30		7.59		1.57		0.74	

(1) Els nombres d'aquesta fila corresponen a individus de dues espècies *D. melanogaster* i *D. simulans*

(2) Els nombres d'aquesta fila corresponen a individus de dues espècies *D. azteca* i *D. pseudoobscura*

Figura 5.2. Percentatge de les espècies més abundants capturades a Davis des de febrer-88 fins a abril-89.

Percentatge



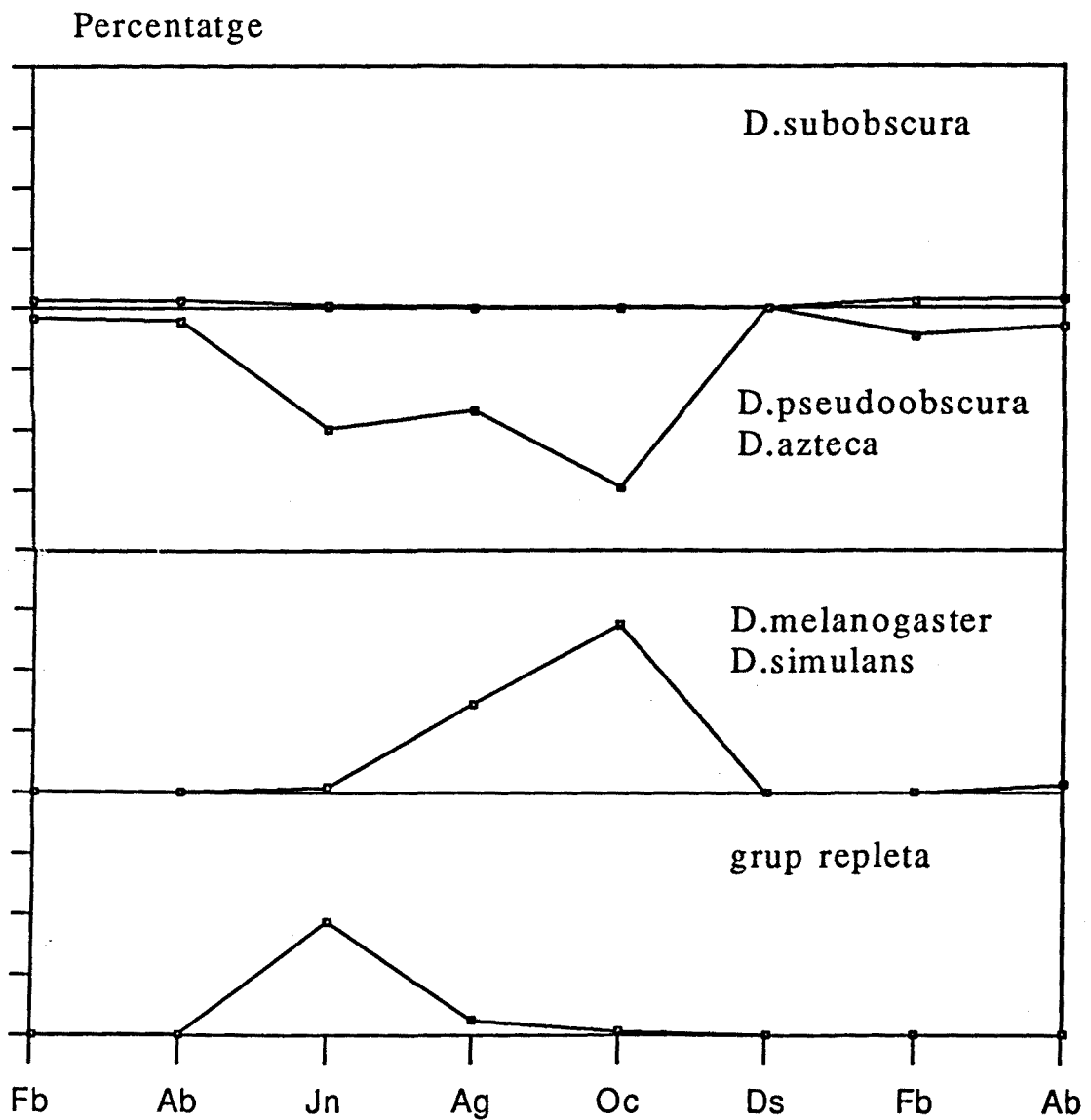
1988 i el 65% al febrer de 1989), això no implica que el nombre d'individus sigui el més alt, ja que a l'abril el nombre de mosques d'aquesta espècie és major. En aquesta localitat i en les nostres captures *D.azteca* és pràcticament inexistent. A l'abril hi ha un increment notable de *D.subobscura* (37% dels mascles a l'abril de 1988 i 32% a l'abril de 1989) tant en nombre com en proporció i es comporta de la mateixa manera que en la regió mediterrània del Vell Món així com a Xile, trobant-se un pic màxim d'abundància a la primavera. En general a la primavera el nombre de mosques és més elevat probablement degut a les condicions climàtiques més favorables pel desenvolupament i supervivència dels individus. Al mes de juny presenta el pic el grup *repleta* (60% dels mascles), a l'agost *D. simulans* (50% dels mascles) i a l'octubre *D.melanogaster* (53% dels mascles), encara que a l'octubre el nombre absolut d'individus per a les tres espècies és molt més gran. Al desembre presenten un pic encara que petit *D. pinicola* (22%) i *D. immigrans* (4%).

Quan es tenen en compte únicament els mascles de les espècies del grup obscura (Fig 6.2) s'observa una correlació negativa entre la temperatura i *D.azteca* ($r=-0.628$, $p<0.05$) i *D.pseudoobscura* ($r=-0.691$, $p<0.05$). Els mascles més abundants són els de *D.pseudoobscura* estant les altres dues espècies en desavantatge. A la Fig 6.2 es veu com el patró d'activitat és molt semblant i correlacionat negativament amb la temperatura però la tendència no és significativa per a *D.subobscura* degut al pic d'activitat que presenta a la primavera.

2.2.1.3 GILROY

Els resultats de les col·lectes realitzades a la població de Gilroy es troben a la Taula 1.3. El nombre total de mosques capturades és de 9668. Tal i com va succeir a Davis l'esforç de captura ha estat més gran a l'estiu i al mes de febrer de 1989, en aquest mes la temperatura mínima mensual va ser la més baixa detectada (Taula 1.3). Són solament quatre els grups d'espècies més trobades en aquesta localitat: *pseudoobscura/azteca* (83%), *melanogaster/simulans* (11%), *repleta* (3%) i *subobscura* (3%) (Figura 5.3). Pel que fa a *D.pseudoobscura/D.azteca* la seva freqüència és del

Figura 5.3. Percentatge de les espècies més abundants capturades a Gilroy des del febrer de 1988 i fins a l'abril de 1989.



Taula 1.3. Nombre de *Drosophilids* capturats a Gilroy durant 1988-89, juntament amb la temperatura mínima, màxima i mitjana mensual, i la pluviositat (m = mascles, t = nombre total de mosques).

Espècies	Febrer		Abril		Juny		Agost		Octubre		Desembre		Febrer		Abril		
	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t	m	t	
<i>D. buskii</i>																	
<i>D. immigrans</i>	1	3	5	9	1	2	1	1	9	23			2	6	3	5	5
<i>D. melanogaster</i>	2	(1) 6	2	4	3	8	31	341	86	578					19	80	
<i>D. simulans</i>	2				2		131		165						10		
<i>D. flavopinicola</i>	2	6	3	15					1	2			12	45	6	11	
<i>D. pinicola</i>			2	6													
<i>D. occidentalis</i>	1	1	5	8	82	173	49	58	7	14						2	2
grup repleta									6	7							
<i>D. subfunnebris</i>			3	4				1									
<i>D. virilis</i>																	
<i>D. azteca</i>	122		207				21	543	56				75	67	2365		
<i>D. pseudoobscura</i>	879	(2) 1892	1391	2237	56	184	253		100	216	3		193	963			
<i>D. subobscura</i>	50	63	67	79	1	3	1	2	1	1			7	17	52	95	
Total	1059	1971	1685	2362	145	370	488	948	431	841	3		289	610	1120	2563	
mosques/transecte	329		157		22		47		76		41				854		
Temp. Max. (°C)	26.1		33.3		37.2		38.9		37.8		23.9		25.6		36.1		
Temp. Min. (°C)	-2.8		3.3		4.4		9.4		5.6		-2.8		-5.0		4.4		
Temp. Mitj. (°C)	11.7		15.2		19.3		21.7		18.2		9.1		9.6		17.4		
Pluja (cm)	2.13		5.03		0.00		0.00		0.00		11.02		2.57		0.58		

(1) Els nombres d'aquesta fila corresponen a individus de dues espècies *D. melanogaster* i *D. simulans*

(2) Els nombres d'aquesta fila corresponen a individus de dues espècies *D. azteca* i *D. pseudoobscura*

100% al mes de desembre perquè tal com s'ha dit abans únicament es van capturar 3 femelles d'aquest grup després de tres dies de col·lecta.

Gilroy és la població on *D.subobscura* presenta una freqüència més baixa tant en relació al nombre total d'espècies com en relació a les espècies del grup *obscura*; té un mínim en el període febrer-abril (4%). Pel que fa a les altres espècies *D.pseudoobscura* és l'espècie dominant tret de la tardor en què ho és *D.melanogaster/simulans* (69%). El grup *repleta* presenta un pic d'abundància al mes de juny (47%). *D.azteca* presenta tot l'any freqüències molt baixes i és també en el període febrer-abril (12% del total de mascles) on la seva presència es deixa notar més. La representació de la freqüència dels mascles de les espècies del grup *obscura*, en la Figura 6.3, mostra com hi ha correlació negativa entre la temperatura i l'abundància d'aquests individus però menys marcada que a Davis ja que no sols les temperatures són menys elevades, sinó que el nombre de mascles del grup *obscura* no és mai inferior al 35% en relació al total d'espècies (Taula 2). Així per a *D.azteca* la correlació és significativa ($r=-0.818$, $p<0.05$) mentre que la significació és més petita per a *D.subobscura* ($r=-0.59$, $p=0.08$) i per a *D.pseudoobscura* ($r=-0.513$, $p=0.12$). Un altre factor en aquesta població que sembla afectar l'abundància dels individus del grup *obscura* és la pluja que està correlacionada positivament amb el nombre de mascles d'aquest grup ($r=0.722$, $p<0.05$). Quan es té en compte cada una de les espècies per separat la significació disminueix: *D.subobscura* ($r=0.603$, $p=0.08$), *D.pseudoobscura* ($r=0.634$, $p=0.06$) i *D.azteca* ($r=0.515$, $p=0.12$).

Shorrocks (1975) suggereix que per a reduir la competència entre les diferents espècies de *Drosophila* ha d'haver-hi una separació espacial i/o temporal de les mateixes. Això és el que podem observar també en el present estudi, ja que en cap de les tres poblacions analitzades s'han superposat els pics d'abundància de les espècies sinó que aquests es van substituint seqüencialment al llarg de l'any si analitzem percentatges, però quan tenim en compte el nombre absolut d'individus (Figura 6.2)

Figura 6.1. Percentatge dels mascles del grup *obscura* en relació al nombre total de mascles capturats a cada població al llarg de les col·lectes.

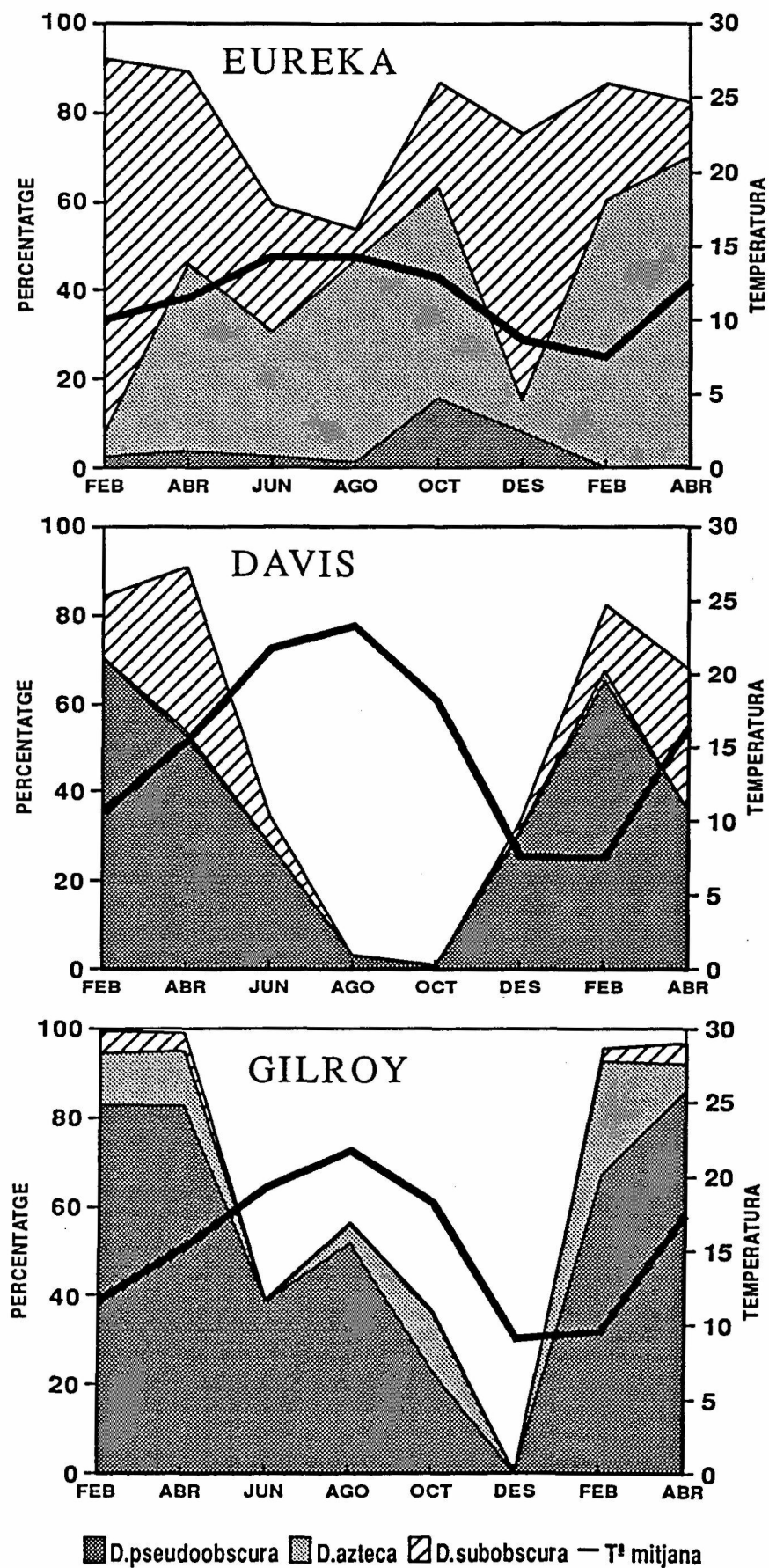
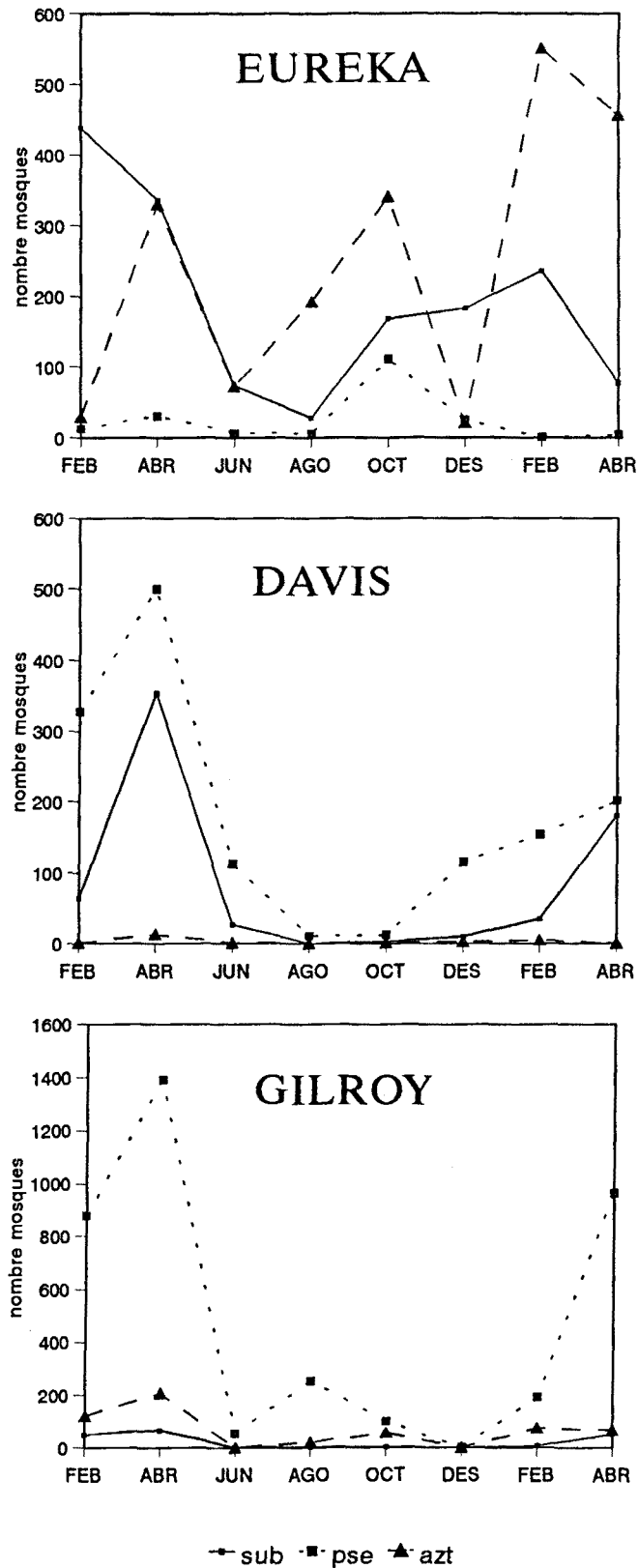


Figura 6.2. Nombre de mascles del grup *obscura* capturats a cada població al llarg de les col·lectes.



veiem com a Davis i Gilroy els pics de les espècies del grup *obscura* és superposen ja que és a la primavera quan presenten un màxim, degut a que en aquesta època hi ha un major nombre d'individus.

2.2.2 Estudi de l'àrea de distribució de *D.subobscura* al sud de Califòrnia

Durant el mes de febrer i per a poder saber si *D.subobscura* havia mantingut la seva àrea de distribució pel sud, es van realitzar col·lectes a Ojai on es va trobar aquesta espècie en una freqüència molt baixa (0.45%) i del mateix ordre a les col·lectes realitzades anteriorment per A. Prevosti i M. Monclús l'any 1984 (0.2%) i per L. Serra i F. Mestres l'any 1985 (0.5%) (Prevosti et al., 1987). Per a saber si l'espècie havia estès la seva distribució més al sud es va mostrejar la zona de l'Orange County al sud de Los Angeles. Les captures es van realitzar a l'Arboretum de la University of California Irvine durant el mes de febrer de 1988 i a l'O'Neil Regional Park (Sta. Ana Mountains) durant el mes de Novembre de 1989, sense trobar-hi cap *D.subobscura*. Les dades d'aquestes col·lectes es troben a la taula 1.4. També es van fer col·lectes menys exhaustives a la zona nord de Los Angeles a St. Monica Mountains durant el febrer i el novembre de 1988 però tampoc es va detectar cap individu de *D.subobscura*.

Taula 1.4 Coleccions realitzades al sud de Califòrnia. Percentatges dels mascles, i total de cada una de les espècies capturades.

	Ojai		Irvine		O'Neil Reg. Park	
	masc	total	masc	total	masc	total
<i>D.buskii</i>	0.78	0.45	14.44	11.14	-----	
<i>D.immigrans</i>	4.69	4.48	22.83	20.71	1.33	2.27
<i>D.melanogaster</i>	----		5.23		----	
		0.45		29.06		80.98
<i>D.simulans</i>	0.78		21.46		84.72	
<i>D.pinicola</i>	35.16	38.57		-----	----	0.70
<i>D.pseudoobscura</i>	8.59		26.27		2.33	
		55.16		29.62		2.62
<i>D.azteca</i>	50.00		----		----	
<i>repleta group</i>	----	0.45	9.77	9.47	11.30	13.26
<i>D.subobscura</i>	----	0.45		-----	-----	
Total	128	223	727	1077	301	573

2.2.3 Proporció de sexes dins les espècies del grup *obscura*

A la Figura 7 està representat al llarg del temps (mesos de captura) la proporció de mascles sobre el total d'individus de *D.subobscura* i el mateix pel grup format per *D.pseudoobscura* i *D.azteca* a Eureka, Davis i Gilroy. Les proporcions entre sexes estan solament correlacionades a la població de Gilroy ($r=0.887$, $p<0.01$) on en incrementar el nombre de mascles a *D.subobscura* també augmenta el nombre de mascles de *D.pseudoobscura* i *D.azteca*. Així també si tenim en compte tots els mesos de cada una de les tres localitats obtenim una correlació significativa entre el nombre de mascles de *D.subobscura* i el nombre de mascles de les altres espècies del grup *obscura* ($r=0.556$, $p<0.01$). No s'ha observat cap relació entre la proporció de sexes i la temperatura, pluja o abundància de les espècies.

Shorrocks (1975) detecta a Anglaterra variacions estacionals en la proporció de sexes de *D.subobscura* a la natura però amb predominància de les femelles; Rocha Pité (1980) a Portugal també captura predominantment femelles. En cultius de *D.subobscura* mantinguts en el laboratori s'ha obtingut que el percentatge de mascles és sempre inferior al 50% (Nogués, 1981), i que la proporció de sexes queda afectada per la variació de la temperatura, quan la temperatura augmenta disminueix la proporció de mascles dels cultius (Nogués, 1988). Les captures realitzades per Belo & Lemos (1978) a Brazil presenten un major nombre de mascles així com predominància dels mascles a les primeres i últimes hores del dia i predomini de les femelles a les hores intermitges. En un estudi realitzat a Israel durant la primavera de dos anys consecutius en quatre regions biogeogràfiques diferents es capturaren més mascles que femelles (Malogolowkin-Cohen et al., 1979). Aquests autors suggereixen una atracció diferencial al menjar entre sexes com a factor de la desviació del valor esperat 1:1. Serra et al. (1987), realitzant captures a Bordils al llarg de tres anys varen trobar desviació en la proporció de sexes capturats amb major nombre de mascles que de femelles, correlacionat significativament amb el nombre d'individus capturats. Aquests autors van observar que les femelles tenen menor capacitat de dispersió i nivells d'activitat inferiors que els dels mascles. En estudis de captura i recaptura amb *D.pseudoobscura* s'ha observat major dispersió dels mascles en relació a les femelles (Taylor & Powell, 1983). Nosaltres també hem observat una major freqüència de mascles que de femelles a les

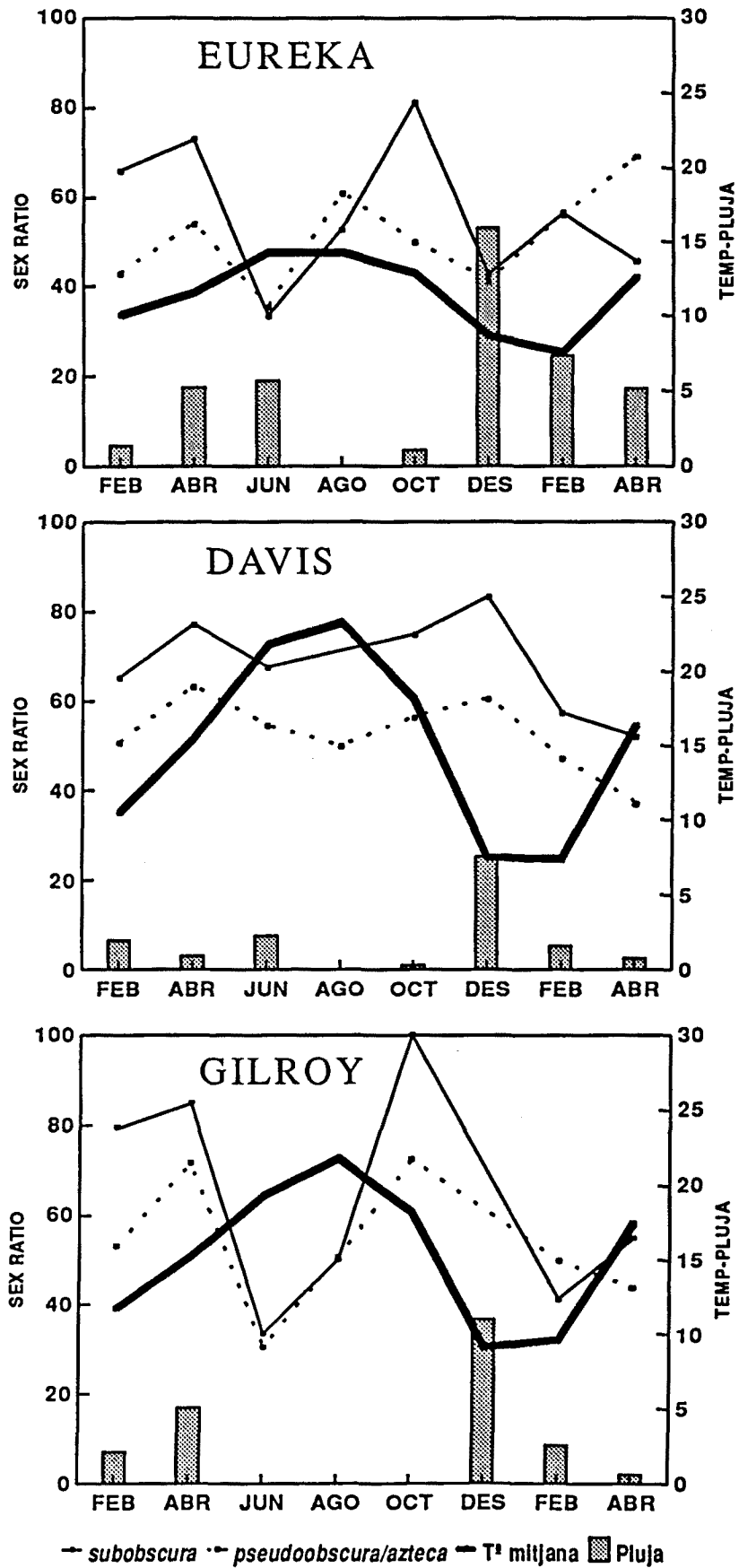


Figura 7. Proporció de sexes a *D.subobscura* i a les altres espècies del grup *obscura* a cada població analitzada durant el període de col·lectes.

captures. En general i per a les tres poblacions la proporció de mascles de *D.subobscura* és superior que la proporció de mascles de les altres espècies del grup *obscura*. Eureka és la localitat on la "sex ratio" està menys distorsionada essent la mitjana del percentatge de mascles de *pseudoobscuralazteca* de 51.1 ± 3.9 i de mascles de *D.subobscura* de 56.3 ± 5.7 , pel que fa a les altres dues localitats mentre que per *pseudoobscuralazteca* no varia (Davis = 52.5 ± 2.9 , Gilroy = 52.9 ± 5.6) la mitjana del percentatge dels mascles a *subobscura* és molt més elevat (Davis = 68.3 ± 4.2 , Gilroy = 63.3 ± 9.4).

Tal i com s'observa a la Figura 7 a les tres localitats hi ha una major proporció de mascles de *D.subobscura* durant els mesos de febrer, abril i octubre de 1988. En un estudi realitzat a Bordils (Catalunya) per Serra et al. (1987) també s'ha observat una major freqüència de mascles que de femelles a les col·lectes dels mesos d'abril i d'octubre. Així doncs sembla que durant aquests mesos els mascles són més actius.

2.2.4 Estudis de diversitat

Tal i com s'ha esmentat a l'apartat de material i mètodes per a estudiar la diversitat d'una població no sols s'ha de tenir en compte el nombre d'espècies sinó que diferents índexs permeten un anàlisi més exhaustiu de la estructura de la comunitat. En aquest estudi s'han utilitzat l'índex de diversitat (H') formulat per Shanon & Weaver (1949), la transformació feta per en Peet (1974) en $\text{Exp}(H')$ que s'interpreta com el nombre efectiu d'espècies, i l'índex d'uniformitat (J') que ens informa del grau d'igualtat en l'abundància de les espècies representades (Pielou 1974).

A la Taula 3.1 hi ha el resultat de l'anàlisi de la diversitat de les tres poblacions estudiades utilitzant únicament els mascles. El fet d'utilitzar només els mascles ens permet d'identificar un nombre major d'espècies ja que en el cas dels parells *melanogaster/simulans* i *pseudoobscuralazteca* les femelles no són fàcilment distingibles morfològicament, i no han estat diferenciades.

Taula 3.1. Anàlisi de la diversitat amb mascles. Riquesa d'espècies (N° sp), Index de diversitat (H'), Nombre efectiu d'espècies (Exp H') i Index d'Uniformitat (J') al llarg de totes les caceres i per cada una de les localitats.

	mesos	Feb-88	Abr-88	Jun-88	Ago-88	Oct-88	Des-88	Feb-89	Abr-89	Total
EUREKA	N° sp	4	4	4	6	8	5	4	4	8
	H'	0,61	1,10	1,18	1,11	1,40	1,15	0,94	0,85	1,26
	Exp H'	1,84	3,00	3,25	3,03	4,06	3,16	2,56	2,34	3,53
	J'	0,44	0,79	0,85	0,62	0,67	0,71	0,68	0,61	0,61
DAVIS	N° sp	9	9	11	5	8	9	8	8	12
	H'	1,04	1,13	1,12	0,99	1,08	1,78	1,17	1,41	1,77
	Exp H'	2,83	3,10	3,06	2,69	2,94	5,93	3,22	4,10	5,87
	J'	0,47	0,51	0,47	0,62	0,52	0,81	0,56	0,68	0,71
GILROY	N° sp	8	9	6	8	9	0	5	7	11
	H'	0,60	0,62	0,90	1,27	1,53	-	0,88	0,60	1,01
	Exp H'	1,82	1,86	2,46	3,56	4,62	-	2,41	1,82	2,75
	J'	0,29	0,28	0,50	0,61	0,70	-	0,55	0,31	0,42

2.2.4.1 EUREKA

Eureka és la població que presenta el nombre d'espècies més baix (Figura 8). Són 4 les espècies més abundants: *D.pseudoobscura*, *D.azteca*, *D.flavopinicola* i *D.subobscura*; i 4 les espècies més rarament representades (*D.immigrans*, *D.melanogaster*, *D.occidentalis* i grup *repleta*) apareixent solament d'agost a desembre.

Al mes de febrer de 1988 hi ha l'índex de diversitat (H') més baix per aquesta població (Figura 9) així com també un baix índex d'uniformitat (Figura 10). Això es degut al pic d'abundància de *D.subobscura*. En canvi al mes de febrer de 1989 i degut a factors ambientals (nevades, temperatures mínimes baixes i temperatures màximes altes) no existeix aquest pic havent-hi un increment de les altres espècies de *Drosophila* i majoritàriament *D.azteca*. Aquest canvi de proporcions va provocar una distribució més equitativa de les espècies i per tant un índex d'uniformitat major (Taula 3.1).

La uniformitat en la distribució dels individus en espècies per cada col·lecta és elevada en aquesta localitat, i en certs mesos major que a les altres dues poblacions (Figura 10). Malgrat això el conjunt total de les col·lectes presenta un menor índex d'uniformitat ja que no totes les espècies capturades presenten un pic d'abundància important i hi ha espècies molt poc representades. És la localitat on el nombre efectiu d'espècies és més proper al nombre observat d'espècies per a cada mes col·lectat; quan és considera però el global de totes les captures en relació als mascles, la diversitat d'aquesta població no és tant alta essent intermitja entre Davis i Gilroy.

En aquesta localitat no s'ha observat cap correlació entre la diversitat, nombre efectiu d'espècies i índex d'uniformitat, i les dades climàtiques mensuals de pluviositat i temperatura mitjana.

	Diversitat	Nº efectiu sp	Uniformitat
PLUJA	0.0984 (0.408)	0.0344 (0.468)	0.3889 (0.170)
Tª MITJANA	0.1850 (0.330)	0.1543 (0.358)	0.4049 (0.160)

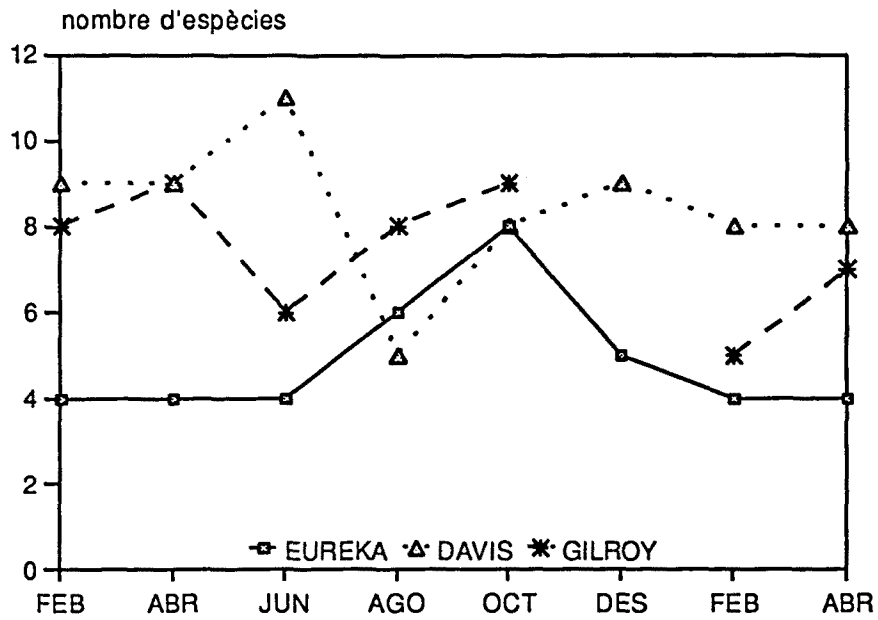


Figura 8. Nombre d'espècies a les tres poblacions estudiades i per a cada mes col·lectat, tenint en compte únicament els mascles.

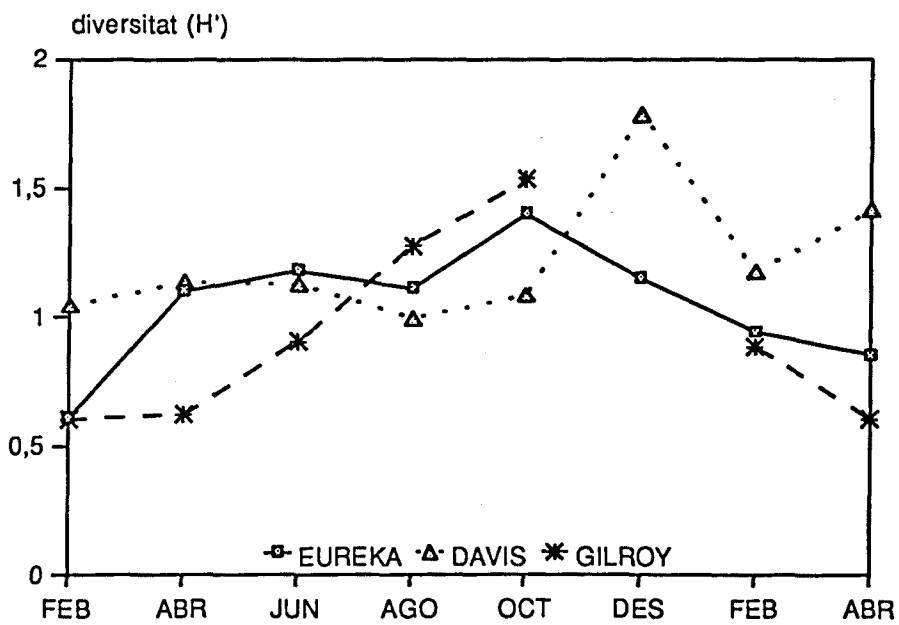


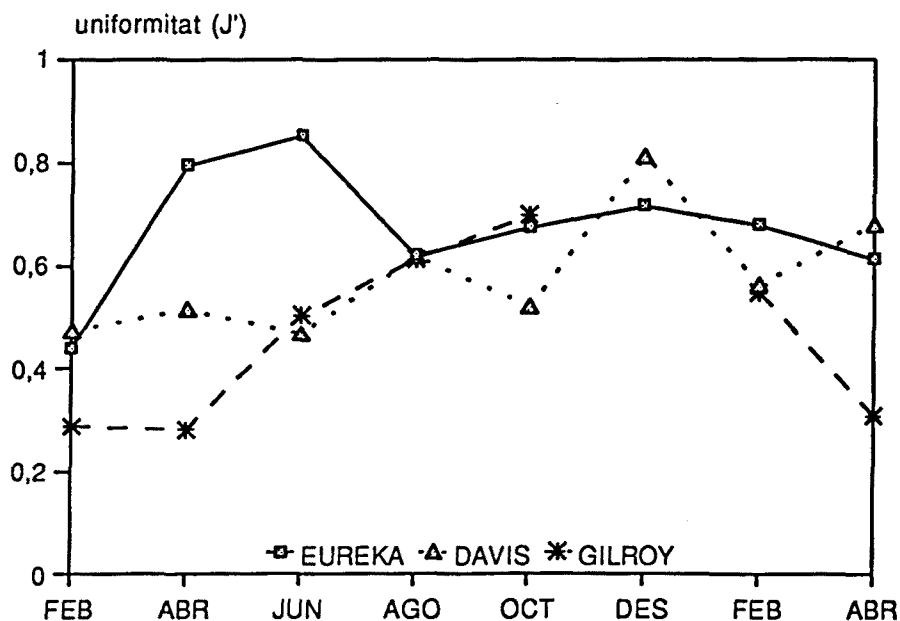
Figura 9. Índex de diversitat de Shannon (H') per a cada mes de captura a les tres localitats analitzades.

2.2.4.2 DAVIS

Davis presenta un nombre més elevat d'espècies que Eureka (Taula 3.1, Fig 8), així com major diversitat, però els índexs d'uniformitat mensuals són menors (Fig 10) degut a la distribució poc equitativa de les espècies. Quan es considera el total de mascles capturats a Davis, la diversitat és la més gran de les tres poblacions; això és degut a que els pics d'abundància de les espècies van alternant en el temps i set de les dotze espècies presenten en algun moment un pic superior al 8%.

Solament set espècies són abundants en aquesta població quan es consideren únicament els mascles (*D.immigrans*, *D.melanogaster*, *D.simulans*, *D.pinicola*, grup *repleta*, *D.pseudoobscura* i *D.subobscura*). Les altres espècies restants (*D.buskii*, *D.occidentalis*, *D.subfunnebris*, *D.virilis* i *D.azteca*) són rares i es troben esporàdicament a excepció de *D.azteca* que s'ha capturat en sis dels vuit mesos però en freqüències molt baixes.

Figura 10. Índex d'uniformitat de Pielou (J') per a cada mes de captura a les tres localitats analitzades.



La captura del mes de juny presenta el nombre d'espècies més elevat; malgrat això la diversitat d'aquesta col·lecta així com la seva uniformitat són tan baixes com altres captures, en aquest cas degut a la presència de bastants espècies rares.

A Davis hem trobat correlació significativa del factor pluja amb els tres estadístics de diversitat de manera que quan augmenta la pluviositat també incrementa la diversitat en aquesta població. Quan analitzem la correlació entre la temperatura mitjana mensual i la diversitat obtenim una correlació positiva no significativa.

	Diversitat	Nº efectiu sp	Uniformitat
PLUJA	0.8351 (0.005)	0.8698 (0.002)	0.6309 (0.047)
Tª MITJANA	0.1850 (0.330)	0.1543 (0.358)	0.4049 (0.160)

entre parèntesis hi ha el nivell de significació.

2.2.4.3 GILROY

Gilroy és la població que presenta la uniformitat més baixa (Figura 10), així com poca diversitat (Figura 9), tant si s'analitza mensualment com globalment. A cinc de les set col·lectes els mascles de *D.pseudoobscura* representen més del 50% dels mascles capturats. L'índex d'uniformitat s'incrementa a l'agost i a l'octubre majoritàriament degut a la presència de *D.melanogaster* i *D.simulans* (Taula 3.1).

No existeix cap correlació significativa entre els factors climàtics i els diferents estadístics que mesuren la diversitat. La correlació entre la pluviositat i els tres estadístics encara que no significativa és negativa indicant que quan més plou menys diversa és la mostra en contraposició a Davis.

	Diversitat	Nº efectiu sp	Uniformitat
PLUJA	-0.5863 (0.083)	-0.5655 (0.093)	-0.5964 (0.079)
Tª MITJANA	0.4987 (0.127)	0.4874 (0.134)	0.3686 (0.208)

Comparació de les mesures de diversitat

En primer lloc s'han calculat els intervals de confiança dels índexs de diversitat (Taula 3.2) i d'uniformitat (Taula 3.3) per a cada una de les tres localitats estudiades, tal i com s'ha esmentat en l'apartat de material i mètodes. A un nivell de significació del 95% es poden establir les relacions entre les diversitats (Figura 11.1) i uniformitats (Figura 11.2) de cada mes dins de cada localitat, així quan dos intervals no s'encavalquen podem dir que les diversitats de les localitats corresponents són estadísticament diferents.

El mes d'octubre tant a Eureka com a Gilroy és el que presenta una major diversitat, mentre que pel contrari a Davis és dels que presenta una menor diversitat; un efecte semblant encara que menor el detectem en el mes d'agost. A Davis per la seva ubicació geogràfica, aprop de vinyes, s'observa en el mes d'octubre una explosió d'individus del grup *melanogaster*, la qual cosa fa disminuir la diversitat. En el cas de Gilroy, hi ha també una explosió de les espècies del grup *melanogaster* fent que *D.pseudoobscura*, espècie molt abundantment representada al llarg de tot l'any, perdi la seva dominància i per tant que hi hagi una distribució més uniforme de totes les espècies, incrementant-se doncs la diversitat. A Eureka, població que generalment presenta un baix nombre d'espècies, la diversitat també augmenta degut als pics d'activitat de *D.immigrans* i *D.pseudoobscura*. Els intervals de confiança de l'índex d'uniformitat no sembla que presentin cap patró semblant en relació a les tres poblacions.

Una alternativa als intervals de confiança per a comprovar que la diversitat d'una mostra és significativament diferent de la d'una altra consisteix en utilitzar el contrast

Taula 3.2. Intèrvals de confiança dels índexs de diversitat (H') de cada una de les col·lectes i del total de mascles capturats durant el període d'estudi.

	EUREKA	DAVIS	GILROY
Febr-88	(0.533, 0.691)	(0.934, 1.144)	(0.537, 0.656)
Abri-88	(1.060, 1.144)	(1.064, 1.193)	(0.568, 0.666)
Juny-88	(1.123, 1.231)	(1.019, 1.227)	(0.768, 1.027)
Agos-88	(1.030, 1.183)	(0.913, 1.069)	(1.196, 1.349)
Octu-88	(1.335, 1.459)	(1.045, 1.113)	(1.456, 1.601)
Dese-88	(1.049, 1.244)	(1.709, 1.845)	-----
Febr-89	(0.897, 0.973)	(1.024, 1.310)	(0.777, 0.976)
Abri-89	(0.786, 0.904)	(1.345, 1.475)	(0.529, 0.663)
Total	(1.240, 1.283)	(1.750, 1.787)	(0.976, 1.043)

DIVERSITAT

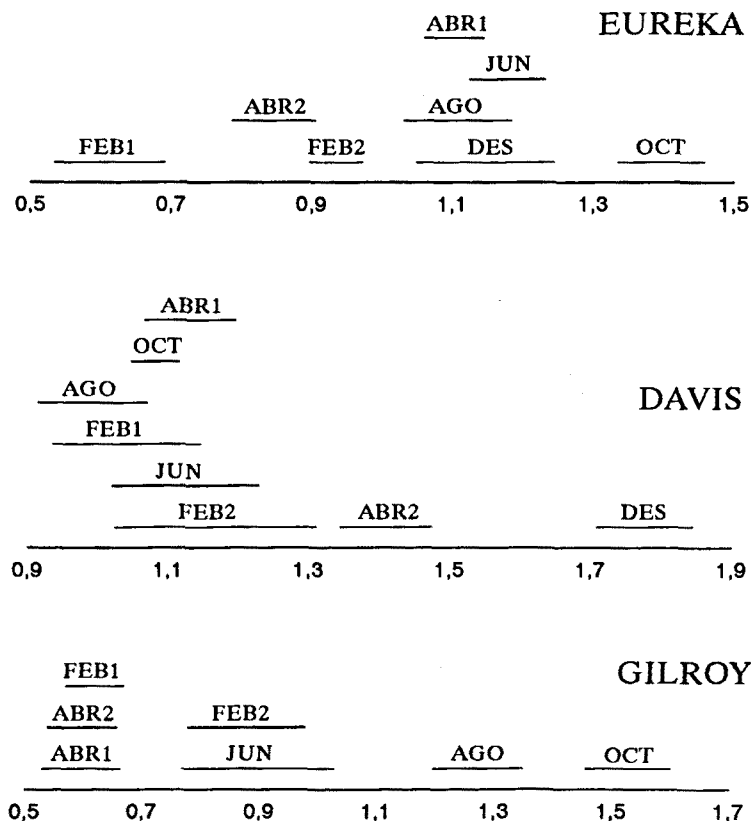


Figura 11.1. Representació de les relacions entre els intervals de diversitat de cada mes per a cada localitat.

Taula 3.3. Intèrvals de confiança dels índexs d'uniformitat (J') de cada una de les col·lectes i del total de mascles capturats durant el període d'estudi.

	EUREKA	DAVIS	GILROY
Febr-88	(0.376, 0.498)	(0.425, 0.521)	(0.258, 0.315)
Abri-88	(0.765, 0.825)	(0.484, 0.543)	(0.259, 0.303)
Juny-88	(0.810, 0.888)	(0.425, 0.512)	(0.429, 0.573)
Agos-88	(0.575, 0.660)	(0.567, 0.664)	(0.575, 0.649)
Octu-88	(0.642, 0.701)	(0.503, 0.535)	(0.663, 0.729)
Dese-88	(0.652, 0.773)	(0.780, 0.840)	-----
Febr-89	(0.647, 0.702)	(0.492, 0.630)	(0.483, 0.606)
Abri-89	(0.567, 0.652)	(0.647, 0.709)	(0.272, 0.341)
Total	(0.596, 0.617)	(0.704, 0.719)	(0.407, 0.435)

UNIFORMITAT

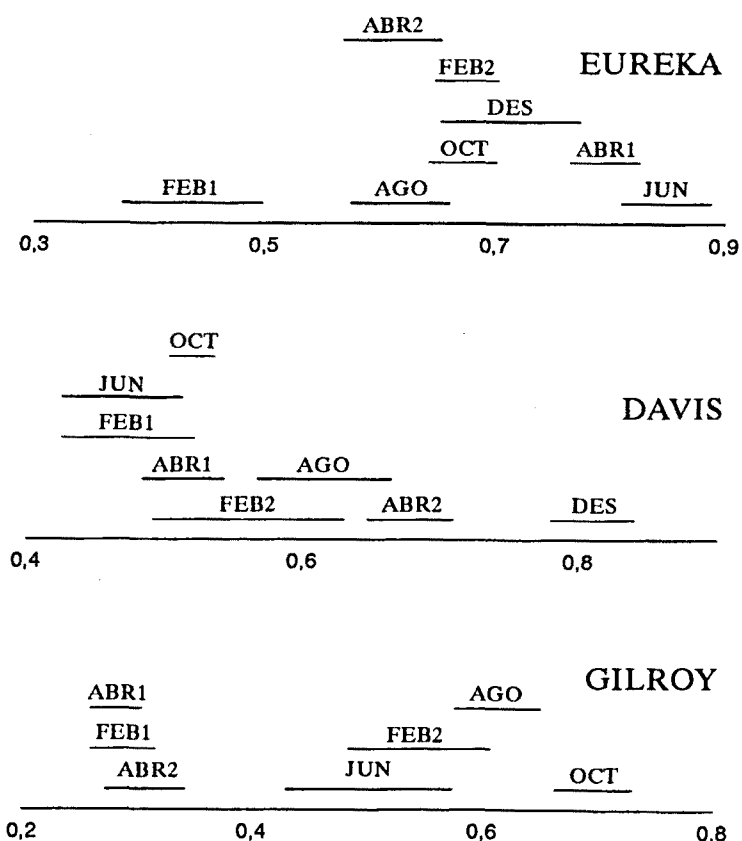


Figura 11.2. Representació de les relacions entre intervals de diversitat i uniformitat de cada mes per a cada localitat.

Taula 3.4. Comparació de la diversitat (H') i de la uniformitat (J') de les tres poblacions, 2 a 2, en relació a cada col·lecta i al total de les captures segons l'estadístic proposat per Pardo et al. (1992). L'estadístic segueix una normal tipificada.

Pobl 1 Pobl 2	Diversitat			Uniformitat		
	Eureka Davis	Eureka Gilroy	Davis Gilroy	Eureka Davis	Eureka Gilroy	Davis Gilroy
Febr-88	-6.29*	0.18	7.19*	-0.90	4.38*	6.55*
Abri-88	-0.68	14.72*	12.40*	13.10*	26.78*	12.40*
Juny-88	0.90	3.90*	2.65*	12.76*	8.30*	-0.76
Agos-88	2.95*	-3.01*	-7.23*	0.08	0.19	0.19
Octu-88	8.87*	-2.72*	-11.10*	8.87*	-1.06	-9.46*
Dese-88	1.61	---	---	-2.78*	---	---
Febr-89	-3.06*	1.09	3.27*	3.00*	3.78*	0.35
Abri-89	-12.60*	5.46*	17.17*	-2.54*	10.82*	15.74*
Total	-34.90*	12.36*	38.57*	-16.10*	20.87*	35.72*

* = $p < 0.05$

Taula 3.5. Comparacions mitjançant la diversitat i la uniformitat entre les tres poblacions per a cada mes col·lectat i pel total. E=Eureka, D=Davis i G=Gilroy.

	Diversitat	Uniformitat
Febr-88	D > (E = G)	(E = D) > G
Abri-88	D > E > G	E > D > G
Juny-88	(E = D) > G	E > (D = G)
Agos-88	G > E > G	E = D = G
Octu-88	G > E > D	(E = G) > D
Dese-88	D > E	D > E
Febr-89	D > (E = G)	E > (D = G)
Abri-89	D > E > G	D > E > G
Total	D > E > G	D > E > G

d'hipòtesis suggerit per Pardo et al. (1992) i explicat en l'apartat de material i mètodes. A la Taula 3.4 hi ha el resultat de les comparacions entre les tres poblacions, 2 a 2, en relació a aquests índexs i per a cada mes col·lectat així com pel total d'individus capturats en cada població. Hem fet un resum tenint en compte que les diferències entre les poblacions siguin o no significatives, d'aquesta manera a la Taula 3.5 un = indica

que les diferències entre les diversitats o les uniformitats de les poblacions no són significatives mentre que un $>$ indica que la diversitat o uniformitat de la primera localitat és significativament major que la de la segona localitat. En relació a la diversitat veiem com respecte als mesos de captura, en 5 de 8 casos la diversitat de Davis és significativament superior a la de les altres dues poblacions, per tant podem dir que la localitat de Davis és la més diversa. En relació als índexs d'uniformitat observem en 4 casos que la uniformitat d'Eureka és major que la de Davis mentre que en 2 casos ho és la de Davis, no trobant-se diferències en els altres mesos; això ens podria fer pensar que realment Eureka presenta les espècies distribuïdes d'una manera més uniforme malgrat que en considerar el total Davis és significativament més uniforme que Eureka degut, tal i com hem esmentat abans, a que els pics d'abundància de les espècies van alternant en el temps i la majoria de les espècies en algun moment representen un percentatge important de la col·lecta.

2.2.5 Contribució de les variables ambientals a la diversitat

Són molts els components que modulen el nínxol dels drosòflids i per tant és molt interessant d'estudiar la importància de les variables ambientals, tals com les estacions, els anys o les poblacions en la diversitat de les comunitats. Tal i com s'ha explicat a l'apartat de material i mètodes com a mesura d'importància de les variables s'ha usat DIV_{diff} (Lumme et al., 1979) el qual s'expressa com a percentatge de la diversitat total (Taula 4).

Els resultats obtinguts utilitzant mascles o nombre total d'individus no presenten diferències significatives ($X^2=21.349$, $p<0.05$). La importància del component població representa el 26.4% (mascles) o 23.8% (total) de la diversitat total. En comparar les poblacions 2 a 2 veiem que les poblacions més diferents són també les que estan més llunyanes. Quan comparem les localitats de Davis i Gilroy la contribució del factor població és menor degut a la major semblança d'ambdues localitats.

Per a poder analitzar l'estacionalitat, és a dir les diferències entre mesos, hem agafat com a representació dels mesos de febrer i abril la mitjana ponderada dels dos anys. En els mascles les diferències entre mesos signifiquen el 46% i el 50.4% de la

Taula 4. Contribució de les variables ambientals a la diversitat.

	MASCLES		TOTAL	
	DIV _{diff}	%	DIV _{diff}	%
ENTRE POBLACIONS	0.48	26.4	0.35	23.8
EUREKA-DAVIS	0.45	22.7	0.33	19.8
EUREKA-GILROY	0.41	26.6	0.24	20.7
DAVIS-GILROY	0.19	12.1	0.17	13.5
ENTRE MESOS				
EUREKA	0.52	39.4	0.43	35.8
DAVIS	0.80	46.0	0.67	48.2
GILROY	0.57	50.4	0.47	60.3
ENTRE ANYS				
EUREKA				
FEBRER	0.20	19.6	0.15	14.2
ABRIL	0.07	6.6	0.02	1.9
T88-T89	0.10	9.4	0.05	4.7
DAVIS				
FEBRER	0.04	3.6	0.05	4.7
ABRIL	0.08	6.1	0.07	5.5
T88-T89	0.05	3.8	0.06	4.7
GILROY				
FEBRER	0.03	4.4	0.02	6.9
ABRIL	0.02	3.2	0.01	3.0
T88-T89	0.01	1.5	0.01	3.1

Diferències entre dues mostres mesurades per DIV_{diff}
(Lumme et al, 1979) $DIV_{diff} = H'_{total} - (\sum N_j H'_j / N_j)$

diversitat total a Davis i Gilroy respectivament, mentre que únicament el 39.4% a Eureka. Tal i com s'ha dit abans el clima d'aquesta localitat és molt més estable al llarg de l'any. Així obtenim que l'estacionalitat representa el factor més important de la diversitat en el present treball, tant quan es treballa amb mascles sols com quan s'utilitzen mascles i femelles. La importància del mes de col·lecta en la composició de

les comunitats es pot veure en pràcticament totes les espècies que presenten freqüències baixes o nul·les durant tot l'any i després en un mes determinat estan abundantment representades. Per exemple *D.melanogaster* a Davis no supera el 5% dels mascles (es consideren mascles per a poder distingir-la de *D.simulans*) durant tot l'any a excepció del mes d'octubre en què representa el 54.4% de la col·lecta. Quan mesurem l'estacionalitat de fet estem analitzant un conjunt de factors abiòtics com són la temperatura, el període de llum, la humitat i la disponibilitat de menjar entre altres (David et al., 1983).

Pel que fa a les diferències entre anys, s'han analitzat els dos mesos (febrer i abril) conjuntament i per separat. Així veiem que el component any explica un percentatge molt baix de la diversitat total, a excepció del mes de febrer a Eureka on les diferències entre anys expliquen el 19.6% (mascles) i 14.2% (total) de la diversitat total. Com s'ha dit anteriorment durant els primers dies del mes de febrer de 1989 el lloc de captura es va cobrir de neu essent la temperatura mínima menor que al febrer de 1988 mentre que la temperatura màxima mensual va ser semblant per ambdós anys.

2.2.6 Amplitud del nínxol

Per a poder estimar l'amplitud de nínxol estacional per a cada espècie s'ha usat l'índex B_i proposat per Levins (1968). Aquest índex mesura principalment el grau d'especialització d'una espècie al llarg del temps, és a dir estacionalment. Podem diferenciar entre espècies generalistes, adaptades a una gamma àmplia de condicions ecològiques, i especialistes, adaptades a un gamma reduïda de condicions, així com l'amplitud dels nínxols de les espècies autòctones i de l'espècie colonitzadora.

Degut a que l'índex B_i està molt influenciat pel nombre d'individus de cada espècie sembla millor excloure aquelles espècies rares ja que el càlcul d'aquest índex sembla reaccionar molt sensiblement als zeros (Bächli, 1979). A la Taula 5 es dona l'amplitud de nínxol per a cada una de les espècies i cada una de les localitats estudiades. No s'ha omès cap espècie encara que s'ha marcat amb un asterisc aquelles representades per menys de 100 mascles. En el present estudi hem utilitzat únicament

Taula 5. Mesura de l'amplitud del nínxol estacional per a les espècies trobades a les tres poblacions estudiades (Eureka, Davis i Gilroy). S'ha utilitzat la mesura proposada per Levins (1968) $B_i = 1 / (n \sum (p_{ij})^2)$.

Espècie	Eureka	Davis	Gilroy
<i>D. buskii</i>		0.3841 *	0.3673 *
<i>D. immigrans</i>	0.1806 *	0.5752	0.3788 *
<i>D. melanogaster</i>	0.1250 *	0.1536	0.3344
<i>D. simulans</i>		0.2845	0.3085
<i>D. flavopinicola</i>	0.8048		
<i>D. pinicola</i>		0.5325 *	0.4242 *
<i>D. occidentalis</i>	0.2353 *	0.3246 *	0.1429 *
grup repleta	0.1250 *	0.5208	0.3220
<i>D. subfunebri</i>		0.1250 *	0.2571 *
<i>D. virilis</i>			0.1250 *
<i>D. azteca</i>	0.6359	0.3495	0.6006
<i>D. pseudoobscura</i>	0.3456	0.5738 *	0.5604
<i>D. subobscura</i>	0.6825	0.3455	0.4697

* Espècies amb menys de 100 mascles capturats. Les femelles no s'han tingut en compte per a poder discriminar entre més espècies, principalment les del grup *obscura*.

els mascles per a poder distingir un nombre major d'espècies, especialment les del grup *obscura*.

En un estudi realitzat a Puerto Rico, Levins (1968) va observar que les espècies de *Drosophila* més abundants eren també les que tenien un nínxol més ampli. Així mateix en el present treball en correlacionar les abundàncies de les espècies amb la seva amplitud de nínxol, per a cada una de les poblacions hem observat correlacions significatives a Eureka ($r=0.804$, $p<0.01$) i a Gilroy ($r=0.538$, $p<0.05$) essent les espècies més abundants les de nínxol més ampli. Però això no és sempre cert ja que els organismes especialistes poden tenir densitats localitzades grans i llavors malgrat ser abundants quan es considera el total de la població presenten nínxols petits. A Davis la correlació no és significativa ($r=0.265$, $p=0.2$), precisament degut a que en aquesta localitat hi ha espècies com *D. melanogaster* que malgrat ser la segona en abundància

presenta un nínxol estacional petit, i *D.immigrans* que a pesar de ser poc abundant té un nínxol ampli ja que està equitativament distribuïda al llarg de l'any.

Els nínxols de les espècies del grup *obscura* són dels més amplis a les tres poblacions en relació a les altres espècies capturades. A Eureka però *D.pseudoobscura* presenta una situació intermitja degut a un pic d'abundància molt marcat corresponent al mes d'octubre, i a la seva poca representació la resta de l'any. A Davis són els nínxols de *D.subobscura* i *D.azteca* els que presenten una situació intermitja probablement degut a que les variacions climàtiques són més fortes en aquesta localitat limitant l'amplitud de nínxol d'aquestes dues espècies.

2.2.7 Encavalcament dels nínxols

Distància geomètrica

L'encavalcament del nínxol mesura el grau de competència o de similitud ecològica entre espècies. En general qualsevol mètode que analitzi la configuració espacial de dues o més espècies investigarà aquest aspecte del nínxol. Una mesura de l'encavalcament del nínxol, tal i com s'ha esmentat en el material i mètodes és la distància geomètrica. Quan més petita sigui la distància entre dues espècies major serà la probabilitat que s'encavalquin ecològicament. El valor serà màxim quan les dues espècies siguin especialistes i ocupin ambients diferents. La distància serà 0 quan les dues espècies tinguin la mateixa distribució proporcional entre les mostres, mentre que serà 1 quan les dues espècies mai es trobin en la mateixa mostra.

Shorrocks (1977) estableix com a criteri de raresa aquelles espècies que presenten una abundància de menys d'un individu per col·lecta, en el nostre cas serien aquelles espècies que tenen menys de 8 individus. Com aquest valor és molt baix hem calculat el solapament dels nínxols d'aquelles espècies d'abundància superior a 70, a excepció de *D.azteca* a Davis que està inclosa degut a ser del grup *obscura* malgrat estar representada únicament per 24 individus.

Taula 6.1. Valors de la *d*, distància geomètrica entre les espècies més abundants a Eureka segons els mesos de captura.

Espècie	<i>imm</i>	<i>fla</i>	<i>azt</i>	<i>pse</i>
<i>D.immigrans</i>	0			
<i>D.flavopinicola</i>	0.614	0		
<i>D.azteca</i>	0.548	0.196	0	
<i>D.pseudoobscura</i>	0.220	0.436	0.380	0
<i>D.subobscura</i>	0.574	0.262	0.269	0.373

Taula 6.2. Valors de la *d*, distància geomètrica entre les espècies més abundants a Davis segons els mesos de captura.

Espècie	<i>imm</i>	<i>mel</i>	<i>sim</i>	<i>pin</i>	<i>rep</i>	<i>azt</i>	<i>pse</i>
<i>D.immigrans</i>	0						
<i>D.melanogaster</i>	0.705	0					
<i>D.simulans</i>	0.538	0.290	0				
<i>D.pinicola</i>	0.227	0.690	0.528	0			
grup repleta	0.415	0.439	0.268	0.420	0		
<i>D.azteca</i>	0.296	0.733	0.592	0.315	0.506	0	
<i>D.pseudoobscura</i>	0.147	0.703	0.553	0.280	0.418	0.231	0
<i>D.subobscura</i>	0.284	0.756	0.620	0.399	0.496	0.238	0.192

Taula 6.3. Valors de la *d*, distància geomètrica entre les espècies més abundants a Gilroy segons els mesos de captura.

Espècie	<i>mel</i>	<i>sim</i>	<i>rep</i>	<i>azt</i>	<i>pse</i>
<i>D.melanogaster</i>	0				
<i>D.simulans</i>	0.170	0			
grup repleta	0.566	0.529	0		
<i>D.azteca</i>	0.488	0.524	0.555	0	
<i>D.pseudoobscura</i>	0.519	0.555	0.550	0.124	0
<i>D.subobscura</i>	0.559	0.606	0.595	0.161	0.063

A les Taules 6.1 (Eureka), 6.2 (Davis) i 6.3 (Gilroy) hi ha el resultat de la distància geomètrica per a tots els possibles parells d'espècies més abundants a les tres poblacions estudiades, en relació als vuit mesos col·lectats. Davis és la localitat on les distàncies entre espècies són més grans, sobretot entre el *melanogaster* i les altres espècies del grup *obscura*; mentre que pel que fa a Eureka i Gilroy les distàncies són molt semblants. Les matrius de distàncies obtingudes han estat sotmeses a un anàlisi de clusters pel mètode del UPGMA (SPSS, CLUSTER). A la Taula 7 hi ha la distància a la que els diferents grups s'uneixen per a cada una de les tres poblacions estudiades, mentre que la Figura 12 conté els dendogrames de les espècies en cada població. El programa CLUSTER del SPSS ajusta les distàncies obtingudes a l'interval de 0 a 25, de manera que la distància més gran correspon al valor 25 i totes les altres distàncies estan ajustades consegüentment.

Taula 7. Distància entre les espècies segons les mesures de solapament de nínxol (UPGMA)

EUREKA

Stage	Cluster 1	Cluster 2	Coefficient
1	FLA	AZT	.196000
2	IMM	PSE	.220000
3	FLA	SUB	.265500
4	IMM	FLA	.487500

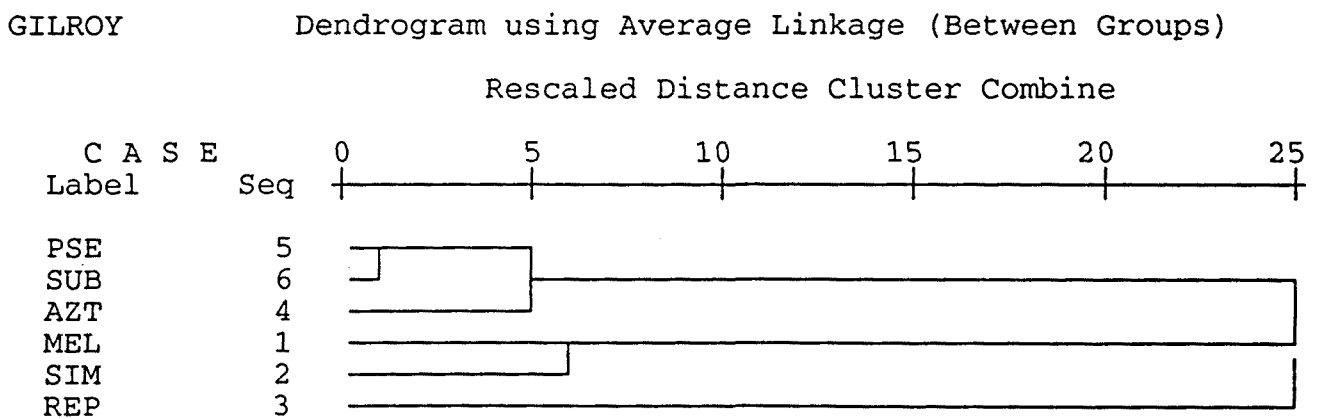
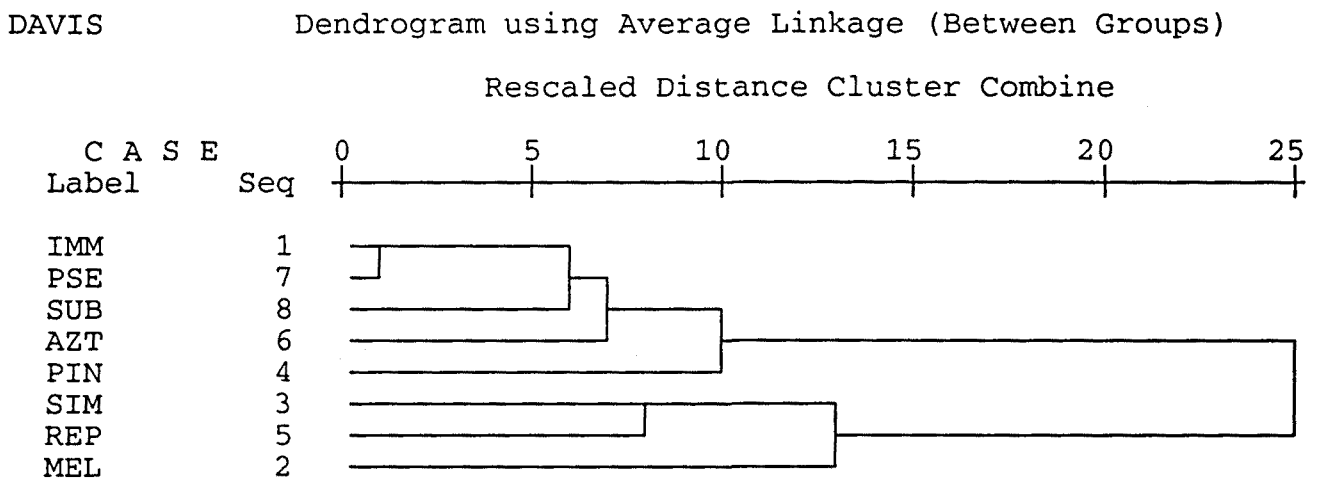
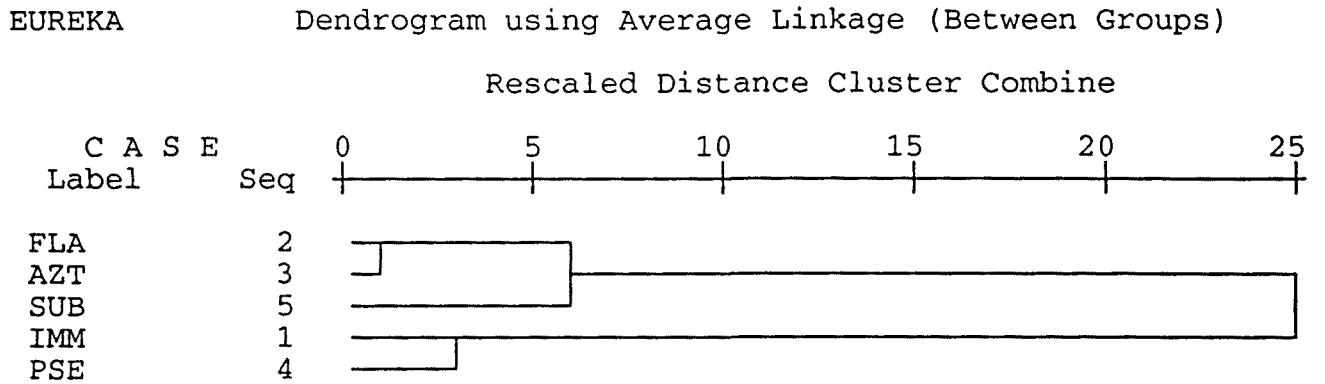
DAVIS

Stage	Cluster 1	Cluster 2	Coefficient
1	IMM	PSE	.147000
2	IMM	SUB	.238000
3	IMM	AZT	.255000
4	SIM	REP	.268000
5	IMM	PIN	.305250
6	MEL	SIM	.364500
7	IMM	MEL	.578200

GILROY

Stage	Cluster 1	Cluster 2	Coefficient
1	PSE	SUB	.063000
2	AZT	PSE	.142500
3	MEL	SIM	.170000
4	MEL	AZT	.541833
5	MEL	REP	.559000

Figura 11. Agrupació de les espècies més abundants en cada població segons el solapament de nínxol.



Els valors de les distàncies que presenten les espècies del grup *obscura* entre sí són baixos, indicant que la distància ecològica entre aquestes espècies és petita i per tant són semblants. Aquesta similitud és menor a Eureka on les diferències són bastant marcades. Per això mentre a Davis i Gilroy en els dendrograms corresponents aquestes

espècies estan agrupades i diferenciades del grup format per *simulans* / *melanogaster* / *repleta*, a Eureka on aquestes espècies no estan presents i les variacions climatològiques anuals són més petites, les semblances entre les espècies del grup *obscura* estan menys marcades tal i com s'observa en el dendograma corresponent en la Figura 12.

Coefficient de Gause

L'altra mesura emprada en aquest treball per analitzar l'encavalcament de nínxol ha estat la formulada per Gause a partir de les equacions de Volterra. Segons els coeficients de Gause, α_{ij} és el quocient entre la probabilitat que un individu de l'espècie *i* coincideixi amb un individu de l'espècie *j*, i la probabilitat que trobi un individu de la seva pròpia espècie, mentre que α_{ji} és la probabilitat d'un individu de l'espècie *j* de trobar-se amb un individu de l'espècie *i* en relació a la probabilitat de trobar-se amb un individu de l'espècie *j*. Les espècies que tenen un nínxol ampli o generalistes presenten una probabilitat més petita que els seus membres es trobin i per tant una probabilitat més gran d'encavalcament amb els membres d'una altra espècie que per les espècies de nínxol petit o especialistes. La distància serà 1 quan les dues espècies tinguin la mateixa distribució entre les mostres, mentre que serà 0 quan les dues espècies mai no es trobin en la mateixa mostra. L'encavalcament de nínxol pot ser més gran que 1 fins i tot sense que hi hagi cap mecanisme especial (Levins, 1968).

El resultat de l'anàlisi està a les Taules 8.1 (Eureka), 8.2 (Davis) i 8.3 (Gilroy). S'ha utilitzat el mateix criteri de raresa d'espècies que en el cas anterior. És important de ressaltar que els resultats de la matriu triangular inferior no són els mateixos que per la superior ja que depèn de l'amplitud del nínxol de l'espècie analitzada. El grau d'encavalcament que presenten les espècies del grup *obscura* a les tres poblacions estudiades és elevat, indicant que els requeriments ecològics són semblants. Les espècies amb les que *D.subobscura* està més encavalcada són en tots els casos *D.pseudoobscura* i *D.azteca*, però mentre a Eureka i Gilroy presenta un major encavalcament amb *D.pseudoobscura*, a Davis l'encavalcament és major amb *D.azteca*; en créixer la probabilitat d'interactuar també s'incrementarà la competència entre les espècies. Quan comparem, en la població d'Eureka, l'encavalcament de *D.pseudoobscura* en relació a

Taula 8.1. Mesures de solapament de nínxol entre dues espècies segons la seva distribució estacional a Eureka. S'ha usat el coeficient de Gause $\alpha_{ij} = \sum p_{ih}p_{jh}(B_i)$ i α_{ji} , on l'equació anterior està multiplicada per B_j (Levins 1968)

Espècie	<i>imm</i>	<i>fla</i>	<i>azt</i>	<i>pse</i>	<i>sub</i>
<i>D. immigrans</i>	1	0.068	0.208	0.691	0.156
<i>D. flavopinicola</i>	0.305	1	0.885	0.439	0.648
<i>D. azteca</i>	0.733	0.699	1	0.684	0.598
<i>D. pseudoobscura</i>	1.323	0.188	0.372	1	0.368
<i>D. subobscura</i>	0.590	0.550	0.642	0.726	1

B_i correspon a l'amplitud de nínxol de la espècie en la columna de l'esquerra

Taula 8.2. Mesures de solapament de nínxol entre dues espècies segons la seva distribució estacional a Davis.

Espècie	<i>imm</i>	<i>mel</i>	<i>sim</i>	<i>pin</i>	<i>rep</i>	<i>azt</i>	<i>pse</i>	<i>sub</i>
<i>D. immigrans</i>	1	0.083	0.178	0.804	0.261	0.921	0.903	0.962
<i>D. melanogaster</i>	0.022	1	0.667	0.058	0.411	0.059	0.026	0.020
<i>D. simulans</i>	0.088	1.235	1	0.134	0.610	0.108	0.052	0.036
<i>D. pinicola</i>	0.744	0.203	0.250	1	0.259	0.838	0.630	0.594
<i>repleta group</i>	0.236	1.394	1.116	0.253	1	0.178	0.225	0.226
<i>D. azteca</i>	0.559	0.134	0.132	0.550	0.120	1	0.655	0.848
<i>D. pseudoobscura</i>	0.901	0.097	0.105	0.679	0.248	1.076	1	1.160
<i>D. subobscura</i>	0.578	0.046	0.430	0.385	0.150	0.839	0.698	1

Taula 8.3. Mesures de solapament de nínxol entre dues espècies segons la seva distribució estacional a Gilroy.

Espècie	<i>mel</i>	<i>sim</i>	<i>rep</i>	<i>azt</i>	<i>pse</i>	<i>sub</i>
<i>D. melanogaster</i>	1	0.974	0.270	0.221	0.168	0.123
<i>D. simulans</i>	0.899	1	0.374	0.164	0.111	0.036
<i>repleta group</i>	0.260	0.391	1	0.074	0.104	0.046
<i>D. azteca</i>	0.397	0.319	0.137	1	0.970	1.031
<i>D. pseudoobscura</i>	0.282	0.202	0.181	0.905	1	1.080
<i>D. subobscura</i>	0.172	0.054	0.067	0.806	0.905	1

les altres dues espècies obtenim que l'encavalcament és menor. La variació en el grau d'encavalcament segons l'espècie comparada es pot observar en múltiples casos; a Eureka la probabilitat que un individu de *D.pseudoobscura* trobi un individu de *D.azteca* és gairebé la meitat de la que un individu de *D.azteca* se'n trobi un de *D.pseudoobscura*, ja que el nínxol de *D.azteca* és més gran que el nínxol de *D.pseudoobscura*. La mateixa situació es troba en comparar *D.subobscura* i *D.pseudoobscura*. A Davis observem com la competència intraespecífica per *D.azteca* i *D.subobscura* és superior que la competència interespecífica d'aquestes espècies i *D.pseudoobscura* ja que la probabilitat de trobar un individu de la mateixa espècie és superior a trobar-se amb un individu de l'altra espècie; mentre que la competència intraespecífica per a *D.pseudoobscura* és inferior que la competència interespecífica entre aquesta espècie i les altres dues del grup *obscura*.

Els resultats obtinguts amb aquest estadístic són comparables a la distància geomètrica modificada utilitzada anteriorment però introdueix un nou element relacionat amb la competència inter i intraespecífica.

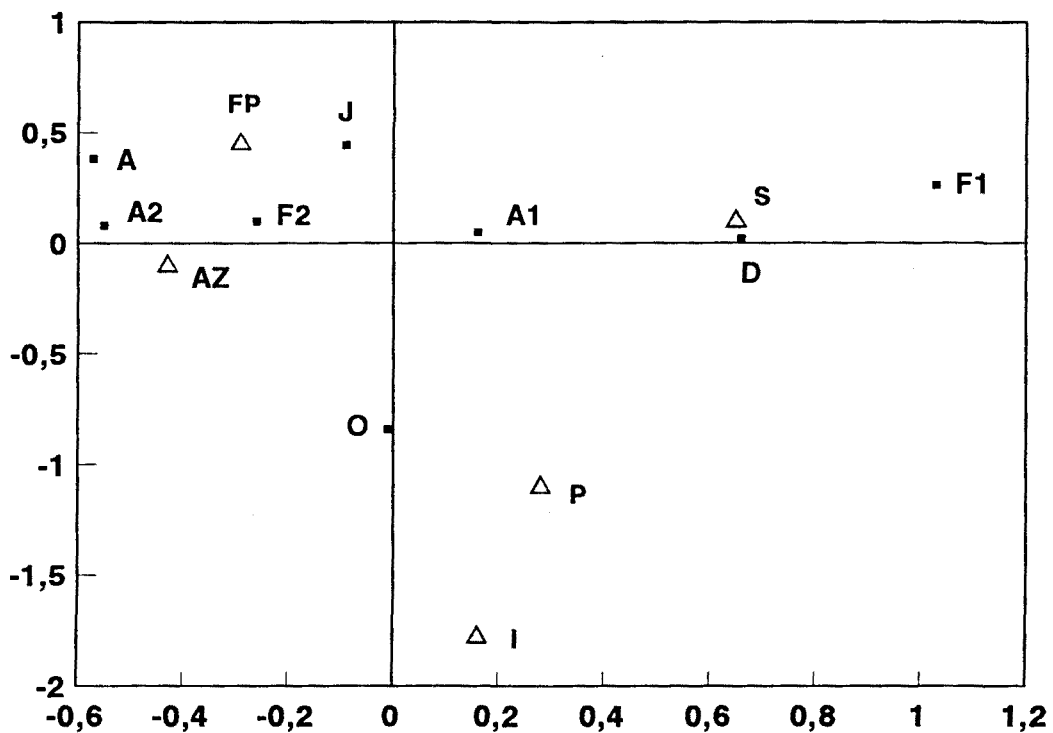
2.2.8 Estudi de les relacions entre les poblacions, mesos i espècies utilitzant l'anàlisi factorial de correspondències

L'associació de les espècies i els mesos de col·lecta per cada una de les localitats s'ha analitzat mitjançant l'anàlisi factorial de correspondències, on únicament s'han utilitzat els mascles perquè el poder de discriminació sobretot entre les espècies del grup *obscura* pugui ser més gran.

A la Fig. 13.1 hi ha la representació bidimensional de l'anàlisi per a la població d'Eureka. Els dos eixos expliquen el 84.5% de la variabilitat total. No sembla que les espècies s'agrupin seguint cap estacionalitat ja que els mesos d'agost i juliol per exemple semblen estar associats al febrer i l'abril de 1989, això no ens sorprèn si considerem que les fluctuacions mensuals a Eureka són molt baixes i l'estacionalitat està poc marcada. El que sí sembla haver-hi és una concordància amb els resultats obtinguts

de l'encavalcament de nínxol de les diferents espècies segons la distància geomètrica representada en els dendogrames (Fig 12).

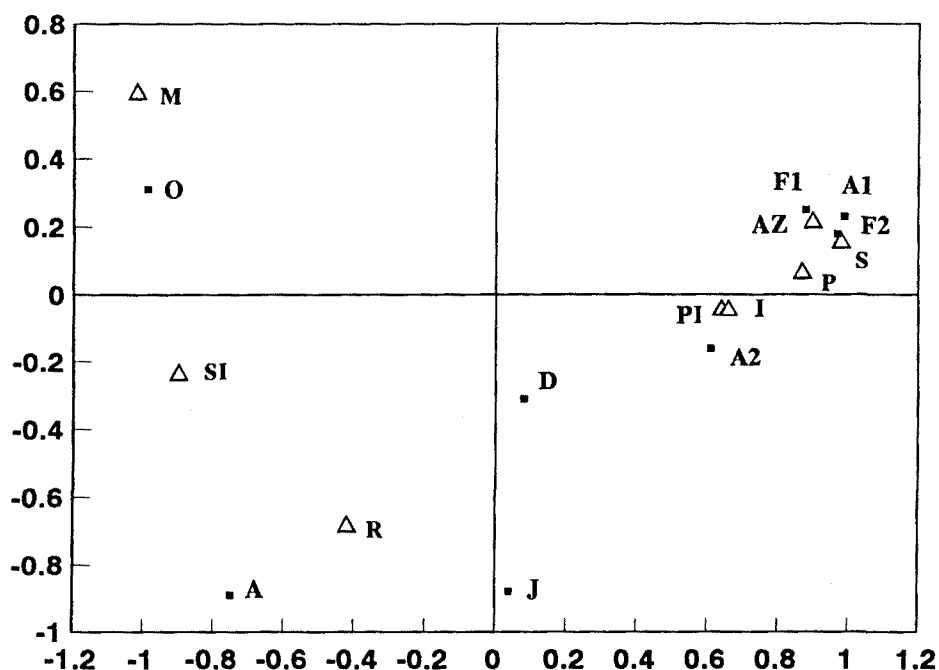
Figura 13.1. Anàlisi factorial de correspondències entre les espècies i els mesos de captura a Eureka. Els triangles representen les espècies i els quadrats els mesos. (AZ=D.azteca, FP=D.flavopinicola, I=D.immigrans, P=D.pseudoobscura, S=D.subobscura, F1=febrer-88, A1=abril-88, J=juny, A=agost, O=octubre, D=desembre, F2=febrer-89, A2=abril-89)



A la Fig. 13.2 hi ha la representació per a la localitat de Davis. Els dos eixos expliquen el 82,8% de la variabilitat total de la població. A Davis s'observa un cluster format pels mesos de febrer i abril d'ambdós anys i les espècies del grup *obscura* així com també *D.pinicola* i *D.immigrans*. Per l'altra banda hi ha també una associació del mes d'octubre i les espècies del grup *melanogaster*. Les espècies del grup *repleta* es troben més o menys equidistants dels mesos de desembre, agost i juliol. En comparar els resultats obtinguts mitjançant l'anàlisi factorial de correspondències i els de l'encavalcament de nínxol veiem que hi ha concordància de resultats, ja que les espècies s'agrupen de la mateixa manera. Aquesta major estacionalitat en les agrupacions de les espècies és un reflex de les majors diferències estacionals de la localitat de Davis. És

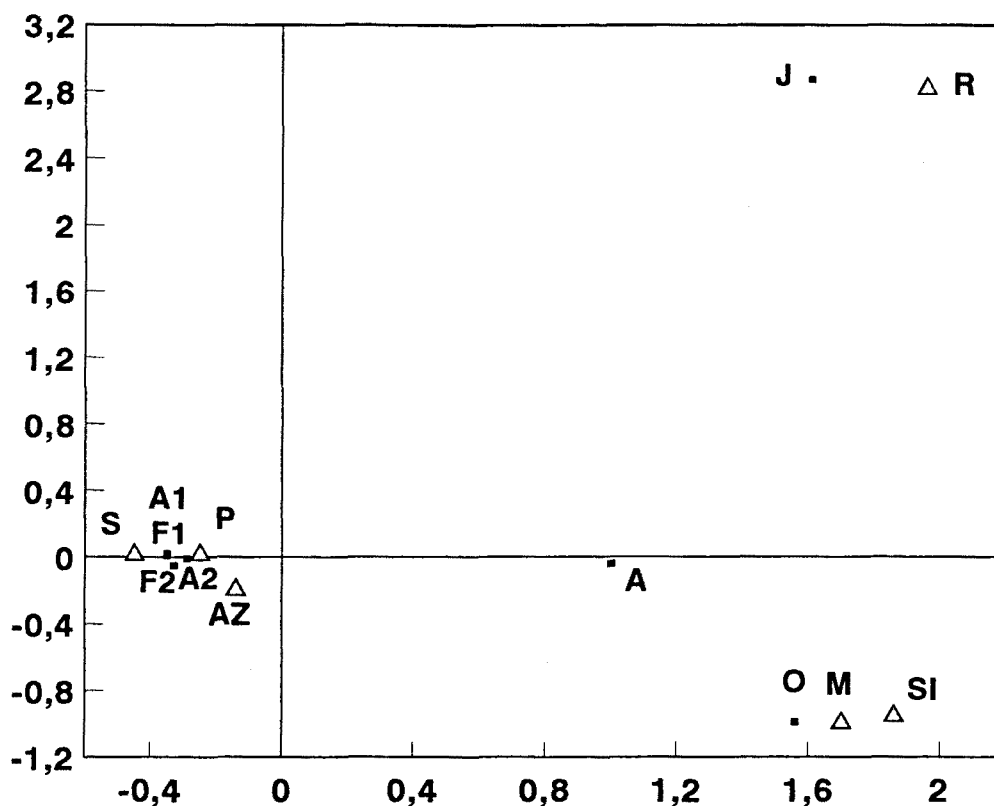
interessant de remarcar que les espècies del grup *obscura* tenen preferència pels mesos del final de l'hivern i la primavera, com s'ha observat també a Israel (Malogolowkin-Cohen et al., 1979).

Figura 13.2. Anàlisi factorial de correspondències entre les espècies i els mesos de captura a Davis. Els triangles representen les espècies i els quadrats els mesos. (AZ=D.azteca, I=D.immigrans, M=D.melanogaster, PI=D.pinicola, P=D.pseudoobscura, R=grup repleta, S=D.subobscura, SI=D.simulans, F1=febrer-88, A1=abril-88, J=juny, A=agost, O=octubre, D=desembre, F2=febrer-89, A2=abril-89)



A la Fig. 13.3 hi ha representats els resultats de l'anàlisi factorial de correspondències per a la població de Gilroy. En aquesta figura els dos eixos representats expliquen el 95.6% de la variabilitat total. Hi ha tres grups molt diferenciats entre sí. El primer està format per les tres espècies del grup *obscura* i els mesos de febrer i abril d'ambdós anys (a l'igual que s'havia observat a Davis), el segon grup el formen les espècies del grup *melanogaster* i el mes d'octubre (també com a Davis) i per últim les espècies del grup *repleta* i el mes de juliol. Com als dos casos anteriors hi ha concordància amb els resultats obtinguts en l'encavalcament de nínxol.

Figura 13.3. Anàlisi factorial de correspondències entre les espècies i els mesos de captura a Gilroy. Els triangles representen les espècies i els quadrats els mesos. (AZ=D.azteca, M=D.melanogaster, P=D.pseudoobscura, R=grup repleta, S=D.subobscura, SI=D.simulans, F1=febrer-88, A1=abril-88, J=juny, A=agost, O=octubre, F2=febrer-89, A2=abril-89)



Quan considerem les espècies de cada una de les poblacions alhora (19 casos) obtenim que la representació bidimensional de l'anàlisi factorial explica el 71.6% de la variabilitat total (Fig. 14.1). Es poden distingir dos grups d'espècies i mesos. El primer inclou la majoria de les espècies del grup *obscura* de les tres localitats i els mesos de febrer i abril, l'excepció la constitueix *D.pseudoobscura* d'Eureka (Pe) que presenta una freqüència molt baixa en aquesta localitat i un mínim al mes d'octubre. Aquest cluster reflecteix unes preferències ecològiques similars de les espècies del grup *obscura* sense importar de quin localitat provenen. L'altre grup està format pel mes d'octubre (temps de verema) i les espècies del grup *melanogaster*. El patró observat és equivalent al trobat en les tres localitats per separat. A Xile *D.subobscura* i *D.melanogaster* estan també adaptades a condicions oposades (Budnik & Brncic, 1983).

El resultat de l'anàlisi de l'associació entre les localitats i les espècies capturades segons el factorial de correspondències està representat a la Fig. 14.2. Degut a que el nombre de poblacions és tres, la variabilitat explicada pels dos eixos és del 100%. *D.subobscura*, *D.azteca* i *D.flavopinicola* es troben associades a Eureka mentre que *D.pseudoobscura* està molt propera a Gilroy. La majoria de les espècies restants estan associades a Davis, que és la localitat que presenta una major riquesa d'espècies.

Figura 14.1. Anàlisi factorial de correspondències entre les espècies i els mesos de captura. Unicament s'han utilitzat les espècies més abundants. Els triangles representen les espècies i els quadrats els mesos. (AZ=D.azteca, FP=D.flavopinicola, I=D.immigrans, M=D.melanogaster, PI=D.pinicola, P=D.pseudoobscura, R=grup repleta, S=D.subobscura, SI=D.simulans, F1=febrer-88, A1=abril-88, J=juny, A=agost, O=octubre, D=desembre, F2=febrer-89, A2=abril-89). Les espècies porten un subíndex dependent de la població de procedència, e=Eureka, d=Davis i g=Gilroy.

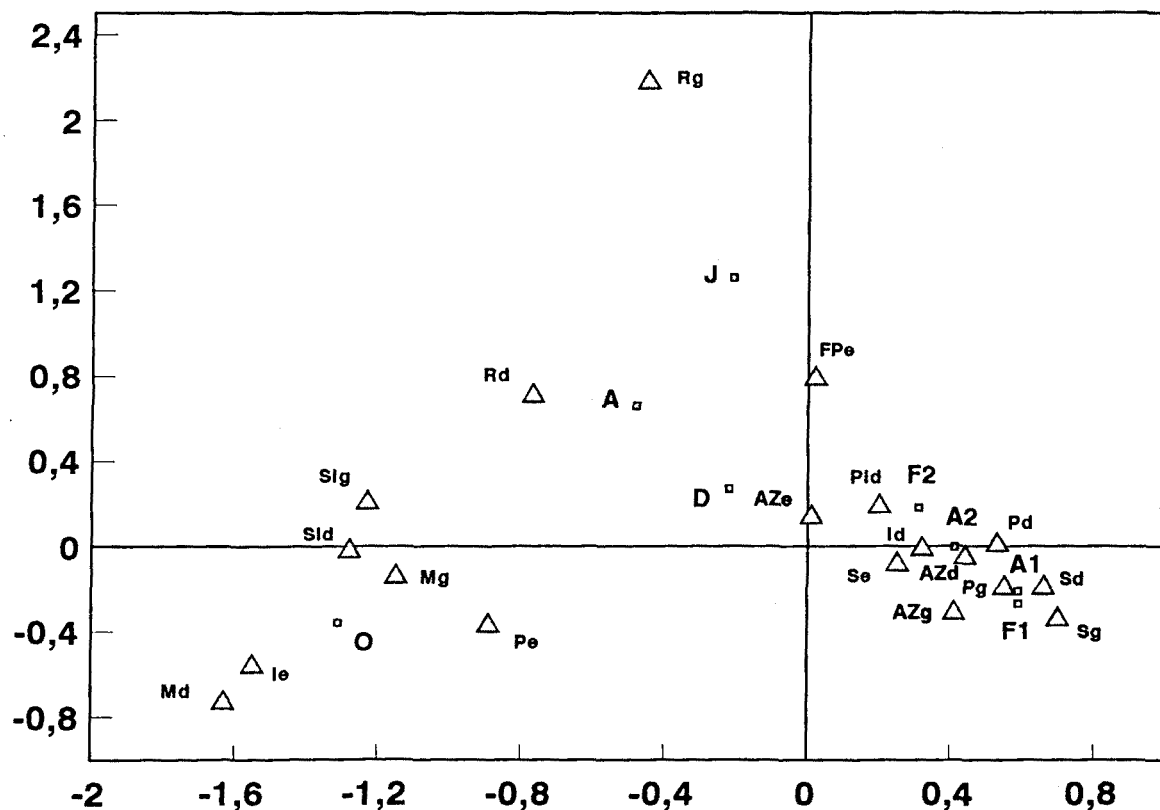
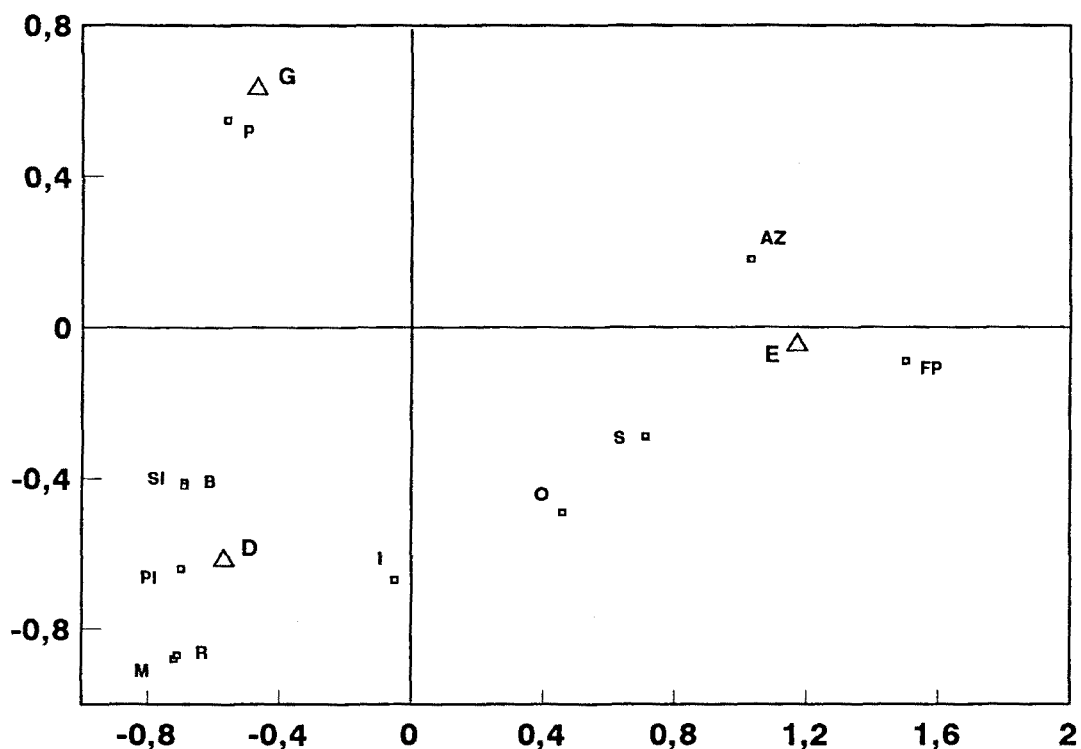


Figura 14.2. Anàlisi factorial de correspondències entre les espècies i les tres localitats estudiades. Els triangles representen les poblacions i els quadrats les espècies. (AZ=D.azteca, B=D.buskii, FP=D.flavopinicola, I=D.immigrans, M=D.melanogaster, O=D.occidentalis, PI=D.pinicola, P=D.pseudoobscura, R=grup repleta, S=D.subobscura, SI=D.simulans, E=Eureka, D=Davis i G=Gilroy.



Termopreferència de les espècies del grup *obscura*

Quan representem en un gràfic la temperatura mitjana mensual de les col·lectes i l'abundància dels mascles de les diferents espècies del grup *obscura*, obtenim la temperatura preferent per a cada una de les espècies analitzades. Per a *D.subobscura* hi ha un pic molt marcat en els 15°C tant per la localitat de Davis com de Gilroy, el pic és als 10°C a Eureka (Figura 15.1). Per a *D.pseudoobscura* hi ha un pic molt marcat en els 16°C tant per la localitat de Davis com de Gilroy, mentre que està en els 13°C per Eureka on aquesta espècie és molt poc abundant (Figura 15.2). Per a *D.azteca* el màxim d'abundància oscil·la al voltant dels 15°C per a Davis i Gilroy, mentre que Eureka

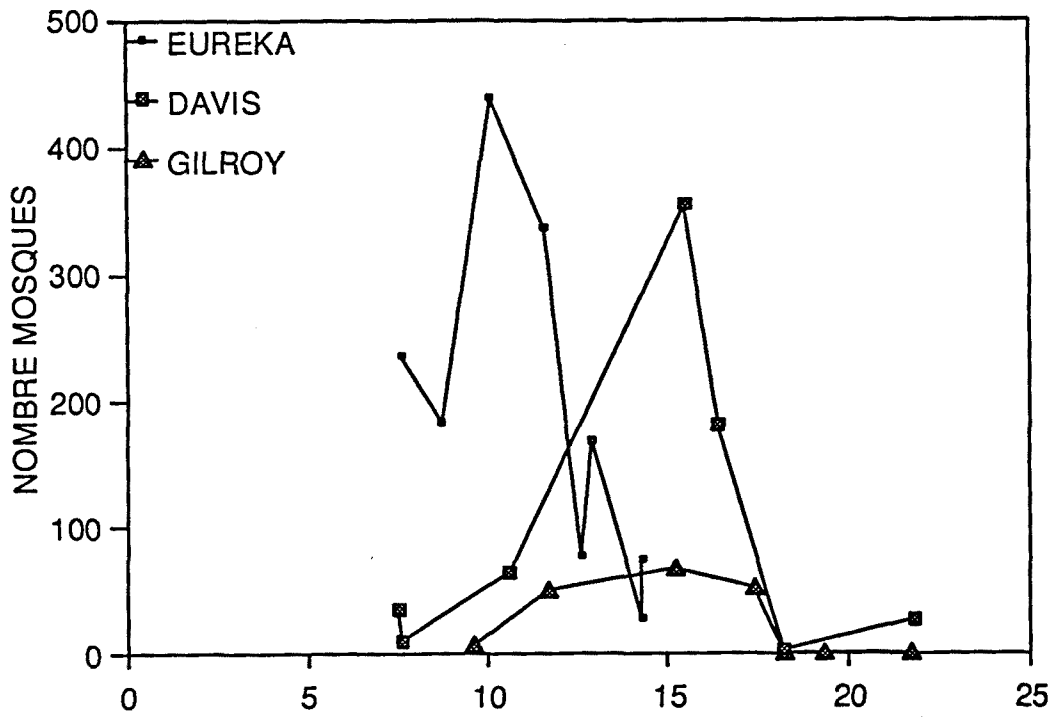


Figura 15.1. Nombre de mascles de *D.subobscura* capturats en cada una de les poblacions segons la temperatura mitjana del mes de captura.

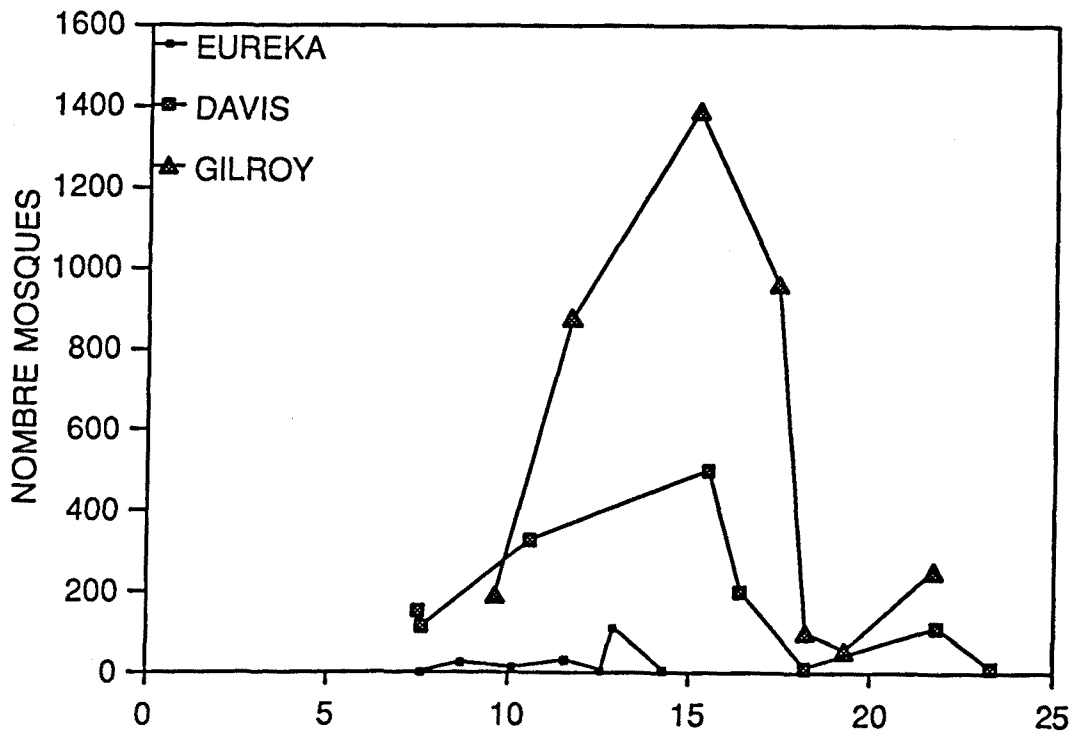
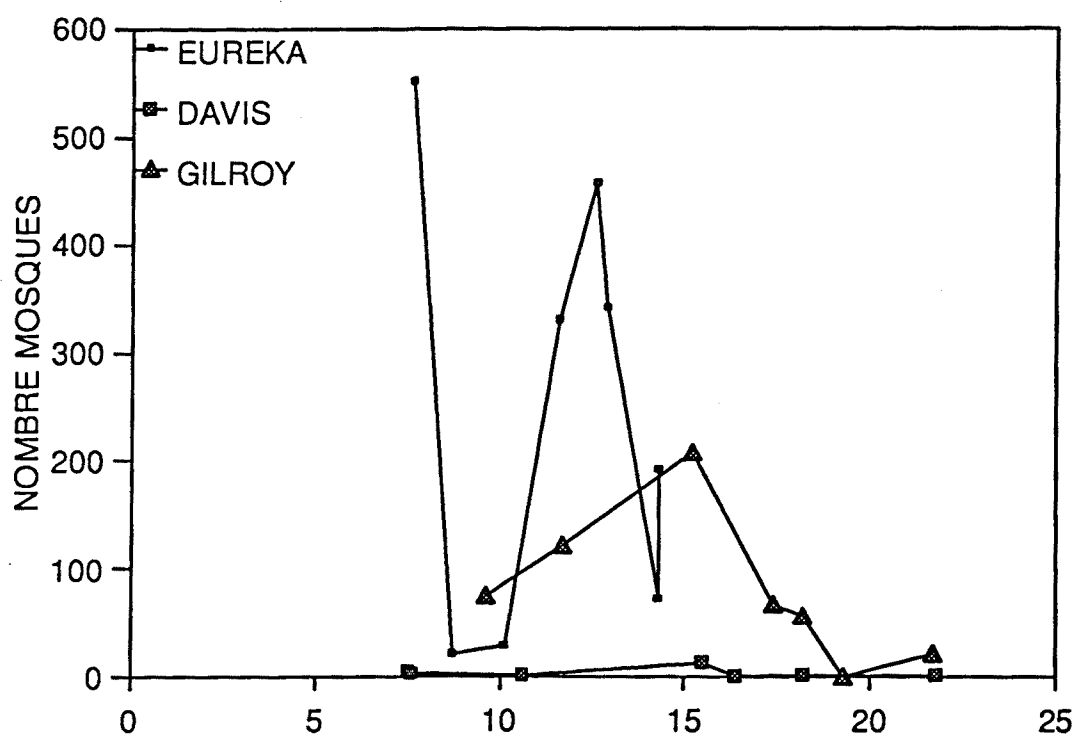


Figura 15.2. Nombre de mascles de *D.pseudoobscura* capturats en cada una de les poblacions segons la temperatura mitjana del mes de captura.

presenta una situació més complicada amb un pic al voltant dels 12°C i un punt aïllat que correspon al mes de febrer de 1989 i als 7.6°C (Figura 15.3). Degut a les condicions anormals de temperatura ($T^{\text{a}}_{\text{max}}$ 20°C, $T^{\text{a}}_{\text{min}}$ -2.8°C) i neu (8.89 cm) mencionades amb anterioritat aquest punt no el considerarem característic per a aquesta espècie. Com es pot observar les condicions de termopreferència de les tres espècies a Davis i Gilroy són les mateixes, i mentre que les dues espècies autòctones a Eureka presenten el pic d'abundància 3 graus inferior que a les altres dues poblacions, l'espècie colonitzadora presenta el pic 5 graus inferior. Aquesta adaptació a temperatures més baixes pot ser una de les causes de l'èxit colonitzador d'aquesta espècie a Eureka.

Figura 15.3. Nombre de mascles de *D.azteca* capturats en cada una de les poblacions segons la temperatura mitjana del mes de captura.



III. COMPETÈNCIA EN EL LABORATORI

La rellevància dels treballs de laboratori amb *Drosophila* per a entendre l'ecologia i l'evolució d'aquest gènere ha estat molt qüestionada, però no es pot menysprear el paper que juguen els experiments controlats amb organismes de laboratori ja que ens permeten de conèixer les respostes de les espècies a determinades condicions d'una manera més acurada, ja que l'investigador pot controlar totes les variables d'interés; malgrat tot els resultats obtinguts no necessàriament són el que ha passat o passarà a la natura, sinó que tant sols ens indiquen allò que és possible que passi (Mueller, 1985).

El terme competència s'aplica a una gran varietat de fenòmens, interaccions entre organismes, relacions entre depredador i presa, i d'altres. En sentit general es parla de competència quan un nombre d'individus (de la mateixa o de diferent espècie) utilitzen els mateixos recursos energètics, de manera que qualsevol avantatge persistent que aconseguixi una de les espècies en la utilització dels recursos -una major eficiència, major capacitat per ocupar l'espai, poder ofensiu, ...- decideix després d'un temps l'eliminació de l'espècie que està en desavantatge. Quan les condicions són canviants una espècie pot guanyar terreny durant certs períodes mentre que sigui l'altra la que augmenti en altres sense que cap de les dues s'acabi eliminant (Margalef, 1980).

S'ha discutit llargament entre els ecòlegs la coexistència o no coexistència de dues o més espècies que competeixin pels mateixos recursos limitants tals com el menjar, el lloc per viure o el lloc per reproduir-se. Segons el Principi d'Exclusió de Gause dues espècies competint pels mateixos recursos limitants amb la mateixa efectivitat no poden coexistir indefinidament en un ambient estable a menys que hi hagi una diferència de nínxols. Merrell (1951) va estudiar la competència entre *D.funnebris* i *D.melanogaster*, i observà la coexistència d'ambdues espècies en ampolles de poblacions durant dos anys. Aquesta supervivència l'atribueix a les fluctuacions de l'ambient ja que *D.melanogaster* es veia afavorida quan s'afegia menjar fresc, mentre que la proporció de *D.funnebris* augmentava amb l'edat del menjar en aparèixer altres

microorganismes. Barker (1971) observa com les larves de *D.simulans* es troben amb més freqüència que les larves de *D.melanogaster* en la part inferior del medi de cultiu, i aquesta preferència augmenta en cultius mixtos en relació als cultius monoespecífics; així doncs les diferències en la utilització de l'hàbitat poden jugar un paper important en la competència interespecífica. En estudis de competència en caixes de poblacions entre dues soques del camp de *D.pseudoobscura*, i una soca del camp i tres soques mutants de *D.melanogaster*, l'una o l'altra de les espècies s'eliminava ràpidament amb un màxim de 110 dies o cinc generacions (Barker, 1983). Ayala en nombrosos treballs en el laboratori amb diferents espècies de *Drosophila* (1966, 1969a, 1970, 1971, 1972) demostra que dues espècies en una proporció determinada i a certes temperatures poden coexistir. Així també Arthur & Middlecote (1987) troben coexistència de *D.melanogaster* i *D.hydei* en el laboratori però tant sols quan la fondària del menjar és suficient per a que les larves de *D.hydei* tinguin un nínxol exclusiu en el fons del menjar. Els resultats obtinguts en relació al principi d'exclusió de Gause són molts i molt variats.

Es poden distingir tres aspectes en la competència: explotació, interferència i facilitació. S'anomena explotació a l'ús d'un recurs limitat per part d'individus que competeixen, mentre que es parla d'interferència si el recurs s'explota menys eficaçment quan dues espècies competeixen en relació a quan sols una està present, és a dir qualsevol activitat que directa o indirectament redueixi l'accés d'un competidor a un recurs. La facilitació constitueix l'antònim de la interferència. Diem que hi ha facilitació quan l'explotació dels recursos utilitzats és major quan dues espècies estan juntes que quan es troben separades. No sempre que hi ha explotació hi ha interferència, aquest és el cas quan competeixen larves de *D.melanogaster* i de *D.simulans*, en què les prediccions fetes segons el comportament de cada una de les espècies en els cultius monoespecífics a diferents densitats s'ajusta als resultats obtinguts en els cultius mixtos, de manera que la competència entre les larves no és més que una relació numèrica en la que els recursos disponibles es comparteixen segons l'habilitat de cada espècie a sobreviure en una densitat determinada (Miller, 1964). Un cas clar d'interferència el presenta el treball de Weisbrot (1966) on metabòlits produïts per les larves de *D.melanogaster* disminueixen la supervivència de les larves de *D.pseudoobscura*; i facilitació en el cas invers ja que la presència en el menjar de metabòlits produïts per

D.pseudoobscura incrementa la viabilitat de les larves de *D.melanogaster*. Budnik & Brncic (1975) van utilitzar medi de cultiu sense tractar i tractat amb residus larvaris de diferents espècies neotropicals de *Drosophila*, trobant una inhibició del desenvolupament de les larves, mentre que s'obté la viabilitat més baixa quan les larves es crien en medis de cultiu contaminats amb els seus propis residus metabòlics.

La major part dels estudis realitzats han estat en relació a la competència a nivell larvari, però també pot haver-hi interaccions a d'altres nivells. Ayala (1967, 1968) utilitzant la tècnica del "serial transfer" troba que en la competència intraespecífica per diferents espècies de *Drosophila* el nombre de mosques produïdes depèn majoritàriament de la quantitat de menjar, mentre que l'espai limita la grandària de la població en aquelles poblacions amb una densitat elevada d'adults. S'ha indicat la possibilitat d'interferència interespecífica entre les femelles durant l'ovoposició en substrats naturals (Barker, 1983). Algunes espècies de *Drosophila* presenten una tendència gregària en pondre els ous de manera que les femelles prefereixen pondre els seus ous on hi ha ous d'altres femelles ja siguin de la mateixa o d'una altra espècie (Del Solar & Palomino, 1966; Del Solar, 1968). Aquesta tendència pot provocar un efecte d'interferència durant l'ovoposició.

La competència interespecífica pot limitar la diversitat de les comunitats i ser responsable de la fragmentació en l'aprofitament dels recursos (Mueller, 1985 i referències incloses). Durant la colonització de Nord-Amèrica per *D.subobscura*, tal i com ja s'ha esmentat, aquesta espècie es va trobar altres espècies Neàrtiques del mateix grup amb les que mai havia estat en contacte i que degut a uns requeriments ecològics similars podia entrar en competència. Per analitzar un possible avantatge selectiu de l'espècie colonitzadora *D.subobscura* enfront de l'espècie autòctona *D.pseudoobscura* s'ha analitzat en el laboratori la competència entre ambdues espècies. Es va triar *D.pseudoobscura* perquè ambdues pertanyen al subgrup *obscura* i per tant són filogenèticament més properes. Dins d'aquest subgrup les tres espècies bessones *D.pseudoobscura*, *D.persimilis* i *D.miranda* són molt difícils de distingir morfològicament i normalment es separen electroforèticament o mitjançant preparacions de cromosomes politènics. En un estudi electroforètic realitzat amb les col·lectes d'Eureka, Davis i Gilroy del mes de febrer de 1988, utilitzant com a criteri de separació

entre aquestes tres espècies els enzims malic deshidrogenasa i esterasa-5, ja que són els que donen una millor resolució (Prakash, 1977; Anderson et al., 1977), s'ha vist que *D.pseudoobscura* és la més abundant. D'un total de 202 línies analitzades electroforèticament solament 18 eren *D.persimilis* i cap d'elles era *D.miranda*.

Existeix algun treball anterior on es tracta la competència entre ambdues espècies. Orengo (1987) va estudiar la competència larvària entre diferents soques de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* i va observar que malgrat que la freqüència relativa d'individus que emergien dels cultius mixtos afavoria *D.pseudoobscura* l'èxit competitiu podia ser per a una o l'altra espècie depenent de la temperatura a la que es mantenien els cultius.

Per a saber si els adults de les dues espècies, que en poblacions naturals es capturen junts, competien i/o coexistien en un equilibri més o menys estable es van realitzar diferents experiments variant les condicions de temperatura, densitat i freqüència inicial de les espècies ja que s'ha observat que en variar aquests factors canvien els efectes de la competència (Ayala, 1972; Mueller, 1985). Per aquest propòsit es van dur a terme 3 tipus d'experiments: l'experiment de Tipus 1 mitjançant la tècnica del serial transfer a llarg termini (Ayala, 1965); l'experiment de Tipus 2 variant del cas anterior però a curt termini (Ayala et al, 1973), i l'experiment de Tipus 3 mitjançant la tècnica del "serial transfer" Tipus 1 però amb temperatures variables.

3.1 MATERIAL I MÈTODES

3.1.1 Origen geogràfic de les soques

La soca utilitzada de *D.pseudoobscura* prové de Gilroy i es va començar amb la descendència d'un nombre elevat de femelles capturades el mes de febrer de 1988 en aquesta població.

La soca de *D.subobscura* emprada en el "serial transfer" de Tipus 1 prové d'Eureka. Aquesta soca, com en el cas anterior, es va començar a partir de la descendència de una mostra important de femelles capturades el febrer del 1988 en aquesta localitat.

En els experiments del Tipus 2 es van utilitzar dues soques més de *D.subobscura* provinents de Davis i Gilroy. Ambdues soques es van començar a partir de la descendència de les femelles capturades el mes d'abril i de juny de 1988, de manera que les soques són representatives de les localitats pel que fa a la variabilitat. L'elecció de les soques en cada tipus d'experiment va estar marcada per la disponibilitat dels individus de les localitats esmentades en el moment de començar l'experiment.

En el laboratori les poblacions es van mantenir en ampolles de 0.24 litres, amb una quantitat constant de medi de cultiu per a *Drosophila* (farina de blat de moro - melassa - tegosept - llevat) i paper de Kleenex parcialment insertat en el menjar per a proporcionar major superfície seca per als adults i les pupes. A cada pot s'afegien unes gotes de llevat sec diluït amb aigua que permetien que les espècies emprades es mantinguessin millor.

3.1.2 Experiment de Tipus I o de llarg termini

En l'experiment de Tipus I les poblacions es van mantenir utilitzant la tècnica del "serial transfer" o transferències seriadades descrita per Ayala (1965). Aquesta tècnica

consisteix en poblacions començades amb unes condicions determinades i amb addicions periòdiques de menjar, de manera que les poblacions poden evolucionar lliurement i les generacions s'encavalquen. En aquestes condicions la població augmenta ràpidament i en el cas dels cultius monoespecífics arriba a un equilibri amb la quantitat de menjar i l'espai de manera que la població s'estabilitza i es diu que ha arribat a la seva capacitat de suport ("carrying capacity"). En els cultius mixtos i quan les espècies coexisteixen també s'arriba a un equilibri estable. Un requeriment necessari per a l'equilibri entre dues espècies que competeixen és que l'eficàcia biològica relativa (fitness relativa) sigui dependent de la freqüència. Així doncs el sistema serà estable quan l'eficàcia biològica d'una espècie en relació a l'altra sigui menor que la unitat en el cas que l'espècie estigui per sobre de la seva freqüència d'equilibri, i major que la unitat quan la seva freqüència sigui menor al nivell d'equilibri (Ayala, 1971). Així aquest tipus d'experiment ens permetrà d'analitzar la capacitat de suport de cada una de les dues espècies, l'existència d'un equilibri estable a diferents condicions quan les dues espècies estiguin en competència, i l'eficàcia biològica de l'espècie colonitzadora enfront de la de l'espècie autòctona.

Els adults s'introdueixen en una ampolla i es deixa que les femelles ponguin ous durant 7 dies. Cada setmana la població s'anestesia amb CO₂ i es compta el nombre d'individus que han sobreviscut diferenciant els sexes i les espècies, i transferint-los després en una nova ampolla amb menjar fresc. Quan comencen a néixer mosques en les ampolles on hi havia ous, aquestes són anestesiades, comptades i afegides a l'ampolla que conté la població adulta. Les ampolles s'eliminen després de 7 o 8 setmanes des que les mosques s'hi han introduït evitant que en una mateixa ampolla hi apareguin mosques de dues generacions consecutives. El nombre d'ampolles oscil·la entre 7 i 8 depenent de la temperatura a la que es mantenen i d'aquestes una conté els adults mentre que les altres contenen ous, larves, pupes i mosques nascudes de poc.

Les poblacions mixtes d'ambdues espècies es van començar amb 200 individus i tres proporcions inicials diferents: 20% *D.subobscura* + 80% *D.pseudoobscura*, 50% *D.subobscura* + 50% *D.pseudoobscura* i 80% *D.subobscura* + 20% *D.pseudoobscura*. Els cultius es van mantenir a 4 temperatures diferents: 16°C, 18°C, 20°C i 22°C. La temperatura i la humitat a cada una de les cambres incubadores va ser constant i el

fotoperíode, de 12 hores de llum i 12 hores de foscor, a excepció de la cambra de 20°C que presentava llum les 24 hores del dia. No es van realitzar totes les combinacions possibles (tal i com s'indica en el següent esquema) degut a una manca de temps i per creure que no aportarien major informació, mentre que d'algunes de les combinacions es van realitzar dues rèpliques per a estudiar la repetibilitat dels resultats obtinguts. No va ser possible de realitzar tots els experiments alhora, i els cultius mixtos es van començar en dos blocs amb un desfasament d'un mes.

	40s + 160p	100s + 100p	160s + 40p	100s
16°C	2	1	1	1
18°C	2		2	2
20°C	1		1	
22°C	2	1	2	2

Les poblacions es van mantenir fins l'eliminació d'una de les espècies en competència. També es van mantenir alguns controls de *D.subobscura* que es van començar alhora i sis mesos més tard que els primers cultius mixtos (veure diagrama). S'ha considerat com a controls de *D.pseudoobscura* les poblacions mixtes un cop havien estat eliminats els individus de *D.subobscura*.

3.1.3 Experiment de Tipus II o de curt termini

Se n'ha dit de curt termini perquè dura únicament una generació i permet d'estimar els canvis després d'un interval de temps a diferents freqüències inicials i així de determinar la dinàmica del creixement de les espècies quan estan soles o en poblacions mixtes amb d'altres espècies. Aquests experiments permeten de determinar el creixement de la població a una densitat determinada. El fet que la duració sigui d'una sola generació ens ha permès de realitzar un nombre elevat de rèpliques de cada una de les condicions, així com de controlar i analitzar un nombre gran de factors diferents.

Segons el model descrit per Ayala et al. (1973), s'introdueixen els adults en una ampolla i es deixa que les femelles ponguin ous; igual que a l'experiment de Tipus 1 les poblacions es mantenen a temperatura constant. Després de 7 dies es compten els supervivents i s'utilitzen per a fundar l'ampolla següent juntament amb un nombre de mosques igual a les que s'han mort i que s'obtenen de cultius amb la mateixa freqüència inicial d'individus. Quan comencen a emergir les mosques, aquestes son anestesiades i comptades setmanalment, fins a la setmana 7 o 8, segons la temperatura, quan les botelles s'eliminen per a evitar comptar més d'una generació. Les variables mesurades amb aquest tipus d'experiment són la supervivència, que és el nombre de mosques que sobreviuen després d'una setmana, i la productivitat que és el nombre de descendents que neixen per ampolla.

Els experiments s'han dut a terme a dues densitats diferents de 200 i 600 individus, i a dues temperatures 18°C i 22°C. Les freqüències inicials a les poblacions mixtes són les mateixes que a l'experiment de Tipus 1: 20% *subobscura* + 80% *pseudoobscura*, 50% *subobscura* + 50% *pseudoobscura* i 80% *subobscura* + 20% *pseudoobscura*.

Degut al factor limitant temps no s'han fet totes les combinacions possibles. A l'esquema següent hi ha reflectit el nombre de rèpliques per a les dues densitats "200 individus / 600 individus" i quan la soca de *D.subobscura* prové de la localitat d'Eureka.

	20% <i>s</i> +80% <i>p</i>	50% <i>s</i> +50% <i>p</i>	80% <i>s</i> +20% <i>p</i>	100% <i>s</i>	100% <i>p</i>
18°C	12 / 12	12 / 12	4 / 12	12/12	12/12
22°C	12 / 12	12 / 12	12 / 12	12/12	12/12

Les rèpliques i condicions experimentals emprades amb les soques de *D.subobscura* de les localitats de Davis i Gilroy es descriuen a continuació, sent el nombre de freqüències inicials i densitats les mateixes per ambdues soques i els controls de *D.pseudoobscura* els mateixos per a les tres localitats.

	20% <i>s</i> +80% <i>p</i>	80% <i>s</i> +20% <i>p</i>	100% <i>s</i>
18°C	0 / 12	12 / 12	12 / 12

3.1.4 Experiment de Tipus 3 o de temperatures variables

Tots els experiments realitzats amb anterioritat tenien en comú que la temperatura es mantenia constant al llarg de l'estudi. Per tal d'analitzar si el comportament competitiu entre *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* es veia alterat en estar la població sotmesa a ambients canvians, és a dir a temperatures variables, es van mantenir les mosques a diferents intervals de temperatura freda (4°C) i calenta (18°C) mitjançant la tècnica del "serial transfer" a llarg termini o de Tipus I. Els intervals s'anaven succeint en el temps i les poblacions es van mantenir fins que una de les espècies competidores en els cultius mixtos va ser eliminada. Les poblacions control (monoespecífiques) es van mantenir el mateix temps que les poblacions mixtes. De cada experiment es van començar al mateix temps dues rèpliques mixtes i un control per a cada una de les dues espècies. La soca de *D.subobscura* utilitzada ha estat la d'Eureka per ser amb la que s'havien realitzat els experiments de Tipus I amb temperatures constants, i per tant es podien comparar els resultats. Les poblacions es van començar amb 600 individus per ser una densitat semblant a la capacitat de suport de la població en els cultius monoespecífics, essent el nombre inicial de mascles el mateix que de femelles. En els cultius mixtos la freqüència inicial és del 50% de *D.subobscura* i del 50% de *D.pseudoobscura*. Els canvis es realitzaven en diumenge; es comptaven els individus que havien sobreviscut després d'una setmana (supervivència) i els nous individus que emergien a les ampolles amb ous, larves i pupes (productivitat), i el total es transferia a l'ampolla dels adults. En els cultius mixtos es feia una separació per sexes però únicament es diferenciaven les espècies pel que fa als mascles. En els cultius monoespecífics no es distingia entre sexes.

Es van fer tres experiments diferents en funció de la durada dels intervals de fred (4°C) i calor (18°C). Els tres experiments realitzats són:

Serial transfer 3.1

Els individus es mantienien de dilluns a divendres durant sis hores a 4°C i la resta del temps a 18°C. El cap de setmana les poblacions estaven a 18°C.

Serial transfer 3.2

Les poblacions es mantienien durant tres dies de la setmana a 4°C i els altres quatre dies a 18°C.

Serial transfer 3.3

Les poblacions es mantienien la primera setmana a 18°C, durant la segona setmana estaven 5 dies a 4°C i els 2 restants a 18°C, i la tercera setmana tornaven a estar a 18°C.

Amb aquests experiments es pretenia veure si els canvis tèrmics forts en quant a reducció de temperatura milloraven l'habilitat competitiva de *D.subobscura*.

3.1.5 Anàlisi de les dades

3.1.5.1 Eficàcia biològica relativa (fitness relativa)

Amb la tècnica de les transferències seriades Tipus 1, Ayala (1969b) proposa un estimador de l'eficàcia biològica de les espècies quan estan en competència. Es defineix l'eficàcia biològica relativa d'una espècie en relació a una altra espècie amb la que està en competència com:

$$W_{sp} = W_s / W_p$$

on W_s és l'eficàcia biològica de la espècie s, i W_p és l'eficàcia biològica de l'espècie p. Una mesura alternativa de l'eficàcia biològica és el seu logaritme neperià:

$$m_{sp} = \ln W_{sp}$$

quan W_{sp} és igual a 1 i m_{sp} és igual a 0 les poblacions de les dues espècies en competència augmenten o disminueixen a la mateixa velocitat. Quan W_{sp} és més gran que 1 l'espècie analitzada presenta una eficàcia biològica major a la de l'espècie amb la que competeix; si W_{sp} és menor que 1 l'espècie analitzada presenta una eficàcia biològica menor. El logaritme de l'eficàcia biològica es pot calcular com el coeficient de regressió dels logaritmes naturals de les proporcions d'una de les espècies en competència en relació a l'altra en el temps.

3.1.5.2 Anàlisi de la variància

S'han analitzat els diferents factors del "serial transfer" Tipus 2 (temperatura, densitat, freqüències inicials de les espècies, sexe i localitat) mitjançant l'anàlisi multivariant i univariant de la variància (MANOVA, SPSS/PC+). Les variables mesurades en cada experiment o variables dependents, són les que anomenem supervivència (SURVT), que és el percentatge d'individus que han sobreviscut després d'una setmana, i productivitat (PRODT) que és el nombre de descendents per femella que emergeixen d'una ampolla. Quan aquestes variables estan separades per sexes parlem de (SURV) i (PROD). Aquestes variables segueixen una distribució de Poisson i han estat normalitzades per tal d'analitzar les diferències mitjançant l'anàlisi multivariant. SURVN i SURVTN són les supervivències normalitzades amb la transformació de l'arcsinus de l'arrel quadrada del percentatge de supervivència, i PRODN i PRODTN són les productivitats normalitzades amb la transformació de l'arrel quadrada, ja que les dades són nombre d'individus (Sokal & Rohlf, 1981).

La prova de significació multivariant més freqüentment utilitzada és la lambda de Wilks, encara que no és l'única (Bisquerra, 1989). El programa MANOVA del SPSS/PC+ calcula la lambda de Wilks, la traça de Hotelling, l'arrel màxima de Roy i la traça de Pillai. En el present treball hem utilitzat com a prova de significació multivariant la lambda de Wilks.

3.2 RESULTATS I DISCUSSIÓ

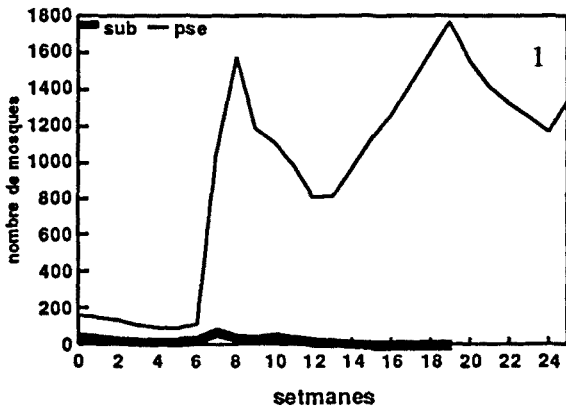
3.2.1 Experiment Tipus 1

Les poblacions mixtes d'ambdues espècies es van començar amb 200 individus i dues proporcions inicials diferents: 20% *D.subobscura* + 80% *D.pseudoobscura* i 80% *D.subobscura* + 20% *D.pseudoobscura* i els cultius així fundats es van mantenir a 4 temperatures: 16°C, 18°C, 20°C i 22°C. Els resultats d'aquestes vuit experiències començades al mateix temps es mostren en les Figures 16.1 - 16.8. A cada figura hi ha la representació gràfica del nombre total d'individus de cada una de les dues espècies en l'ampolla dels adults al llarg del temps que va durar l'experiment. En totes les combinacions veiem que *D.subobscura* és eliminada en 3 o 5 generacions (14-20 setmanes), i que desapareix més ràpidament de les poblacions quan la proporció inicial d'aquesta espècie és baixa (Fig 17).

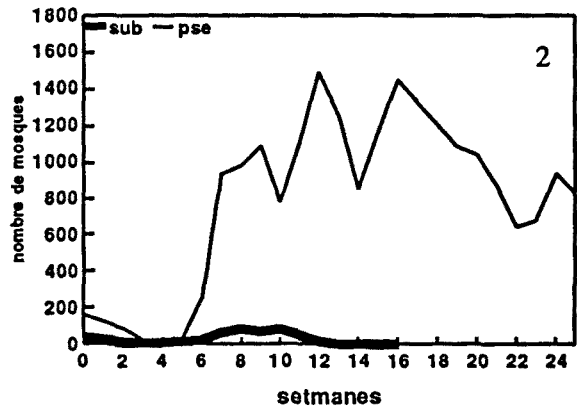
Hi ha també eliminació de *D.subobscura* en 9-10 setmanes quan les freqüències inicials són del 50% per ambdues espècies tant a 16°C (Fig 18.1) com a 22°C (Fig 18.2).

Per a corroborar la repetitivitat dels resultats es van fer rèpliques d'algunes de les combinacions (Figura 19.1 fins la Figura 19.5). Únicament es van repetir 5 combinacions degut a la manca d'individus i de temps. S'observa que en tots els casos hi ha eliminació de *D.subobscura*, essent la davallada més ràpida que en els casos anteriors. Aquests experiments van ser iniciats aproximadament un mes més tard i a partir dels mateixos cultius inicials que es mantenien en massa. Si comparem les rèpliques d'una mateixa combinació segons l'època de l'any en què es van realitzar i no en relació a l'inici dels experiments veiem que l'anihilació de *D.subobscura* és de la mateixa època, finals de juliol - principis d'agost. Nogués (1977) descriu a *D.subobscura* fluctuacions dependents de la densitat en poblacions de laboratori mantingudes segons la tècnica del "serial transfer" (període d'oscil·lació d'aproximadament 2 mesos), així com variacions estacionals superposades a les fluctuacions dependents de la densitat, essent la fitness màxima observada a l'estiu. Aquest resultat però no concorda amb les

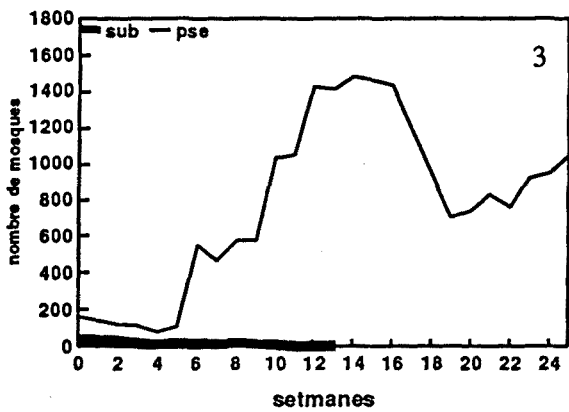
Serial transfer rèplica 11, 16°C
20% sub (Eureka), 80% pse (Gilroy)



Serial transfer rèplica 12, 18°C
20% sub (Eureka), 80% pse (Gilroy)



Serial transfer rèplica 13, 20°C
20% sub (Eureka), 80% pse (Gilroy)



Serial transfer rèplica 14, 22°C
20% sub (Eureka), 80% pse (Gilroy)

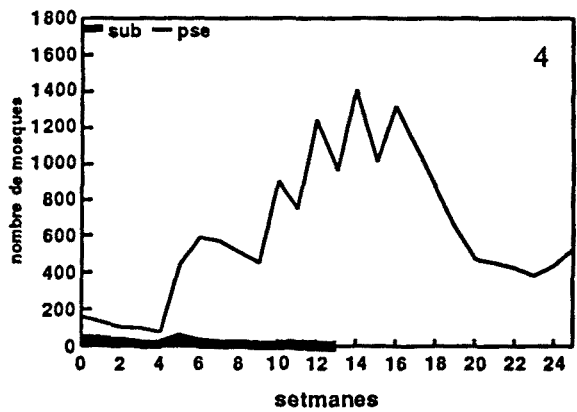
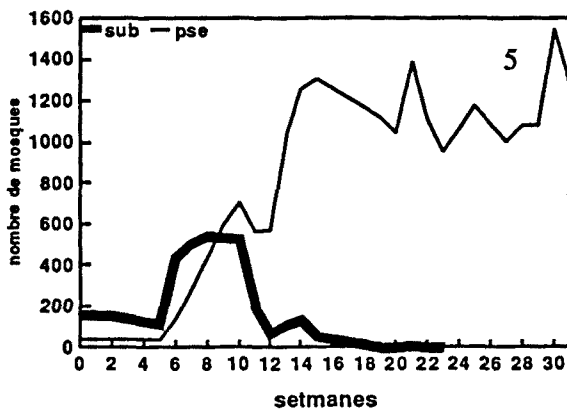


Figura 16. Nombre total de mosques de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* al llarg del temps utilitzant la tècnica del "serial transfer" Tipus I.

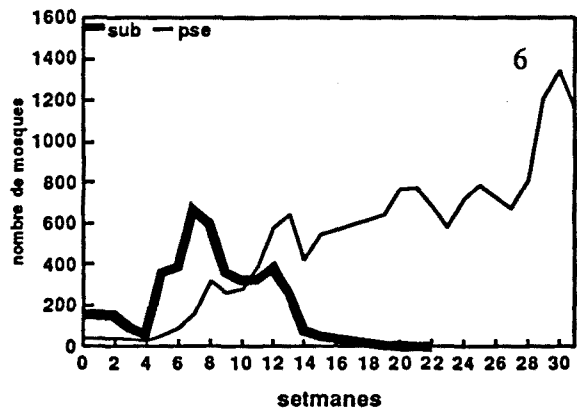
observacions fetes a la natura, on s'observa una davallada de les poblacions d'aquesta espècie a l'estiu (Serra et al, 1987). Tanmateix els nostres resultats concorden amb les observacions fetes a la natura, ja que *D.subobscura* s'elimina en els cultius mixtos a l'estiu.

Per a *D.pseudoobscura* es van utilitzar com a controls els mateixos pots emprats en el "serial transfer", i fundats amb ambdues espècies, un cop que *D.subobscura* era eliminada. Així tenim que a 16°C la mitjana és de 1203 ± 45 individus per ampolla, a 18°C la mitjana és de 874 ± 55 mosques per ampolla, a 20°C la mitjana és de 960 ± 70

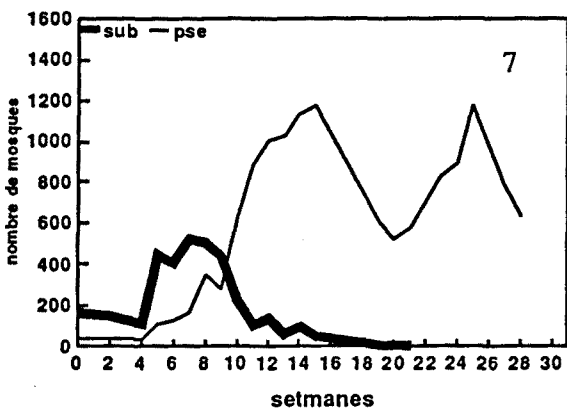
Serial transfer rèplica 21, 16°C
80% sub (Eureka), 20% pse (Gilroy)



Serial transfer rèplica 22, 18°C
80% sub (Eureka), 20% pse (Gilroy)



Serial transfer rèplica 23, 20°C
80% sub (Eureka), 20% pse (Gilroy)



Serial transfer rèplica 24, 22°C
80% sub (Eureka), 20% pse (Gilroy)

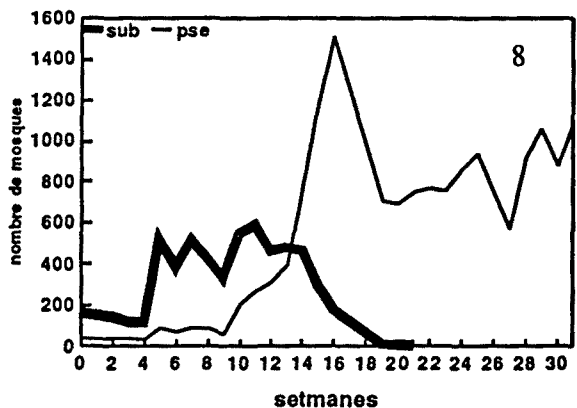


Figura 16. Nombre total de mosques de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* al llarg del temps utilitzant la tècnica del "serial transfer" Tipus I (Continuació).

individus per ampolla, i per últim a la 22°C que és la temperatura més elevada la mitjana és la més baixa i de 785 ± 50 individus per ampolla. S'aprecia així una relació inversa entre el nombre d'individus i la temperatura, és a dir a major temperatura, menor nombre de mosques per ampolla. Això no es compleix quan la població es manté a 20°C, encara que aquesta variació podria ser deguda a que en aquesta temperatura no hi havia període de fosc i els individus estaven sotmesos a 24h de llum. *D.subobscura* no s'aparella a la fosc (Rendel, 1945), mentre que *D.pseudoobscura* és sexualment activa a la fosc (Wallace & Dobzhansky, 1946).

Figura 17. Percentatge de *D.subobscura* en els 8 cultius començats alhora mitjançant la tècnica del "serial transfer" Tipus 1.

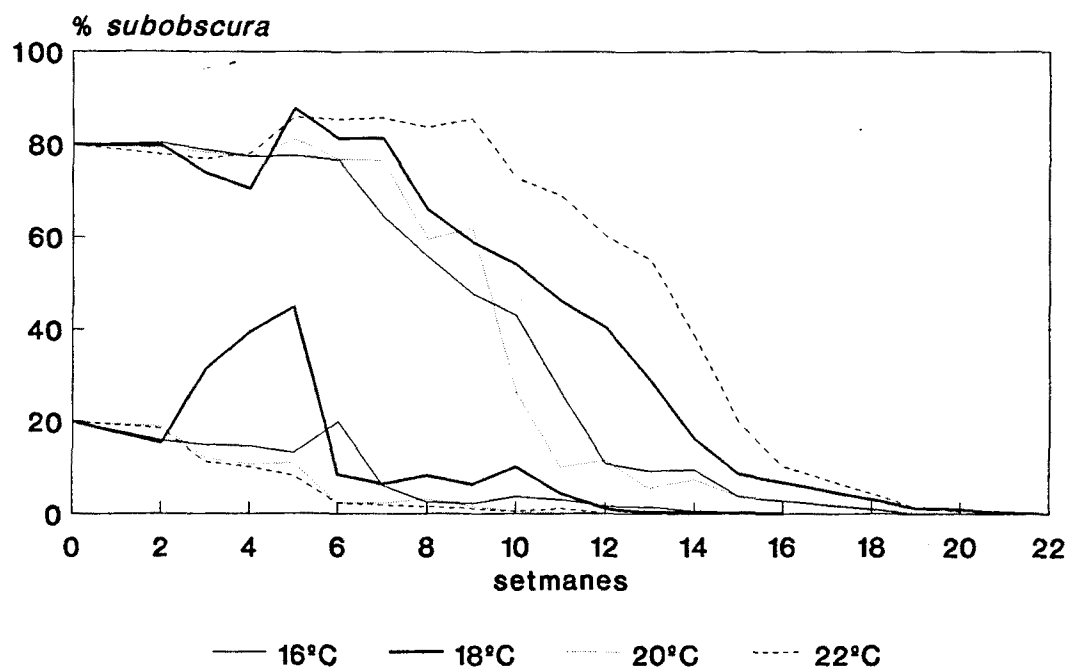
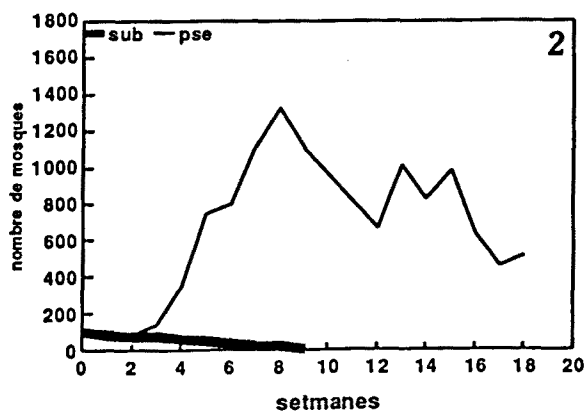
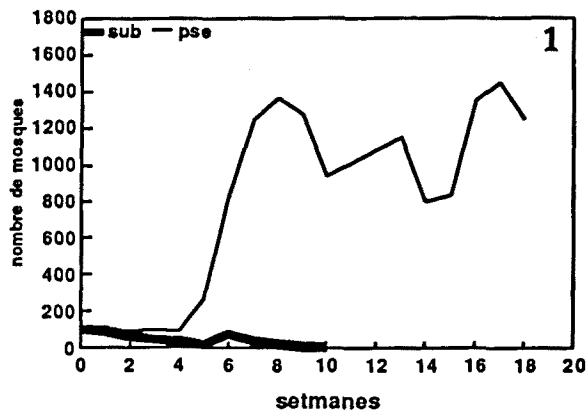


Figura 18. Nombre total de mosques de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* al llarg del temps utilitzant la tècnica del "serial transfer" Tipus 1. Les freqüències inicials de cada una de les dues espècies són del 50%.

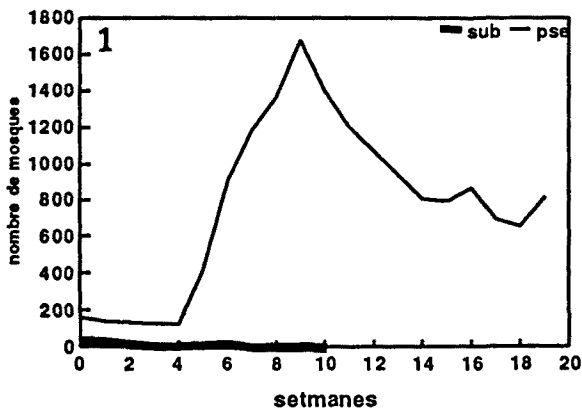
Serial transfer rèplica E34, 22°C
50% sub (Eureka) / 50% pse (Gilroy)



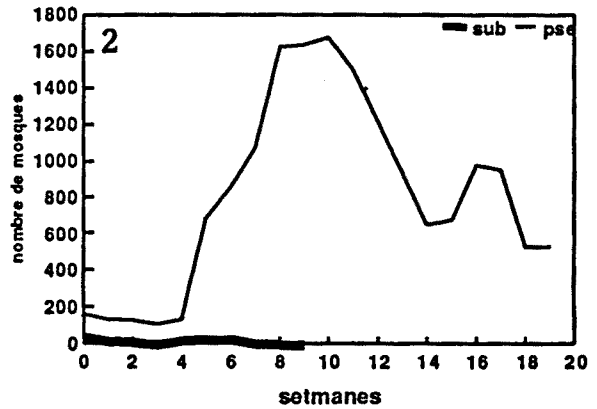
Serial transfer rèplica E31, 16°C
50% sub (Eureka) / 50% pse (Gilroy)



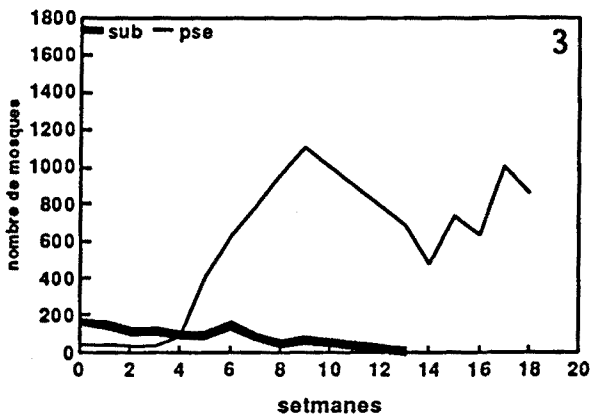
Serial transfer rèplica E12, 18°C
20% sub (Eureka), 80% pse (Gilroy)



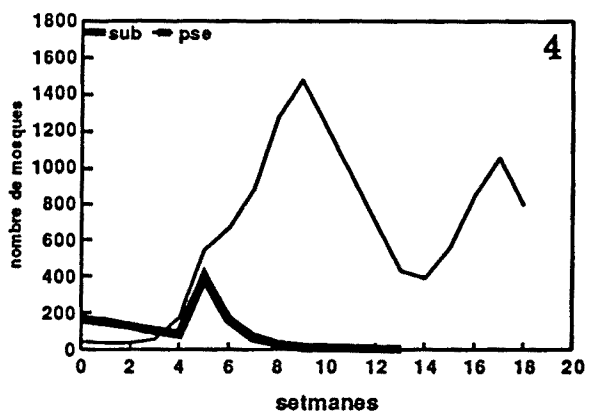
Serial transfer rèplica E14, 22°C
20% sub (Eureka), 80% pse (Gilroy)



Serial transfer rèplica E22, 18°C
80% sub (Eureka), 20% pse (Gilroy)



Serial transfer rèplica E24, 22°C
80% sub (Eureka) / 20% pse (Gilroy)



Serial transfer rèplica E11, 16°C
20% sub (Eureka), 80% pse (Gilroy)

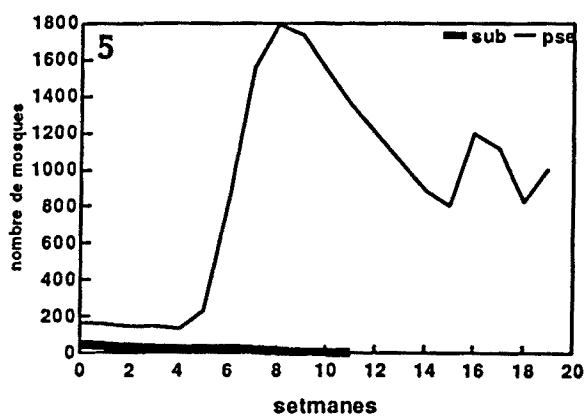


Figura 19. Nombre total de mosques de *D.subobscura* i *D.pseudoobscura* al llarg del temps utilitzant la tècnica del "serial transfer" Tipus 1.

Poblacions monoespecífiques de *D.subobscura* és van mantenir per la tècnica del "serial transfer", com a màxim 28 setmanes. A la Fig 20.1 hi ha el resultat de la població mantinguda a 16°C, on la mitjana d'individus per ampolla es de 1268 ± 73 . A la Fig 20.2 hi ha el resultat de les dues rèpliques conservades a 18°C; es van fer dues rèpliques per a tenir major informació sobre el comportament de *D.subobscura* a les poblacions mixtes ja que s'hagués pogut pensar que els resultats eren totalment a l'atzar i no repetibles. Es veu que ambdues rèpliques actuen de manera semblant observant les davallades característiques de *D.subobscura* després d'haver passat per un pic important

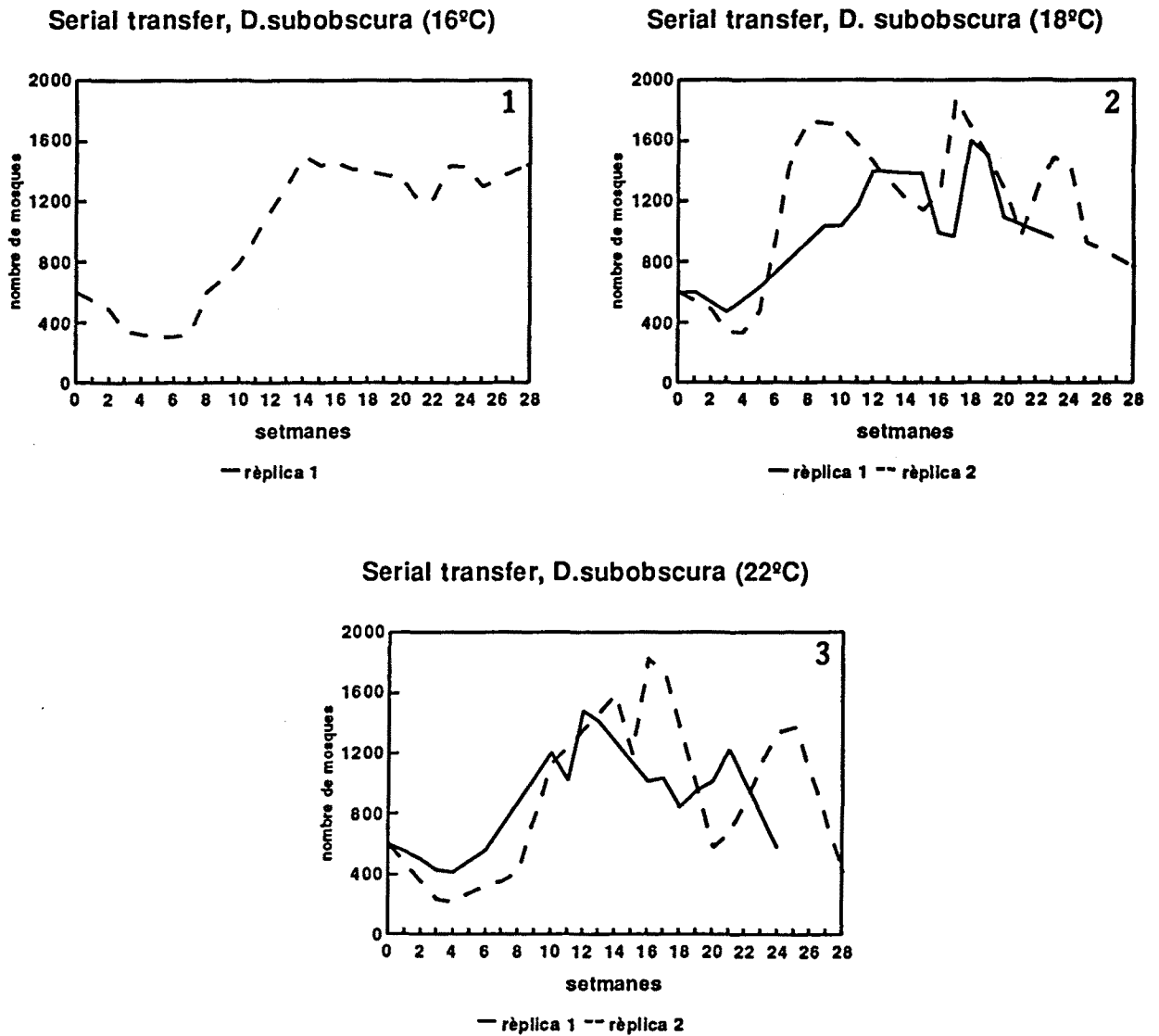


Figura 20. Nombre total de mosques en els cultius control de *D.subobscura* mantinguts segons la tècnica del "serial transfer" Tipus 1.

(Nogués, 1977). La mitjana de mosques per ampolla en aquesta temperatura, considerant les dues rèpliques conjuntament, és de 1231 ± 58 . A 22°C i també amb dues rèpliques, Fig 20.3, la mitjana és de 981 ± 81 . Igual que per a *D.pseudoobscura* hi ha una disminució del nombre d'individus quan hi ha un increment de la temperatura. Es parla de capacitat de suport o "carrying capacity" en referir-se al nombre d'individus de la població quan el medi queda saturat en els cultius monoespecífics; la població no augmenta més i es manté en equilibri. La capacitat de suport de *D.subobscura* és major que la de *D.pseudoobscura* a qualsevol temperatura. Així mateix aquests controls ens permeten descartar les condicions en el laboratori durant l'experiment com a causa de l'eliminació de *D.subobscura* en les poblacions mixtes ja que en solitari sobreviu perfectament.

De cinc condicions diferents de temperatura i freqüència inicial de les espècies s'han realitzat dues rèpliques no començades alhora; s'han comparat les dues rèpliques de cada una de les cinc combinacions segons la freqüència de *D.subobscura* en relació a *D.pseudoobscura* ($\ln \text{sub/pse}$). Les comparacions han estat fetes segons l'inici de l'experiment, considerant les setmanes des que s'havien fundat els cultius (temps inicial), i també tenint en compte la data en què s'havia realitzat l'experiment independentment de l'inici de l'estudi (temps real). A les Figures 21.1 - 25.1 estan representades les dues rèpliques de cada una de les condicions tenint en compte el temps inicial, els intervals en abscisses corresponen a les setmanes des de la fundació de cada un dels cultius; a les Figures 21.2 - 25.2 estan representades les rèpliques segons el temps real i així les abscisses corresponen als intervals setmanals a partir de la data en què es va començar la primera rèplica; cal notar que la segona rèplica es va començar aproximadament un mes més tard tal i com queda representat en les figures. Les diferències observades van ser analitzades mitjançant una t de Student (Taula 9). Respecte al temps inicial totes les rèpliques difereixen significativament a qualsevol freqüència inicial i temperatura, mentre que quan considerem el temps real en tres condicions (la de 16°C i les dues de 18°C) les rèpliques no presenten diferències significatives entre elles i en canvi les rèpliques mantingudes a 22°C sí que difereixen significativament. Així doncs 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).

Figura 21.1. Proporció de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* per a les dues rèpliques iniciades amb el 20% sub i 80% pseudo i mantingudes a 16°C mitjançant el "serial transfer" de Tipus 1. En abcises s'indiquen les setmanes des de l'inici dels experiments. El pendent de la recta de regressió equival al logaritme de l'eficàcia biològica relativa.

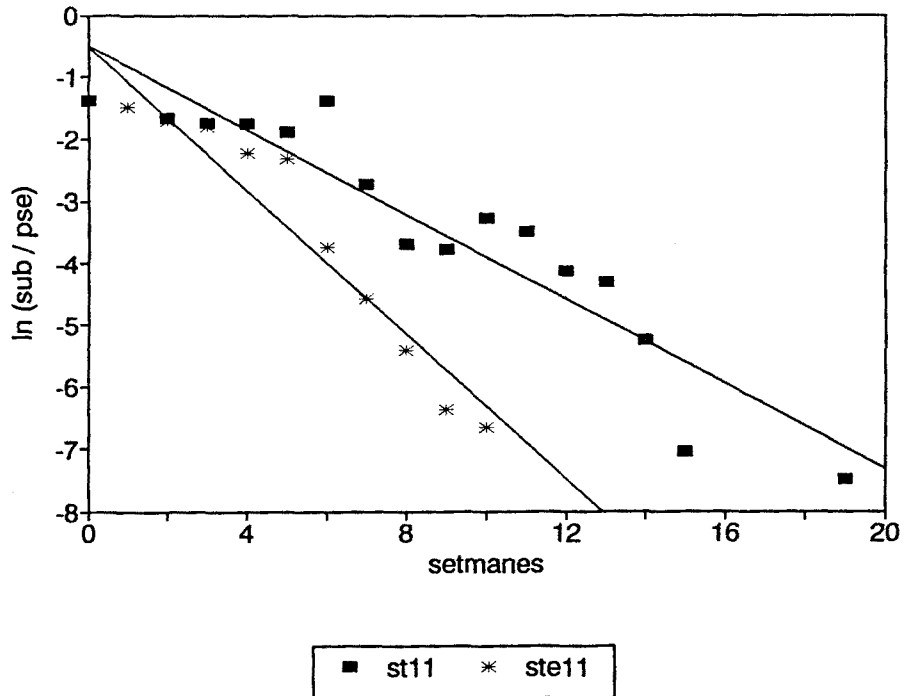


Figura 21.2. Proporció de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* per a les dues rèpliques iniciades amb el 20% sub i 80% pseudo i mantingudes a 16°C mitjançant el "serial transfer" de Tipus 1. En abcises s'indiquen els intervals setmanals des de l'inici de la primera rèplica; les dades de la segona rèplica estan desfasades en el temps de manera que coincideixen amb el temps real en que es realitzaven els experiments.

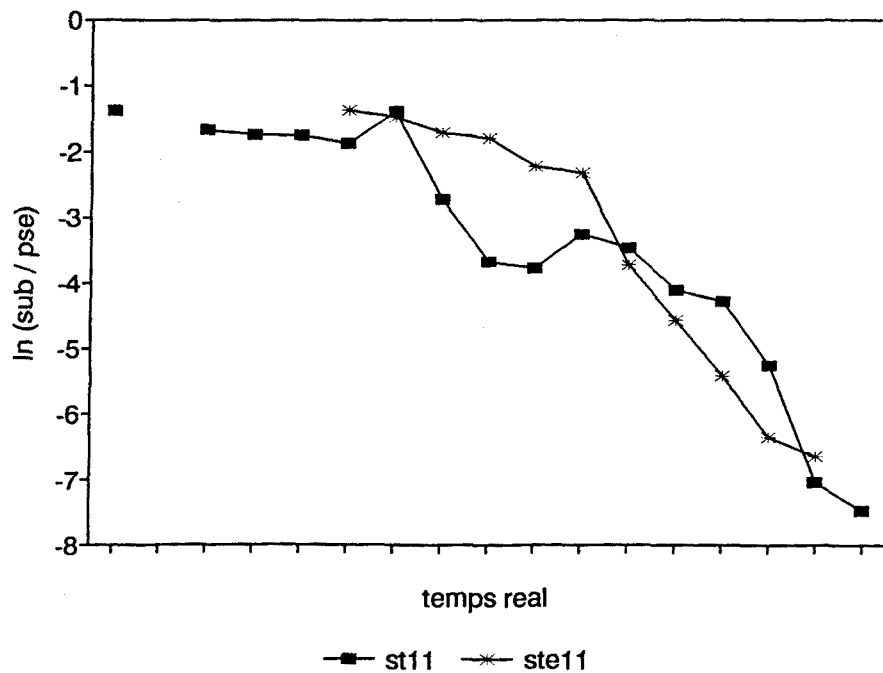


Figura 22.1. Proporció de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* per a les dues rèpliques iniciades amb el 20% sub i 80% pseudo i mantingudes a 18°C mitjançant el "serial transfer" de Tipus 1. En abcises s'indiquen les setmanes des de l'inici dels experiments. El pendent de la recta de regressió equival al logaritme de l'eficàcia biològica relativa.

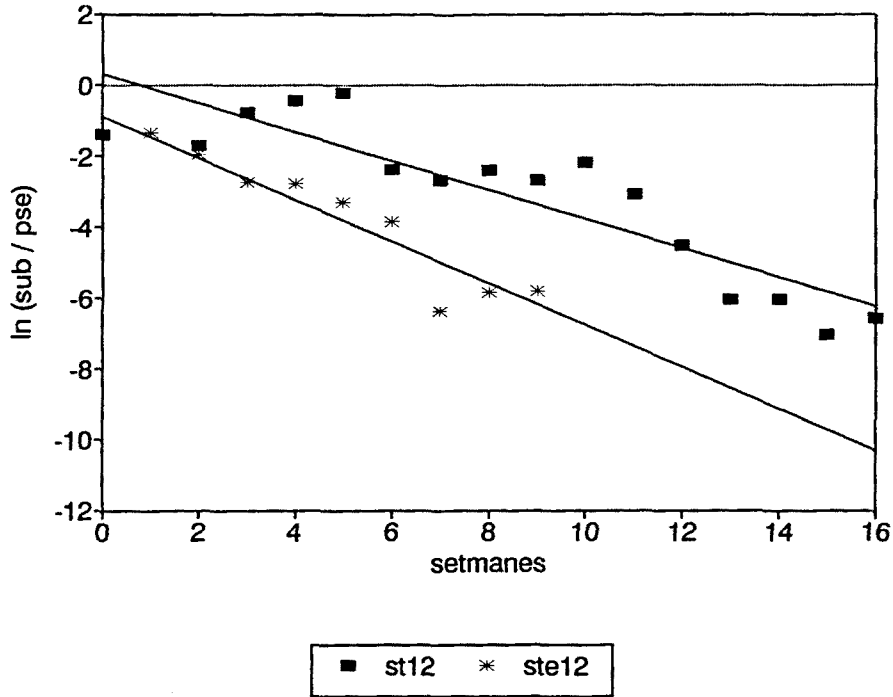


Figura 22.2. Proporció de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* per a les dues rèpliques iniciades amb el 20% sub i 80% pseudo i mantingudes a 18°C mitjançant el "serial transfer" de Tipus 1. En abcises s'indiquen els intervals setmanals des de l'inici de la primera rèplica; les dades de la segona rèplica estan desfasades en el temps de manera que coincideixen amb el temps real en que es realitzaven els experiments.

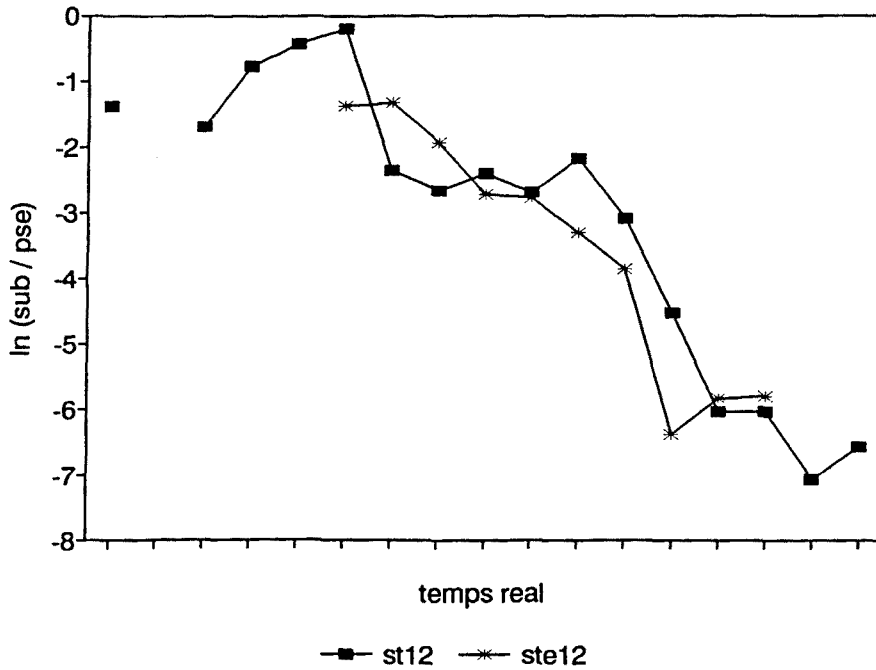


Figura 23.1. Proporció de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* per a les dues rèpliques iniciades amb el 20% sub i 80% pseudo i mantingudes a 22°C mitjançant el "serial transfer" de Tipus 1. En abcises s'indiquen les setmanes des de l'inici dels experiments. El pendent de la recta de regressió equival al logaritme de l'eficàcia biològica relativa.

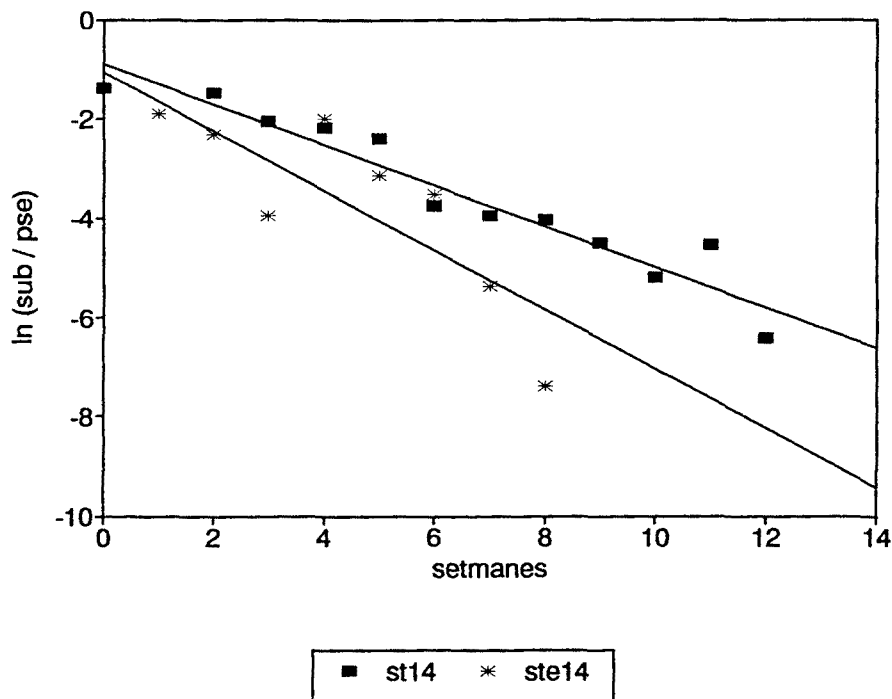


Figura 23.2. Proporció de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* per a les dues rèpliques iniciades amb el 20% sub i 80% pseudo i mantingudes a 22°C mitjançant el "serial transfer" de Tipus 1. En abcises s'indiquen els intervals setmanals des de l'inici de la primera rèplica; les dades de la segona rèplica estan desfasades en el temps de manera que coincideixen amb el temps real en que es realitzaven els experiments.

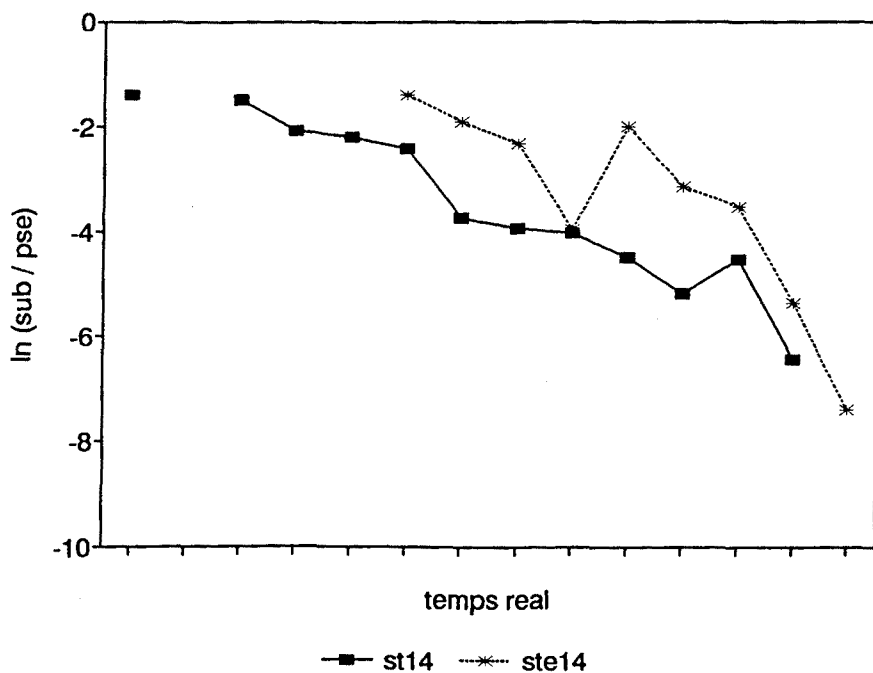


Figura 24.1. Proporció de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* per a les dues rèpliques iniciades amb el 80% sub i 20% pseudo i mantingudes a 18°C mitjançant el "serial transfer" de Tipus 1. En abcises s'indiquen les setmanes des de l'inici dels experiments. El pendent de la recta de regressió equival al logaritme de l'eficàcia biològica relativa.

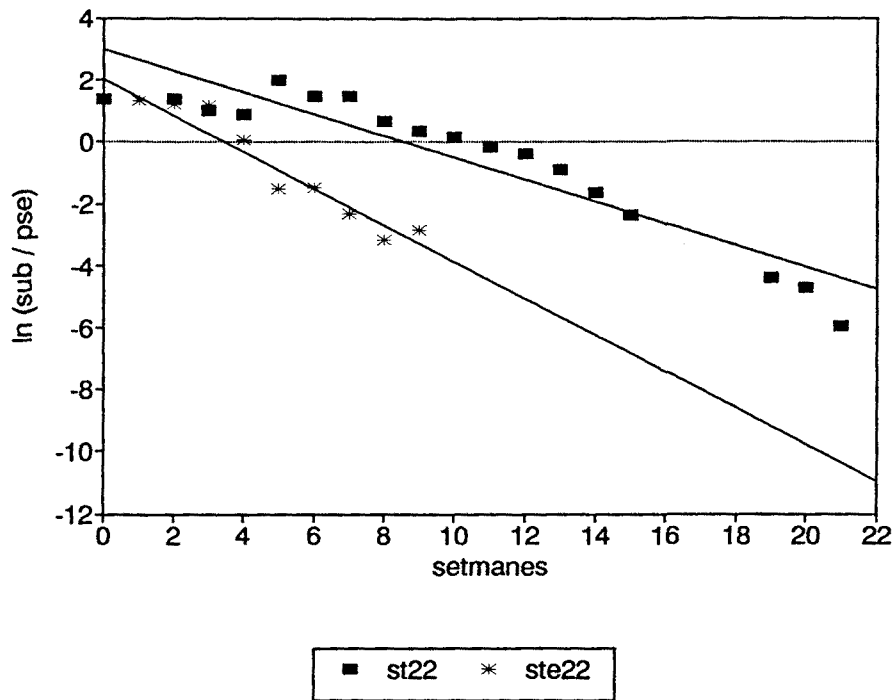


Figura 24.2. Proporció de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* per a les dues rèpliques iniciades amb el 80% sub i 20% pseudo i mantingudes a 18°C mitjançant el "serial transfer" de Tipus 1. En abcises s'indiquen els intervals setmanals des de l'inici de la primera rèplica; les dades de la segona rèplica estan desfasades en el temps de manera que coincideixen amb el temps real en que es realitzaven els experiments.

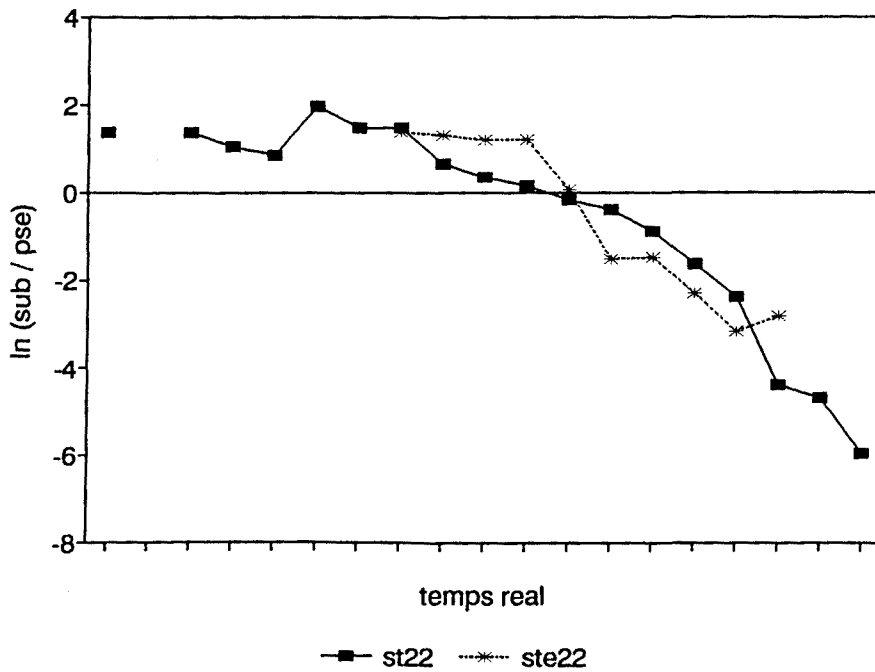


Figura 25.1. Proporció de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* per a les dues rèpliques iniciades amb el 80% sub i 20% pseudo i mantingudes a 22°C mitjançant el "serial transfer" de Tipus 1. En abcises s'indiquen les setmanes des de l'inici dels experiments. El pendent de la recta de regressió equival al logaritme de l'eficàcia biològica relativa.

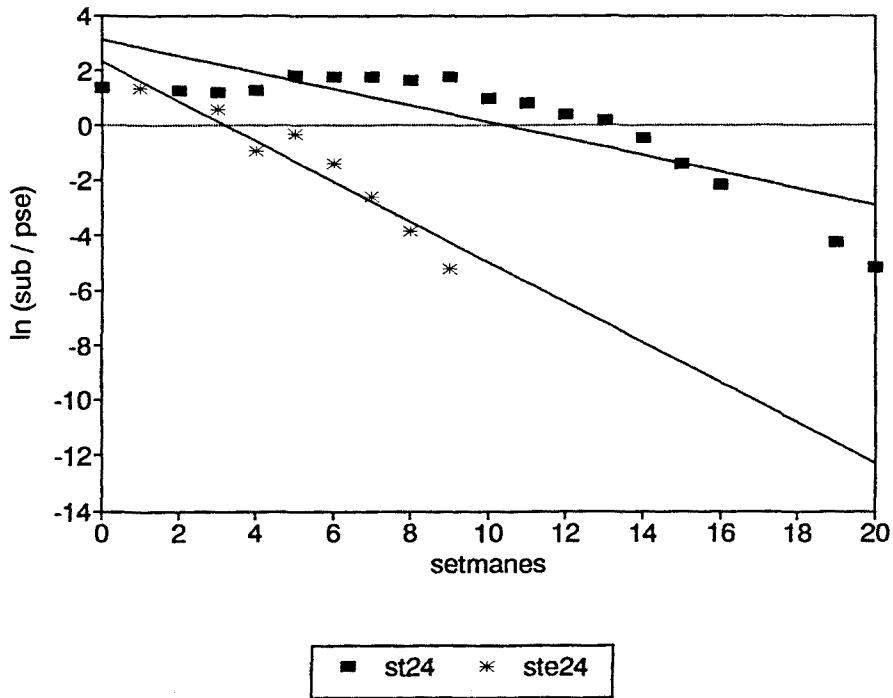
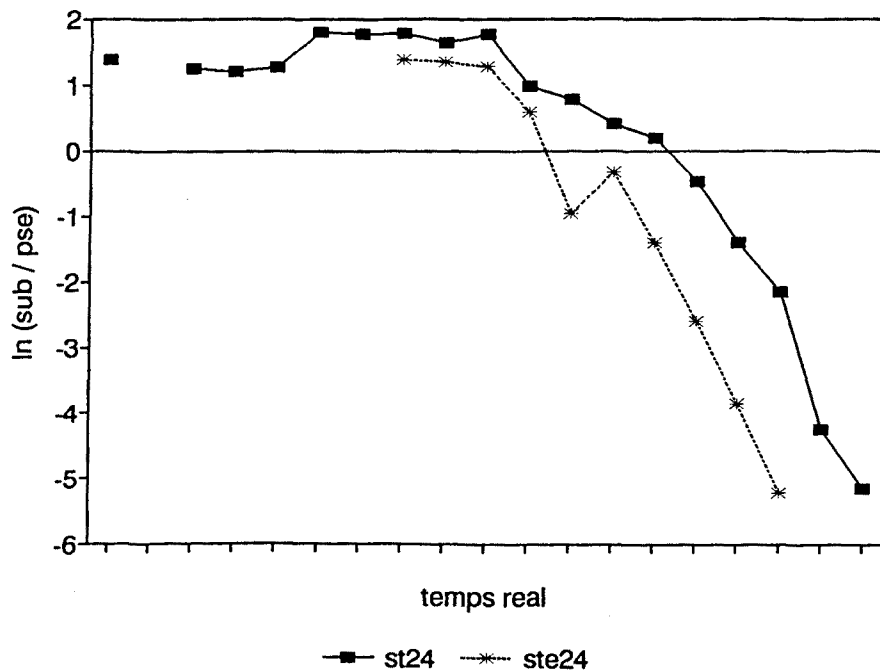


Figura 25.2. Proporció de *D.subobscura* respecte a *D.pseudoobscura* per a les dues rèpliques iniciades amb el 80% sub i 20% pseudo i mantingudes a 22°C mitjançant el "serial transfer" de Tipus 1. En abcises s'indiquen els intervals setmanals des de l'inici de la primera rèplica; les dades de la segona rèplica estan desfasades en el temps de manera que coincideixen amb el temps real en que es realitzaven els experiments.



Taula 9. Diferències observades entre les rèpliques del serial transfer Tipus 1 segons el temps d'inici de l'experiment (temps inicial), i la data en que es realitza (temps real). Les diferències són testades mitjançant una t de student.

Temperatura %sub/%pse (freq.inic.)	16°C 20%/80%	18°C 20%/80%	22°C 20%/80%	18°C 80%/20%	22°C 80%/20%
temps inicial	3.52 *	5.91 *	2.38 *	3.78 *	3.69 *
temps real	-0.98	-1.20	-5.22 *	-0.36	4.19 *

* = $p < 0.05$.

Ayala (1970) estima l'eficàcia biològica relativa o "fitness" relativa de diferents soques de *D.serrata* a partir de la competència interespecífica amb d'altres espècies mitjançant la tècnica del "serial transfer", i calcula el logaritme neperià de la fitness relativa com el pendent de la recta de regressió del logaritme neperià de la proporció d'una espècie sobre l'altra en el temps. En el present estudi hem calculat la fitness relativa de *D.subobscura* en relació a *D.pseudoobscura* per cada temperatura i rèplica (Taula 10). El logaritme neperià de la fitness relativa és negatiu, i la fitness relativa és menor que 1 indicant que *D.pseudoobscura* és superior a *D.subobscura* pel que fa a l'habilitat competidora. Podem observar com la fitness relativa es major per als vuit primers experiments que es van començar alhora, mentre que per a les poblacions començades un mes més tard l'eficàcia biològica és menor. Si considerem els experiments començats alhora com a rèpliques d'un mateix estudi, obtenim dos grups: el grup 1 està format pels vuit primers experiments, i el grup 2 pels set experiments començats un mes més tard. Ambdós grups segueixen una normal amb mitjana 0.6775 i desviació típica 0.0373 per al grup 1, i mitjana 0.5343 i desviació típica 0.0288 per al grup 2. Amb el test dels valors atípics (Peña, 1989) hem comprovat que els valors màxim i mínim de cada un dels grups es poden considerar homogenis a un nivell del 0.05, i per tant que els valors d'eficàcia relativa considerats com a rèpliques d'un grup són homogenis. Quan comparem mitjançant la t les diferències entre les mitjanes dels dos grups, obtenim que les diferències observades són estadísticament significatives

($t = 8.223$, $p < 0.001$). Això ens diu que l'eficàcia biològica relativa de *D.subobscura* en relació a *D.pseudoobscura* depèn de la data d'inici de l'experiment i no de la temperatura o de la freqüència inicial de cada una de les espècies.

Taula 10. Eficàcia biològica relativa (W) i logaritme neperià de l'eficàcia biològica relativa (m) de la soca d'Eureka de *D.subobscura* mesurada en relació a la competència amb la soca de Gilroy de *D.pseudoobscura*. El grup 1 està format pels vuit primers experiments i el grup 2 pels set experiments començats un mes més tard.

Exper.	Grup	T ^a	Freq. inici. <i>D.subobscura</i>	m ± SE	W
ST11	1	16	20%	-0.34 ± 0.034	0.71
ST12	1	18	20%	-0.41 ± 0.055	0.66
ST13	1	20	20%	-0.48 ± 0.053	0.62
ST14	1	22	20%	-0.41 ± 0.037	0.66
ST21	1	16	80%	-0.40 ± 0.027	0.67
ST22	1	18	80%	-0.35 ± 0.034	0.70
ST23	1	20	80%	-0.42 ± 0.035	0.66
ST24	1	22	80%	-0.30 ± 0.048	0.74
ST31	2	16	50%	-0.68 ± 0.061	0.51
ST34	2	22	50%	-0.61 ± 0.050	0.54
STE11	2	16	20%	-0.58 ± 0.058	0.56
STE12	2	18	20%	-0.59 ± 0.069	0.55
STE14	2	22	20%	-0.60 ± 0.138	0.55
STE22	2	18	80%	-0.59 ± 0.061	0.55
STE24	2	22	80%	-0.73 ± 0.078	0.48

3.2.2 Experiment Tipus 2

En els experiments de Tipus 2 es van mantenir les mateixes freqüències inicials que en els experiments de Tipus 1, alhora que les dues densitats triades ens permetien comparar la competència aproximadament en el punt de saturació dels recipients emprats (600 individus) i a densitats baixes (200 individus). Pel que fa a la temperatura s'havia

comprovat que no hi havia diferències significatives en relació al temps de desaparició de *D.subobscura* així com una millor actuació d'aquesta espècie a qualsevol temperatura en els cultius monoespecífics. Vam triar 18°C per ser una temperatura òptima per a *D.subobscura* al laboratori i 22°C per la rapidesa en obtenir la descendència juntament amb el bon funcionament que presentaven les nostres soques de *D.subobscura* en aquesta temperatura.

Les variables mesurades en cada experiment són les que anomenem supervivència (SURVT), que és el percentatge d'individus que han sobreviscut després d'una setmana, i productivitat (PRODT) que és el nombre de descendents per femella que emergeixen d'una ampolla. SURVT i PRODT estan altament correlacionades tant si considerem *D.subobscura* ($r=0.3415$, $p<0.001$) com quan considerem *D.pseudoobscura* ($r=0.3990$, $p<0.001$), és a dir quan el nombre de supervivents és elevat també és gran el nombre de descendents. Quan aquestes variables estan separades per sexes parlem de (SURV) i (PROD). Per les femelles SURV i PROD també estan correlacionades tant per *D.subobscura* ($r=0.3747$, $p<0.001$) com quan considerem *D.pseudoobscura* ($r=0.3686$, $p<0.001$), és a dir quan sobreviuen més femelles s'incrementa el nombre de femelles que emergeixen en els pots. Si analitzem la correlació a les dues densitats per separat obtenim que SURVT i PRODT tant sols estan correlacionades significativament per a *D.subobscura* i a alta densitat ($r=0.4763$, $p<0.001$); així mateix quan analitzem les femelles i cada densitat per separat veiem que SURV i PROD sols estan correlacionades per a *D.subobscura* tant a baixa ($r=0.2719$, $p<0.01$) com a alta densitat ($r=0.4370$, $p<0.001$). Sembla doncs que la correlació trobada anteriorment a *D.pseudoobscura* quan s'utilitzen totes les dades és un artefacte i que tant sols *D.subobscura* presenta una major productivitat quan augmenta la supervivència.

Aquestes variables han estat normalitzades per tal d'analitzar les diferències mitjançant l'anàlisi multivariant, SURVN i SURVTN són les supervivències normalitzades, i PRODN i PRODTN són les productivitats normalitzades, tal i com s'ha ressenyat a l'apartat de material i mètodes.