

**UNIVERSITAT DE BARCELONA
FACULTAT DE BIOLOGIA
DEPARTAMENT DE GENÈTICA**

Tesi Doctoral que Na

MERCÈ ARGEMÍ CAMPRUBÍ

presenta per a obtenir el títol de Doctora en Biologia sobre el tema

**"Dinàmica Evolutiva d'una comunitat de *Drosophila*
(*Drosophilidae: Diptera*)"**

Barcelona, 2 de desembre de 2002

ÍNDEX

PRÓLEG.....	1
INTRODUCCIÓ.....	5
OBJECTIUS.....	23
RESULTATS	
CAPÍTOL I. Captures	
1. Presentació de les dades.....	29
2. Característiques de les espècies	32
3. Abundància d'individus capturats.....	37
4. Intervals de temperatura i humitat.....	44
CAPÍTOL II. Anàlisi comparativa d'una comunitat de Drosòfílids (Drosophilidae; Diptera) capturats en dos períodes distants en el temps.	
1. Estimació de la riquesa d'espècies.....	50
2. Models d'abundància d'espècies.....	53
3. Mesures de diversitat.....	57
4. Similitud de comportament entre espècies.....	61
5. Similitud de captures.....	62
"Comparative analysis of a community of Drosophilids(Drosophilidae; Diptera) sampled in two periods widely separated in time". J. Zool. Syst. Evol. Res. 37 (1999).....	63
CAPÍTOL III. Anàlisi dels models d'activitat diària de sis espècies de <i>Drosophila</i> (Diptera, Drosophilidae) a Bordils (Nord Est d'Espanya)	
1. Corbes d'activitat diària.....	73
2. Angle solar.....	75
3. Relació amb la temperatura i la humitat.....	76
4. Comparació de l'activitat diària entre espècies.....	77
5. Relació de l'activitat diària de les espècies i l'angle olar.....	78

6. Comparació de l'activitat diària segons el sexe.....	79
"Analysis of the diurnal activity patterns of six species of <i>Drosophila</i> (Diptera, Drosophilidae) at Bordils (North East of Spain)". Mitt. Schweiz. ent. Ges. 73 (2000).....	81

CAPÍTOL IV. Dinàmica microevolutiva d'una comunitat de Drosòfílids

1. Semblances entre captures. Distància de Prevosti.....	95
2. Semblances entre mesos respecte a la temperatura i la humitat. Distància de Chebychev.....	97
3. Intervalls preferents de temperatura i humitat per les espècies estudiades.....	98
4. Similitud d'activitat entre espècies. Distància de Prevosti. Test de Mantel.....	99
" Microevolutionary dynamics of a community of Drosophilids". Acceptat a J. Zool. Syst. Evol. Res.	103

CAPÍTOL V. Estudi d'una comunitat de Drosòfílids (Drosophilidae; Diptera) a la localitat de Bordils (Girona).

1. Comparació de mètodes de captura.....	129
2. Comparació de la proporció de sexes.....	131
3. Estacionalitat de les espècies estudiades segons el sexe.....	132
"Estudi d'una comunitat de Drosòfílids (Drosophilidae; Diptera) a la localitat de Bordils (Girona)". Acceptat a Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.....	135

DISCUSSIÓ GENERAL i CONCLUSIONS.....161

BIBLIOGRAFIA.....181

PRÒLEG

El Gènere *Drosophila* està format per un conjunt d'espècies ampliament distribuïdes arreu del món i que han estat objecte de nombrosos estudis de recerca en Genètica des de començaments del segle XX. Una de les espècies no cosmopolites més estudiada ha estat *Drosophila subobscura*. El nostre grup de treball ha investigat durant molts anys la dinàmica microevolutiva d'aquesta espècie a nivell molecular – estudis inicials de la variabilitat aloenzimàtica i posteriorment l'anàlisi de loci microsatèl·lits i seqüenciació del gen *Odh* – i també a nivell dels gens letals i del polimorfisme cromosòmic per inversions. Cal destacar les implicacions evolutives que ha tingut el fenomen de la colonització d'Amèrica duta a terme per aquesta espècie, el qual ha permès demostrar el caràcter adaptatiu del polimorfisme cromosòmic per inversions, així com la rapidesa amb la que es poden establir en les àrees colonitzades clines latitudinals tant per aquest polimorfisme com per caràcters quantitius, equivalents a les que es troben a la regió paleàrtica d'origen.

Aquests diferents nivells analitzats de la genètica evolutiva de *D.subobscura* calia completar-los amb un coneixement més profund del comportament de la espècie en estat salvatge. *D.subobscura* es una espècie generalista i de fet es disposa de poques dades referents a alguns aspectes bàsics del seus ritmes d'activitat dintre de l'ecosistema natural. Per exemple, no sabem amb certesa quantes generacions té al any ni perquè presenta fluctuacions tan fortes del cens poblacional. Les dades relatives a la seva capacitat de dispersió també son escasses. De fet, és molt important poder disposar d'informació respecte als ritmes d'activitat diària i estacional de les espècies per poder entendre l'estructura genètica de les poblacions i estimar alguns paràmetres bàsics dels models teòrics de genètica evolutiva.

En aquesta Tesi Doctoral s'ha estudiat la dinàmica microevolutiva de *D.subobscura* en relació a la d'altres espècies de *Drosophila* simpàtrides situades en la mateixa localitat, tot relacionant-la amb alguns paràmetres ambientals. S'ha

intentat obtenir un conjunt de dades i resultats que pal·liessin, fins a on fos possible, la manca de coneixements que hi ha respecte a alguns aspectes de l'ecologia evolutiva de l'espècie, fonamentals per entendre l'estructura genètica de les poblacions. S'ha analitzat l'activitat diària de *D.subobscura* i la d'altres drosòfílids, els ritmes estacionals que presenten aquestes poblacions, la relació de l'activitat de les espècies amb determinats factors ambientals com la temperatura, la humitat i la lluminositat (utilitzant l'angle solar), així com la resposta diferenciada segons els sexes. Un altre aspecte fonamental estudiat ha estat la variació a llarg termini de la composició d'espècies i les seves possibles causes. La finalitat de tot aquest treball és obtenir informació que ens permeti entendre millor els processos d'adaptació i les conseqüències de la selecció natural, així com en un terreny més aplicat, obtenir dades relatives a la variació de la biodiversitat tan a curt com a llarg termini.

INTRODUCCIÓ

1 - ELS DROSOFÍLIDS

En el segle XVIII, Scopoli (1763), Linné (1766) i Fabricius (1787) en els seus estudis entomològics, ya varen descriure espècies considerades actualment com Drosofilids. Posteriorment, es troben nombroses descripcions de les espècies Paleàrtiques de *Drosophila* realitzades principalment per Fallén (1823). Castle (1906) va ser el primer que va reconèixer la utilitat de *Drosophila melanogaster* per l'anàlisi genètica. Es pot afirmar, també, que gràcies als avenços de la genètica de *Drosophila*, es va poder desenvolupar la teoria neodarwinista de l'evolució (Dobzhansky, 1937). Respecte a la sistemàtica de *Drosophila*, un dels pioners és Duda (1924a, 1924b, 1934-35) que per exemple va proposar la subfamília Steganinae. Tot i que el treball de Duda ha estat el més complet que s'ha fet de la família Drosophilidae, han sigut els estudis de Sturtevant els que han tingut més influència en la classificació dels drosofilids. Sturtevant es pot considerar el fundador de la "drosofilologia". Són clàssics els seus treballs de la classificació en subgèneres del gènere *Drosophila* (Sturtevant, 1921, 1939, 1942), la qual encara s'utilitza ja que ens aporta una font d'informació faunística important. Posteriorment, Burla (1951) a Suïssa, va actualitzar les claus taxonomiques i les dades ecologiques d'algunes espècies de Drosofilids, i va insistir també en la importància d'obtenir mostres utilitzant trapes adequades (fruits fermentats), a més a més de la mànega sense esquer. Seguint les seves indicacions es varen realitzar estudis extensius de la fauna de Drosofilids en bastants països europeus. En particular a Espanya, trobem els estudis de Monclús (1964, 1976) i Ortiz (1968) com a pioners. Recentment Okada (1989) ha proposat altres subfamílies i grups de gèneres. En el moment actual els estudis dels drosofilistes s'han decantat cap a un coneixement més profund de l'ecologia de les poblacions naturals. De totes

maneres, creiem que l'existència de problemes faunístics en diferents àrees només es pot resoldre amb una recerca específica.

En la revisió més recent de la classificació dels gèneres de la família Drosophilidae (Grimaldi, 1990) es proposa un sistema filogenètic que incorpora les categories de tribu, subtribu, infratribu i grups de gèneres. La nova classificació es basa en una anàlisi cladística utilitzant un programa de màxima parsimonia i 217 caràcters morfològics dels adults d'un conjunt de 120 espècies representatives de la família. Els Drosophilidae constitueixen un grup monofilètic, caracteritzat per presentar dues interrupcions en la vena costal de l'ala, una sutura lateral en el pedicel, tres parells de quetes orbitals frontals (el primer parell proclinat i els altres reclinats), els parells d'espíacles abdominals VI i VII situats a la base de la VII tergita en els mascles, en els quals s'han perdut la tergita VII i l'esternita VI i s'ha perdut també la petita cèl·lula alar basal medial (rederivada en alguns tàxons).

La família Drosophilidae està formada per 65 gèneres i més de 3500 espècies descrites en tot el món (Bächli, 1998). Molts dels gèneres es troben únicament a regions tropicals. El gènere *Drosophila* Fallén és el més abundant a nivell mundial, amb més de la meitat de les espècies conegudes (un 53%). Si ens situem a la regió Paleàrtica trobem 364 espècies conegudes i 18 gèneres (Bächli i Rocha-Pité, 1981). Aquest nombre total d'espècies sembla petit en comparació de l'extensió de la regió Paleàrtica, però es repeteix la proporció respecte d'altres grups d'animals d'aquesta regió, una possible explicació d'aquesta poca diversitat faunística podrien ser el conjunt d'esdeveniments geològics i les condicions extremes de vida en amplies zones d'aquesta regió. Respecte al gènere *Drosophila* es coneixen 140 espècies classificades en 27 grups. El segon gènere més ampli és *Amiota* amb 44 espècies i el tercer és *Scaptomyza* amb 20 espècies. La regió Paleàrtica (Figura 1) es divideix en 4 subregions:

- Europea, compren la major part d'Europa, exceptuant les zones del Sud que no varen ser cobertes de glaç en el Pleistocé.
- Mediterrània, inclou el Sud d'Europa, el Nord d'Àfrica, el Pròxim Orient i la planícia Iraniana- Afgana.

- Siberiana, formada per les àrees amb tundra, boscos de coníferes i estepes, i els grans deserts d'Àsia Central i Nord.
- Manxúria, conté Nord de la Xina, Corea, les principals illes del Japó i l'àrea d'Ussuri a Sibèria.

Figura 1. Mapa de la regió Paleàrtica (Bächli et al., 1981)



El present estudi està situat a la subregió Mediterrània on es coneixen 57 espècies de la família Drosophilidae. Segons Bächli *et al.* (1981) la subregió més "propera" és l'europea en quan a la composició d'espècies i amb notables diferències respecte les altres dues. Es troben espècies com *D.subobscura* i *D.phalerata* tant a la subregió mediterrània com a l'europea, així com altres espècies dels gèneres *Gitona*, *Scaptodrosophila* i *Scaptomyza*. A la regió Paleàrtica hi ha 199 espècies de les 364 conegudes que són endèmiques, de totes

maneres a vegades és difícil considerar una espècie com endèmica ja que es desconeix l'àrea on es pot trobar.

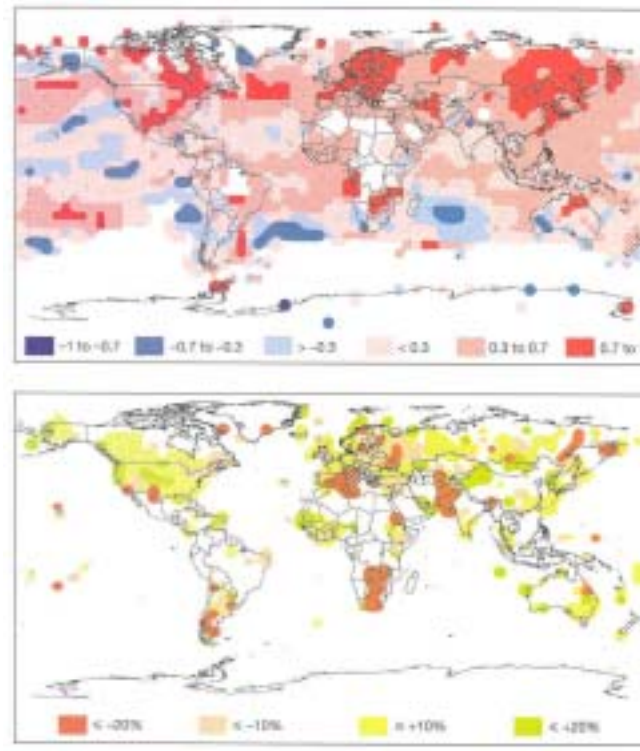
De les espècies de Drosophilidae s'han trobat una vintena que tenen una distribució més o menys cosmopolita, bàsicament les espècies que tenen un habitat relacionat amb l'entorn humà. Les espècies *D.busckii*, *D.funnebris*, *D.melanogaster*, *Scaptomyza pallida* i *Scaptomyza graminum* són bastant freqüents a totes les regions. Es creu que algunes d'elles varen ser introduïdes a la regió Paleàrtica per l'efecte de l'home i encara segueixen estretament lligades a l'activitat humana. La dispersió de les espècies domèstiques en grans àrees es troba associada principalment amb el transport de fruits i vegetals o amb el cultiu de plantes exòtiques. Considerant la tolerància ecològica, el grau d'adaptació a hàbitats no-domèstics i la velocitat de dispersió, es pot estimar aproximadament el moment en el qual determinades espècies varen ser introduïdes, per exemple, David *et al.* (1976) troben indicis de la invasió d'Europa i Est d'Àsia en les èpoques prehistòriques per part de *D.melanogaster*.

2 - ELS FACTORS AMBIENTALS

Actualment hi han proves dels impactes ecològics del recent canvi climàtic (Gian-Reto *et al.*, 2002). Aquest canvi ha afectat des dels ambients polars terrestres fins als ambients marins tropicals. Les respostes que s'han detectat de la flora i la fauna afecten a una gran varietat d'ecosistemes i organitzacions jeràrquiques, des del nivell d'espècies fins al nivell de les comunitats. Hi ha una qüestió cabdal en el rerafons d'aquest fenomen: encara no es coneixen amb certesa les trajectòries evolutives que aquest canvi climàtic determinarà, malgrat que ja es disposa d'informació relativa a moltes respostes ecològiques induïdes per aquest canvi.

El clima del planeta s'ha escalfat en uns 0.6°C durant els darrers 100 anys, amb dos períodes principals d'escalfament, entre 1910 i 1945, i des del 1976 fins l'actualitat. La taxa d'escalfament durant l'últim període ha sigut aproximadament el doble que la del primer, i més alta que la de qualsevol altre període dels darrers 1.000 anys (Climate change, 2001). Tanmateix, els organismes, les poblacions i les comunitats ecològiques no responen a les mitjanes globals, sinó als canvis regionals, els quals són molt heterogenis en l'espai. Aquests canvis regionals són, doncs, més significatius en el context de les respostes ecològiques en front del canvi climàtic. En moltes regions hi ha una asimetria de l'escalfament que determinarà, sens dubte, una heterogeneïtat de la dinàmica evolutiva dels diferents sistemes. La amplitud dels intervals de temperatura diaris ha disminuït degut a que les temperatures mínimes s'han incrementat amb una taxa dues vegades més alta que la de les temperatures màximes. Degut a això, els períodes sense gelades en moltes regions situades en latituds mitjanes i elevades estan augmentant. Els canvis de la pluviositat tampoc han sigut uniformes, ni en l'espai ni en el temps.

Figura 2. Canvis a nivell mundial de la temperatura (figura superior) en °C per dècada, i de la pluviositat (figura inferior) en % per dècada, des del 1976 fins al 1990. (Gian-Reto et al., 2002)



En l'actualitat ja es disposa de dades referents a l'efecte que han tingut aquests canvis climàtics recents sobre un gran nombre d'organismes amb distribucions geogràfiques molt diverses. Les conseqüències d'aquests últims 30 anys d'escalfament global s'han detectat a diferents nivells ecològics i genètics: (1) al nivell de la fenologia - mesura de la durada de les activitats estacionals dels animals i les plantes - i fisiologia dels organismes, (2) de les variacions de les àrees de distribució de les espècies, (3) de la composició i les interaccions dintre de les comunitats i (4) de l'estructura i dinàmica dels ecosistemes. El treball que s'ha realitzat i que es presenta en aquesta memòria sobre la dinàmica microevolutiva de la comunitat de drosòfílids de Bordils (Girona), ha permès

obtenir informació rellevant relativa al nivell (3), així com també definir i mesurar paràmetres relatius a l'activitat diària dels adults, la estacionalitat i la biodiversitat dels drosofilids de la zona, els quals constituïran la base per realitzar estudis a llarg termini, amb l'objectiu de conèixer les trajectòries evolutives que aquesta comunitat seguirà dins d'aquest context de canvi global.

La fenologia és potser el procés més senzill en el qual es poden seguir els canvis en la dinàmica evolutiva de les espècies produïts com a resposta en front del canvi climàtic. En aquest sentit han sigut força estudiats els ocells, els insectes i algunes plantes, ja que inclouen algunes espècies populars i fàcilment identificables. Per tant, ja es disposa d'algunes bases de dades referents a les variacions fenològiques a llarg termini. Tant a Europa com a Amèrica s'han detectat variacions fenològiques que, molt probablement, reflecteixen respostes en front d'un canvi climàtic recent (Bairlein *et al.*, 2001; Menzel *et al.*, 2001). Els canvis detectats en el començament de les activitats primaverals inclouen, per exemple, un avançament de l'època de la reproducció d'alguns ocells, l'arribada dels primers migrants, el començament dels ritmes d'activitat diària d'algunes papallones, el començament de la posta en alguns amfibis i de la floració d'algunes plantes. En general, les activitats primaverals han començat cada vegada més aviat des dels anys seixanta. Altres observacions indiquen que també hi ha hagut un retard en el començament dels processos fenològics que caracteritzen la tardor, encara que en aquest cas els canvis no són tan evidents i presenten un model més heterogeni.

En general, les condicions climàtiques influeixen les distribucions de les espècies, molt sovint mitjançant límits fisiològics, específics de cada espècie, de tolerància a la temperatura i a la pluviositat. Amb l'escalfament global, aquests "embolcalls climàtics" es desplacen cap els pols o bé cap a altituds més elevades. Com a conseqüència d'aquest fet, s'espera que les distribucions de les espècies canviïn i es desplacin també cap els pols, segons la latitud, i cap a zones més elevades. Molts estudis dels impactes biològics del canvi climàtic s'han centrat en l'anàlisi de l'abundància i distribució de les espècies, per poder detectar els canvis sistemàtics predits. Les espècies migratòries han sigut unes de les més

estudiades, malgrat que molt sovint presenten grans fluctuacions anuals, sobretot pel que es refereix als llocs de cria, i això fa difícil detectar els canvis sistemàtics a llarg termini. Per altre banda, els canvis en els límits de distribució de les espècies sedentàries són deguts als processos més lents d'extincions de poblacions i colonitzacions. És per això que en aquest darrer grup és més fàcil detectar canvis geogràfics autèntics, ja que aquests són més sistemàtics i els "missing data" no tenen un impacte tant gran. Actualment s'ha demostrat que les àrees de distribució de molts grups taxonòmics s'han desplaçat cap els pols i cap a zones més elevades durant el segle XX (Hughes, 2000; McCarty, 2001; Parmesan *et al.*, 1999).

Els factors que afecten la distribució de les espècies tenen interaccions molt complexes i, per tant, no sempre s'observen correlacions senzilles amb els canvis de temperatura. Sovint els canvis observats en les àrees de distribució de les espècies són episòdics, més que graduals o monòtons. Les taxes de canvi de les àrees de distribució varien molt entre espècies i dintre de cada espècie, la qual cosa implica una capacitat de dispersió diferencial. Per exemple, mentre que el desplaçament en altitud d'algunes espècies de plantes alpines queda per sota del canvi isotèrmic de 8-10 m per dècada, les papallones detecten ràpidament l'escalfament de cada dècada, de manera que els desplaçaments cap el nord i cap a zones més elevades es corresponen millor amb els canvis de les isoterms. El treball que es presenta en aquesta memòria, relatiu a la dinàmica microevolutiva de la comunitat de drosòfílids de Bordils, ens permet obtenir informació sobre alguns d'aquests regimens climàtics que, com s'ha comentat abans, influeixen en les distribucions de les espècies, com per exemple la caracterització de llindars fisiològics específics de tolerància a la temperatura i a la humitat. També, al tractar-se d'espècies no migratòries, és més fàcil detectar canvis ecològics no episòdics a llarg termini, i per tant que les dades obtingudes, i les que s'obtinguin en estudis posteriors, constitueixin una sèrie temporal robusta que permeti caracteritzar inequívocament les tendències observades i relacionar-les amb el canvi climàtic.

L'agrupament d'espècies en comunitats ecològiques reflecteix interaccions entre els organismes i també entre aquests i l'ambient abiòtic. Per tant, és d'esperar que un canvi climàtic ràpid o esdeveniments climàtics extrems puguin alterar la composició de les comunitats. Per exemple, en el desert de Sonora, en el sud-oest dels Estats Units, s'han atribuït a canvis climàtics regionals l'increment recent de la densitat de vegetació arbustiva, principalment matolls, l'extinció d'espècies animals prèviament establertes en la zona i l'increment d'espècies animals que abans eren molt rares en aquell indret (Brown *et al.*, 1997). A més a més, alguns dels canvis en les distribucions geogràfiques de les espècies que s'han comentat abans inclouen canvis a nivell de les comunitats (Pounds, J.A. *et al.*, 1999). Els canvis en les distribucions són sovint asimètrics en el sentit que és més probable observar invasions d'espècies procedents d'altituds o latituds més baixes que observar un desplaçament de les espècies residents cap els pols o cap a altituds més elevades. Com a resultat de tot això, s'observa un increment transitori de la riquesa d'espècies de la comunitat en qüestió, degut a la variabilitat de les taxes de canvi de les àrees de distribució de cada espècie. Cal poder destriar molt bé aquests fenòmens d'altres que, com el cas de la introducció temporal d'una espècie en un hàbitat – degut moltes vegades a un transport humà - i la seva desaparició poques generacions després, no estan relacionats amb el canvi climàtic. En el treball que es presenta en aquesta memòria s'ha pogut detectar l'extinció d'una espècie (*Drosophila picta*) en la localitat estudiada, molt probablement relacionada amb fenòmens de degradació de l'hàbitat relacionats d'alguna manera amb el canvi climàtic, i també la introducció temporal i posterior desaparició d'un altre espècie (*Drosophila littoralis*) que constitueix, sense cap mena de dubte, un exemple del segon cas.

Les respostes de les espècies al canvi climàtic poden alterar les seves interaccions amb d'altres espècies situades en el mateix nivell tròfic o en nivells tròfics adjacents. Quan les espècies que competeixen o que interaccionen molt directament presenten respostes o susceptibilitats al canvi divergents, el resultat de les seves interaccions poden ser alterats, tal com ho demostren les dades de les variacions a llarg termini, tant d'organismes terrestres com marins (Saetre *et*

al., 1999). En els organismes terrestres ectotèrmics, els efectes directes del clima sobre el desenvolupament, la distribució en l'espai i les interaccions entre les espècies, estan molt influïts per les condicions ambientals. La temperatura i la humitat afecten la seva fisiologia reproductiva i la dinàmica de les poblacions. La complexitat de les interaccions ecològiques fa difícil extrapolar les dades obtingudes en l'estudi dels individus i les poblacions al nivell de les comunitats o dels ecosistemes. Cal conèixer millor quins són els efectes de les variacions estocàstiques a curt i a llarg termini, i els processos intrínsecs de les poblacions, sobre la dinàmica de les comunitats i la seva estabilitat (Post *et al.*, 2001). El treball que s'ha dut a terme a Bordils ha permès obtenir dades sobre les variacions estocàstiques a curt termini i conèixer també alguns processos intrínsecs relacionats amb l'activitat diària de les espècies i la estacionalitat. Per altra banda, constitueix un primer anàlisi per estudis a llarg termini de l'evolució d'aquesta comunitat de drosòfílids. Com han demostrat tant la teoria ecològica com la història de la conservació, els paisatges actuals determinen que els ecosistemes tinguin poca flexibilitat per poder ajustar-se als canvis ambientals ràpids. Al contrari del que succeeix amb les respostes històriques i les migracions, les espècies de moltes àrees actualment s'han de moure en un paisatge que l'activitat humana ha fet cada vegada més infranquejable. A més a més, alguns estudis han demostrat que el canvi climàtic pot reforçar els efectes perjudicials de l'explotació humana i la mala administració, portant a les espècies, junt a les toleràncies dels ecosistemes al límit de la seva capacitat.

L'èxit d'una comunitat de drosòfílids depèn de la seva adaptació a les condicions climàtiques. Els cicles anuals de temperatura de les àrees produeix un alt grau d'estrès i la supervivència de la població depèn dels estadis en el seu cicle vital que poden apaivagar els efectes d'aquest estrès estacional. Trobem que les espècies de drosòfílids en les regions temperades han de sobreviure per una banda als efectes d'una combinació de calor/sequera i per altra a unes baixes temperatures. Caldria distingir entre les condicions necessàries per "viure" (alimentar-se i reproduir-se) i les condicions suficients per "sobreviure" (Parsons, 1977) . S'ha observat que *D.melanogaster* entre 6°C i 12°C pot sobreviure en un

estat fisiològic quiescent, inactiu durant uns quans mesos, mentre que a temperatures superiors a 12°C l'espècie ja és activa (s'aparella i es reproduïx). (McKenzie, 1975).

És probable que el gènere *Drosophila* s'originés en el tròpic (Stalker, 1976) i que diferents membres d'aquest gènere s'hagin estès des de les regions tropicals cap a les zones temperades patint una selecció respecte la capacitat d'utilitzar recursos sota condicions ambientals extremes. Aquest procés s'hauria repetit diverses vegades durant l'evolució del gènere.

Trobem que mentre el límit inferior d'utilització de recursos ve donat principalment per la temperatura, el límit superior depèn de la temperatura i de la humitat relativa. Els petits insectes tenen una ratio: grandària del cos/volum, elevada, això provoca que la quantitat d'aigua perduda per evaporació sigui gran en comparació de la que poden emmagatzemar i és d'esperar doncs que amb temperatures elevades i humitats relatives baixes l'activitat de les diferents espècies de drosòfílids sigui pràcticament nul·la. S'ha trobat que individus adults de les espècies *D.melanogaster* i *D.simulans* poden sobreviure curts períodes de temps (unes 6 hores) a temperatures entre 30°C i 34°C però amb humitats de l'ordre del 95% (Parsons, 1979). Per tant si les espècies de drosòfílids poden trobar un microhabitat humit llavors són capaces de sobreviure en períodes d'altres temperatures en estat salvatge. En general es coneix l'efecte en l'activitat de les espècies cosmopolites en quan a altes o baixes temperatures en diferents regions del món. Per tan la distribució i abundància dels drosòfílids en estat salvatge depen directament de la temperatura i humitat ambientals, així com de les variacions estacionals i diàries d'aquests factors en els microhabitats.

3 - L'ACTIVITAT DIÀRIA I L'ESTACIONALITAT

La base teòrica i pràctica de l'estudi de l'estacionalitat en els insectes està ben desenvolupada, però *Drosophila* no es pot considerar encara un organisme model per aquests tipus d'estudis. La idea de que els drosòfílids passen l'hivern a l'exterior, o bé que poden sobreviure en les estacions molt càlides o seques, és molt antiga. Dobzhansky and Epling (1944) van observar que les poblacions de *D.pseudoobscura* de Califòrnia podien desenvolupar-se activament durant els mesos més càlids de l'estiu. L'adaptació a les estacions és, principalment, una adaptació a un clima variable i a tot un espectre de conseqüències secundàries. Aquesta adaptació inclou l'evolució d'una resistència a les condicions més extremes per part d'una fase del cicle biològic de l'insecte (larves, pupes o adults) i la sincronització de les fases més i menys resistents del cicle biològic en front de la variació climàtica estacional (Lumme and Lakovaara, 1983). L'aspecte central de l'estacionalitat rau precisament en aquesta sincronització, a vegades associada amb la migració per evitar les condicions intolerables. La sincronització temporal d'una població d'insectes holometàbols consisteix en l'existència de diferents fases del cicle biològic en proporcions diferents segons les estacions. Això pot ser, senzillament, una conseqüència del canvi de les condicions climàtiques: les gelades o la sequera poden eliminar de manera diferencial a les larves, pupes o als adults. Aquest tipus de mortalitat diferencial actua com una força selectiva que determina l'evolució cap a una sincronització de la població. Una forma d'estudiar l'estacionalitat és investigar la composició d'espècies de les comunitats de drosòfílids en relació a l'ambient biòtic i l'ambient abiòtic. Les fluctuacions del nombre d'adults capturats són, molt sovint, una expressió de la bionomia de les espècies.

Nombrosos estudis (Mitchell and Epling, 1951; Basden, 1953; Burla, 1961; Shorrocks, 1975; Rocha Pité, 1977, 1978, 1980; Rocha Pité and Da Costa Nicolau, 1978; Brncic *et al.*, 1985; Burla and Bächli, 1990) han posat de relleu l'efecte estacional en la distribució i abundància de les diferents espècies de drosòfílids, així com els ritmes d'activitat diària dels adults.

En les regions temperades, a l'hivern, amb temperatures màximes de l'ordre de 5°C a 7°C durant tot el dia, l'activitat dels individus és pràcticament nul·la, no poden desplaçar-se per buscar aliment ni posar ous. Cap a finals d'hivern, les temperatures de l'ordre de 7°C a 9°C a primera hora del matí provoquen una activitat encara molt baixa, mentre que cap a migdia l'augment de les temperatures fa reprendre l'activitat fins a mitja tarda quan torna a decreixer la temperatura així com la lluminositat. L'activitat diària en aquesta estació presenta un pic cap a migdia. En canvi en l'estació més càlida, l'estiu, es pot observar un desplaçament en l'activitat cap als dos extrems del dia, i una activitat molt reduïda o pràcticament nul·la en les hores centrals degut a les altes temperatures. La majoria d'espècies presenten dos pics d'abundància un al matí i l'altre a la tarda. A la primavera i la tardor quan les condicions de temperatura i humitat són més favorables, llavors cada espècie presenta una activitat més o menys gran en funció de la seva tolerància respecte dels diferents factors del biotop.

En el seu estudi anual de tres comunitats de drosòfílids a Califòrnia, Pascual (1993a) observà que 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 són les primeres i les últimes quan fa menys calor. Rocha Pité and Da Costa Nicolau (1978) ressenyaren com l'augment del fotoperíode correlacionat amb l'augment de temperatura provocava un desplaçament dels pics d'activitat diària de les espècies cap a les hores extremes del dia, mentre que a mida que s'escurçava el fotoperíode i les temperatures disminuïen les espècies eren més actives al voltant del migdia.

Alguns autors distingeixen diferents tipus d'estacionalitat segons l'amplitud del període d'activitat i el nombre i posició dels màxims relatius de freqüència, la majoria des de la primavera fins la tardor (Herting, 1955; Toda, 1973). Lumme *et al.* (1979) demostren, mitjançant una anàlisi de la variància, que l'estació afecta de manera significativa a la freqüència i a la diversitat d'hàbitats, tan com un factor aïllat important com també interaccionant amb l'hàbitat. La variació de les condicions meteorològiques pot desplaçar els màxims relatius de freqüència entre anys (Herting, 1955). Encara que aquests màxims s'han interpretat a vegades com

generacions diferents, cal obtenir proves directes que ho confirmin (Kimura *et al.*, 1978). Les dades relatives a l'estacionalitat estan influïdes per l'altitud. Quan més elevada és una zona de captura, més es retarden la primavera i l'estiu. Les espècies d'alta muntanya, per exemple, tenen una activitat limitada als mesos d'estiu. Ichijô *et al.* (1982) han estudiat les interaccions entre l'altitud i l'estacionalitat.

En altres poiquiloterms s'han fet també estudis de l'activitat diària i estacional. A *Rhagoletis turpiniae* (Aluja *et al.*, 2001), s'han descrit els patrons d'activitat diària en la cerca de l'aliment, el repòs, la posta i l'aparellament dels adults. En l'hàbitat natural s'ha observat un nombre significativament major de mascles que de femelles potser relacionat amb la diferent activitat dels dos sexes. En els llangardaixos del gènere *Cnemidophorus* s'ha observat una forta correlació entre els patrons d'activitat diària i la temperatura (Winne *et al.*, 2000). Tot i això, encara que és necessària una temperatura crítica del sòl per que s'iniciï l'activitat del matí, no ho és per determinar l'acabament de l'activitat a la tarda. L'activitat d'aquests llangardaixos és un ritme circadiari, controlat per un rellotge biològic. Aquest rellotge està coordinat amb el fotoperíode i/o els cicles de temperatura. A la mosca blava (*Calliphora vicina*), els individus presenten ritmes circadiaris de l'activitat locomotora i la sensibilitat del seu sistema visual a la llum (Pyza and Cymborowski, 2001).

En els homeoterms també es disposa de dades referents a l'activitat diària i l'estacionalitat. Zalewski (2001) ha estudiat la variació estacional dels ritmes d'activitat de 14 martes (*Martes martes*), sis mascles i 8 femelles, en el seu hàbitat natural. Els ritmes d'activitat varien segons el sexe i les estacions. Les femelles comencen la seva activitat abans que els mascles però ambdós sexes acaben l'activitat al mateix temps. El ritme d'activitat diària d'ambdós sexes no estava correlacionat amb els canvis diaris de temperatura. Lizcano and Cavalier (2000) han estudiat l'activitat diària i estacional del tapir de muntanya (*Tapirus pinchaque*) en la part central dels Andes, a Colòmbia. L'activitat seguia un model bimodal molt clar, amb màxims durant les primeres hores del dia (5:00-7:00) i les últimes hores de la tarda (18:00-20:00). Aquesta activitat bimodal també l'han detectat els

mateixos autors en *T. terrestris* i *T. bairdii*. Semenov *et al.* (2000) han estudiat també l'efecte de la llum i la temperatura en el ritme d'activitat diària de la marmota alpina (*Marmota marmota*) en el seu ambient natural. En aquesta espècies els ritmes d'activitat es relacionen amb la posició del sol, la temperatura ambient i l'accessibilitat d'aliments. A temperatures baixes, l'activitat diària només comença quan el sol arriba a un angle de 30 graus o més sobre l'horitzó. A temperatures més altes, l'activitat diària externa està fortament sincronitzada amb l'angle solar (16-17 graus per sobre de l'horitzó).

OBJECTIUS

L'objectiu bàsic d'aquest treball és analitzar les diferències i semblances produïdes en el transcurs del temps en una comunitat de drosòfílids situada a Bordils (Girona, Catalunya). Aquest objectiu global el podem subdividir en els següents objectius específics:

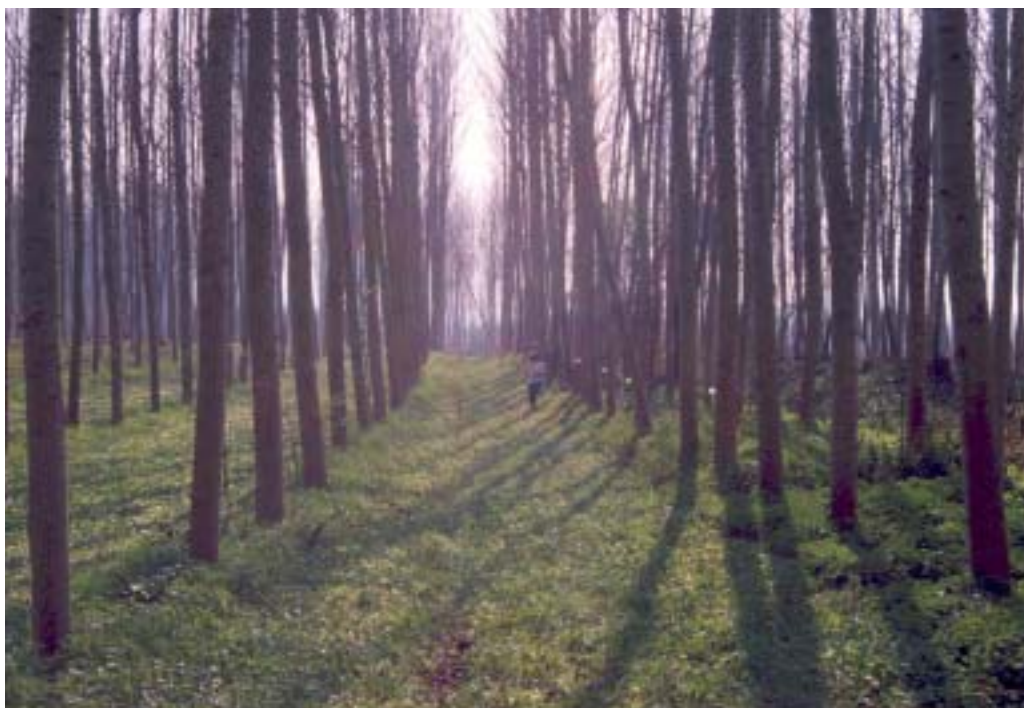
1. La comparació de mètodes de captura amb i sense esquer.
2. Estudi i comparació de la diversitat en ambdós períodes de captura.
3. Estudi de l'estacionalitat en el comportament dels drosòfílids d'aquesta comunitat.
4. Influència de la temperatura i humitat ambientals en els ritmes d'activitat diària dels drosòfílids.
5. Relació entre l'activitat diària dels drosòfílids i l'angle solar.
6. Comparació del comportament entre sexes.
7. Caracterització de les espècies de *Drosophila* més abundants.

CAPÍTOL I: CAPTURES

1. PRESENTACIÓ DE LES DADES

Al setembre de 1979 un equip del Departament de Genètica liderat per la Sra. Maria Monclús es va proposar conèixer l'activitat i abundància de les espècies de Drosofilids i la seva relació amb els factors climàtics a Catalunya. El lloc triat per portar a terme l'estudi va ser un bancal del poble de Bordils (província de Girona) situat a 42° 3' N, 2° 54' E amb una altitud de 42 m., on hi ha una plantació de pollancreres (*Populus nigra*) i vegetació associada. És proper al riu Ter amb una petita zona d'aiguamolls que segons l'època ha estat pràcticament seca. Els arbres estan alineats en files i columnes, separats entre ells uns tres metres aproximadament (figura I.1). Hi ha un alt grau d'humitat durant les hores diürnes i es pot considerar un habitat força homogeni.

Figura I.1. Fotografia del lloc de captura amb les trampes penjades en els arbres.



Es varen proposar realitzar captures de forma sistemàtica un dia de cada mes, durant un període de 2 anys, des de setembre del 1979 fins a agost de 1981. La captura es duia a terme un determinat dia de cada mes (aproximadament en les mateixes dates de final de mes), començant amb les primeres clarors del matí fins a la posta de sol. Es repetien les captures a cada hora prenent al mateix temps les dades ambientals de temperatura i humitat. D'aquest període de 2 anys manquen les captures del desembre de 1979 i de febrer, novembre i desembre de 1980 degut a les baixes temperatures, la pluja o el fort vent que varen influir reduïnt dràsticament l'activitat dels *Drosofilids*.

Els mètodes de captura emprats van ser tres:

Mètode 1: es preparen trampes que actuen com esquer ficant plàtan madur fermentat amb llevat dins de carmanyoles de plàstic. Eren 20 trampes iguals que es col·locaven a terra, en diferents llocs i espaiades per un igual per tot el bancal. Cada cert interval de temps l'investigador va a les trampes, que actuen atraient als *drosofilids*. S'acosta amb cura i amb un ràpid moviment col·loca la mànega (Fig. I.2a) sobre la trampa. Els *drosofilids* pugen per la xarxa de la mànega donat que tenen geotaxi negativa. Fent ondulacions brusques amb ella en l'aire es logra que tots els especimens vagin fins l'extrem de la mànega on hi ha un tub de plàstic. Posteriorment s'aboquen els individus capturats en un flascò amb alcohol de 70% per procedir a la seva classificació.

Mètode 2: trampes amb plàtan fermentat amb llevat penjades en els pollancre a una certa altura. Eren també 20 trampes iguals però més petites que les de terra, ja que anaven penjades en els arbres. La captura es realitza per aspiració utilitzant l'aparell de la figura I.2b. Per un dels tubs es succiona de tal manera que els *drosofilids* entrin per l'altre tub al recipient de vidre. El primer tub té l'entrada protegida amb una gasa per evitar incidents desagradables.

Mètode 3: Es passa directament la mànega per sobre dels matolls, és doncs una captura sense esquer. Aquest tipus de captura no es realitza cada hora, tan sols 5 o 6 vegades durant el dia.

Figura I.2. *Instruments de captura*a. *Mànega*b. *"Xuclador"*

Recentment, durant el període 1996-97, s'ha repetit l'experiment per tal d'observar els canvis temporals produïts en aquesta comunitat de *Drosophilids*. En l'anàlisi de les captures del primer període es va detectar una component estacional molt marcada, per aquest motiu en el segon període es van realitzar captures únicament un dia per cada estació meteorològica: octubre de 1996, febrer, maig i juliol de 1997. En cadascuna de les captures hem repetit el protocol de l'experimentació anterior segons els mètodes 1 i 3.

La terminologia per designar els mesos és: gener GN, febrer FB, març MR, abril AB, maig MG, juny JN, juliol JL, agost AG, setembre ST, octubre OC, novembre NV, desembre DS. Hi ha un 0 darrera de les sigles pels mesos de l'any 1979, un 1 pels de l'any 1980, un 2 pels de 1981. En el segon període (1996-1997) la captura d'octubre (realitzada el dia 5) ve referida com OC96, la del febrer (dia 22) com FB97, la del maig (dia 31) com MG97 i la de juliol (dia 25) com JL97.

2. CARACTERÍSTIQUES DE LES ESPÈCIES

Els Drosofilids capturats van ser classificats posteriorment en el Laboratori segons l'espècie i el sexe utilitzant les claus de Monclús (1964) i Bächli and Burla (1985). Les espècies de Drosofilids obtingudes es presenten en la taula I.1.

Taula I.1. Total d'espècies de la família Drosophilidae trobades a Bordils en els dos períodes de captura, ordenades segons les categories taxonòmiques.

Subfamília	Gènere	Subgènere	Grup	Espècie	
Steganinae	<i>Leucophenga</i>	<i>Leucophenga</i>		<i>L.maculata</i>	
Drosophilinae	<i>Drosophila</i>	<i>Dorsilopha</i>	<i>Busckii</i>	<i>D.busckii</i>	
			<i>Quinaria</i>	<i>D.phalerata</i>	
		<i>Drosophila</i>		<i>Virilis</i>	<i>D.littoralis</i>
				<i>Testacea</i>	<i>D.testacea</i>
				<i>Funnebris</i>	<i>D.funnebris</i>
				<i>Repleta</i>	<i>D.hydei</i>
					<i>D.repleta</i>
				<i>Immigrans</i>	<i>D.immigrans</i>
				<i>Histrio</i>	<i>D.histrio</i>
				<i>Melanderi</i>	<i>D.cameraria</i>
				<i>Picta</i>	<i>D.picta</i>
				<i>Fenestrarum</i>	<i>D.andalusiaca</i>
				<i>Obscura</i>	<i>D.obscura</i>
					<i>D.subobscura</i>
					<i>D.ambigua</i>
					<i>D.helvetica</i>
	<i>Melanogaster</i>	<i>D.simulans</i>			
		<i>D.melanogaster</i>			
	<i>Scaptodrosophila</i>	<i>Scaptodrosophila</i>	<i>Victoria</i>	<i>D.rufifrons</i>	
				<i>D.deflexa</i>	
	<i>Scaptomyza</i>	<i>Scaptomyza</i>		<i>S.graminum</i>	
		<i>Parascaptomyza</i>		<i>S.pallida</i>	

A continuació es resumeixen les característiques generals de la distribució d'aquestes espècies de la família Drosophilidae trobades a Bordils juntament amb l'autor que les va descriure i l'any.

- Subfamília Steganinae

- Gènere *Leucophenga*

- Leucophenga maculata* Dufour 1839

- Ampliament distribuïda a la regió Paleàrtica, s'ha trobat a Europa, Japó i Corea. És una espècie que es troba amb molts indrets però amb baixa freqüència.

- Subfamília Drosophilinae

- Gènere *Drosophila*

- D.busckii* Coquillet 1901

- Es tracta d'una espècie cosmopolita però poc abundant. Pot trobar-se fins i tot en l'interior de les cases. Apareix en major número quan les trampes estan molt degradades. En una localitat suïssa es va trobar una gran quantitat d'adults emergint de xampinyons.

- D.phalerata* Meigen 1830

- Ampliament distribuïda en els països europeus en les àrees boscoses. Es manté apartada de l'home. S'alimenta d'una ampla gamma de bolets, per aquest motiu és més abundant a la primavera i a la tardor.

- D.kuntzei* Duda 1924

- Sembla ser una espècie que viu exclusivament en els boscos amb la possibilitat de trobar-la prop d'aigua, bàsicament pantanosa.

- D.littoralis* Meigen 1830

- Una espècie ampliament distribuïda i no massa abundant. S'associa amb aigua neta.

D.testacea von Roser 1840

És una espècie distribuïda per tot el món però no es troba en grans quantitats. S'alimenta principalment de fongs i és més freqüent a la primavera i a la tardor.

D.funebris Fabricius 1787

És una espècie cosmopolita. S'ha trobat en ambients interiors, tant en granges com cellers durant tot l'any. A l'exterior en jardins o planters des de Març fins a la tardor. És una espècie que es troba en àrees fredes.

D.hydei Sturtevant 1921

Viu molt associada amb els humans. Dyson-Hudson (1954) va trobar que és molt comú en jardins i planters, els camps que voregen les granges. Les plantes en descomposició atreuen a aquesta espècie. És més abundant en àrees amb clima càlid (Bächli, 1986).

D.repleta Wollaston 1858

És una espècie cosmopolita però poc abundant. Malgrat que se l'associa a ambients càlids, recentment s'ha trobat a Novosibirsk (Oest de Sibèria) (Ivannikov *et al.*, 2000). Probablement les larves es desenvolupen en la fruita.

D.immigrans Sturtevant 1921

És una espècie cosmopolita i és més abundant en zones càlides. Apareix freqüentment a prop de boscos i jardins.

D.histrion Meigen 1830

Ampliament distribuïda per tot Europa però no massa abundant. És una espècie que s'alimenta principalment de fongs.

D.cameraria Haliday 1847

Es troba per tot Europa i en grans quantitats, la qual cosa pot ser deguda a la forta atracció per les clàssiques trampes de fruits fermentats. Està molt associada amb diferents bolets.

D.picta Zetterstedt 1847

És una espècie poc abundant i que es pot trobar sobretot en els llocs on els joncs (per exemple *Phragmites communis*) són la vegetació dominant (Tsacas, 1969).

D.andalusiaca Strobl 1906

És una espècie que apareix rarament però pot ser localment abundant. No és massa atreta per les trampes tradicionals de plàtans o altres tipus de fruits fermentats (Serra *et al.* 1987). Beardmore (1967) en va obtenir forces amb cogombres podrits.

D.obscura Fallén 1823

Espècie molt abundant i estesa que es troba fonamentalment en zones boscoses. També apareix en llocs oberts però amb poca quantitat. Prefereix zones amb clima fred.

D.subobscura Collin 1936

Es troba en molts indrets de la regió Paleàrtica i en gairebé tot tipus d'habitat. Recentment ha colonitzat Amèrica (Prevosti *et al.*, 1989). La freqüència més alta es troba en zones d'arbres. S'alimenten d'una gran varietat de fruits i saba d'arbres, trobant-se larves en bolets i en diferents substrats. És una espècie generalista. Apareix en la majoria de captures i s'ha demostrat la gran adaptabilitat de l'espècie (Krimbas, 1993).

D.ambigua Pomini 1940

Distribuïda ampliament a Europa, però no és una espècie molt abundant. Ha estat capturada en granges, planters, locals públics i magatzems de fruita. A Catalunya està associada significativament amb *D.obscura* (Shorrocks, 1975).

D.helvetica Burla 1948

Aquesta espècie prefereix boscanes verdes amb un alt grau d'humitat i es troba bàsicament en els arbres. Presenta un comportament erràtic en quan a pics d'abundància.

D.simulans Sturtevant 1921

Es pot trobar per tota Europa i en l'estació freda es troba en ambients interiors. A Catalunya és present en tot el territori, sobre tot en les àrees habitades (Monclús, 1964). A diferència de *D.melanogaster* aquesta espècie no es sol trobar a l'interior dels cellers.

D.melanogaster Meigen 1830

És una espècie cosmopolita que es pot trobar per tot Europa. S'associa amb l'home i es troba prop de les cases, en fruits una mica passats, essent molt abundant en els cellers. Predomina en les zones càlides però esporàdicament es pot trobar en àrees fredes.

- Gènere *Scaptodrosophila*

D.rufifrons Loew 1873

Es troba en l'àrea Mediterrània, però no es coneix quin és el biotop que prefereix l'espècie. S'ha trobat tant en alzinars com a prop de petits rius.

D.deflexa Duda 1924

Es pot trobar per tota Europa però en poca quantitat, freqüentment en zones d'arbres. S'ha observat en la saba dels arbres i s'ha capturat a vegades passant la mànega per l'herba.

- Gènere *Scaptomyza*

S.graminum Fallén 1823

Està pràcticament distribuïda per tot el món i es localitza en les fulles de matolls a camp obert fins als límits dels boscos. Les seves larves minen els troncs i s'han trobat en Cariofilàcies, lleguminoses i altres (Bächli, 1986).

S.pallida Zetterstedt 1847

Espècie cosmopolita que es pot trobar en molts llocs ja que no està restringida a les àrees boscoses i és abundant en els prats. És una espècie poc atreta per les trampes amb fruits fermentats amb un comportament semblant a *D.andalusiaca* (Serra *et al.*, 1987) . S'ha cultivat en plantes en descomposició, fongs i baies. La seva larva mina els vegetals. (Rocha-Pité and Tsacas, 1979).

3. ABUNDÀNCIA D'INDIVIDUS CAPTURATS

Les dades d'aquest estudi es basen en un total de 45488 individus capturats en els dos períodes analitzats. En la figura I.3 es pot observar el nombre total d'individus de cada captura segons el sexe i el mètode emprat en el primer període 1979-81. Degut a la gran abundància de *S.pallida* en el gener de 1981 utilitzant el mètode 3, es donen dos gràfics d'abundància d'individus capturats amb aquest mètode, un amb tots els mesos i l'altre sense aquest mes de gener, per tal de poder observar millor la distribució de les abundàncies.

En la taula I.2 es mostra el nombre d'individus capturats, classificats segons espècie, sexe, mètode i període de captura. El grup victoria inclou *D.rufifrons* i d'altres especimens del mateix grup que no van poder ser classificats correctament. Es pot observar que el nombre total d'individus capturats utilitzant el mètode 1 és de 21111 en el primer període i de 10352 en el segon. També, en el període 1979-81, que el nombre de mascles és molt semblant al de femelles, al voltant de 10500. Sorprèn l'elevada abundància de *D.andalusiaca* capturada amb el mètode 3 en ambdós períodes. Donat les semblances observades, tant en la composició d'espècies com en la seva distribució d'abundàncies, entre els mètodes 1 i 2 durant el primer període de captures, en el 1996-97 no s'ha considerat necessari repetir les captures segons el protocol del mètode 2.

En la figura I.4 es pot observar el nombre d'individus capturats per les espècies de *Drosophila* més abundants: *D.immigrans* (figura I.4.1), *D.subobscura* (figura I.4.2), *D.simulans* (figura I.4.3), *D.melanogaster* (figura I.4.4), *D.phalerata* (figura I.4.5) i *D.testacea* (figura I.4.6), en ambdós períodes, emprant el mètode 1 de captura. Les dades que s'analitzaran en els capítols posteriors corresponen als individus capturats amb el mètode 1, excepte en l'últim (capítol V) en que es compararan els diferents mètodes de captura.

Figura I.3. Abundància mensual, en número d'individus i per sexes, de les captures en el període 1979-1981, segons el mètode emprat (1, 2 o 3).

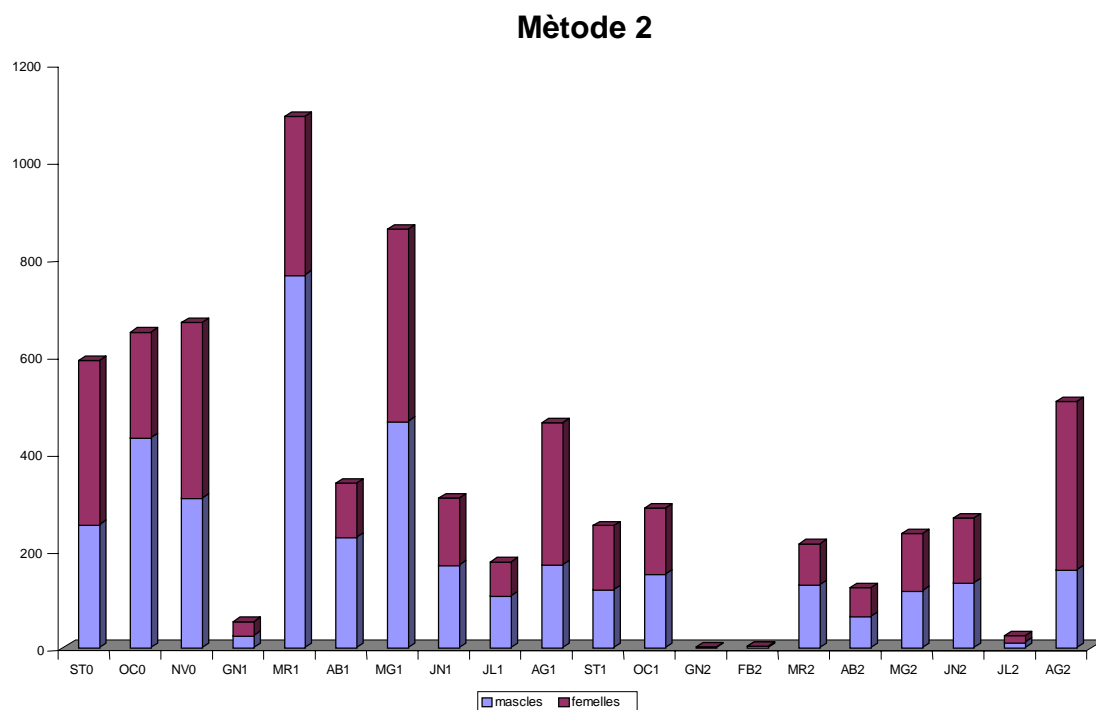
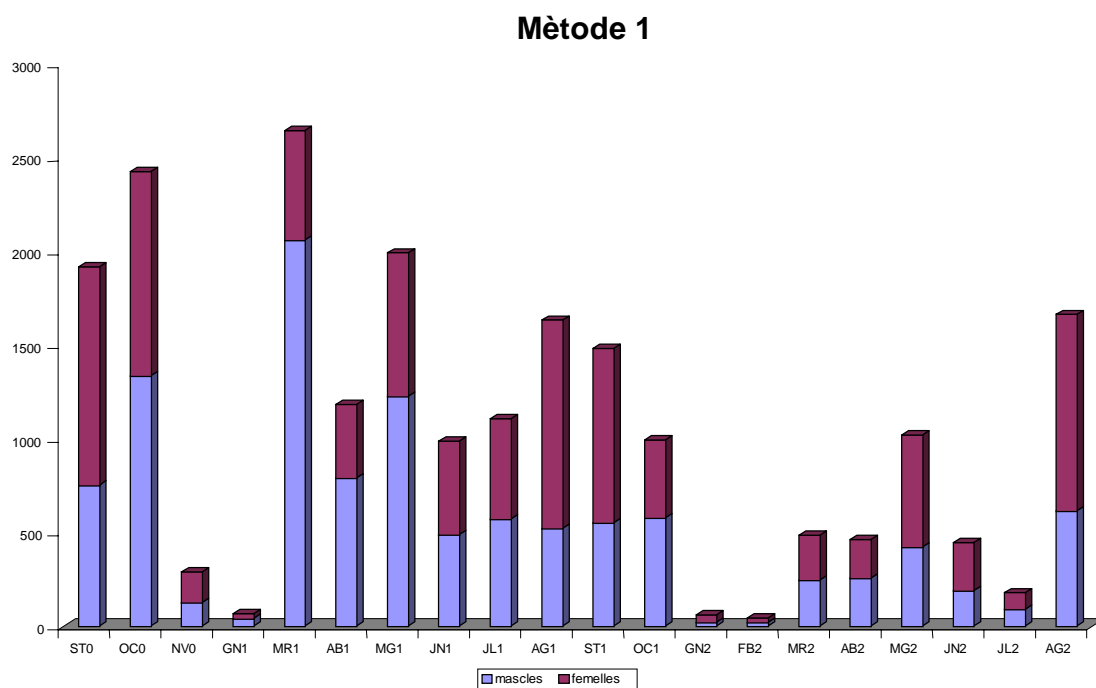
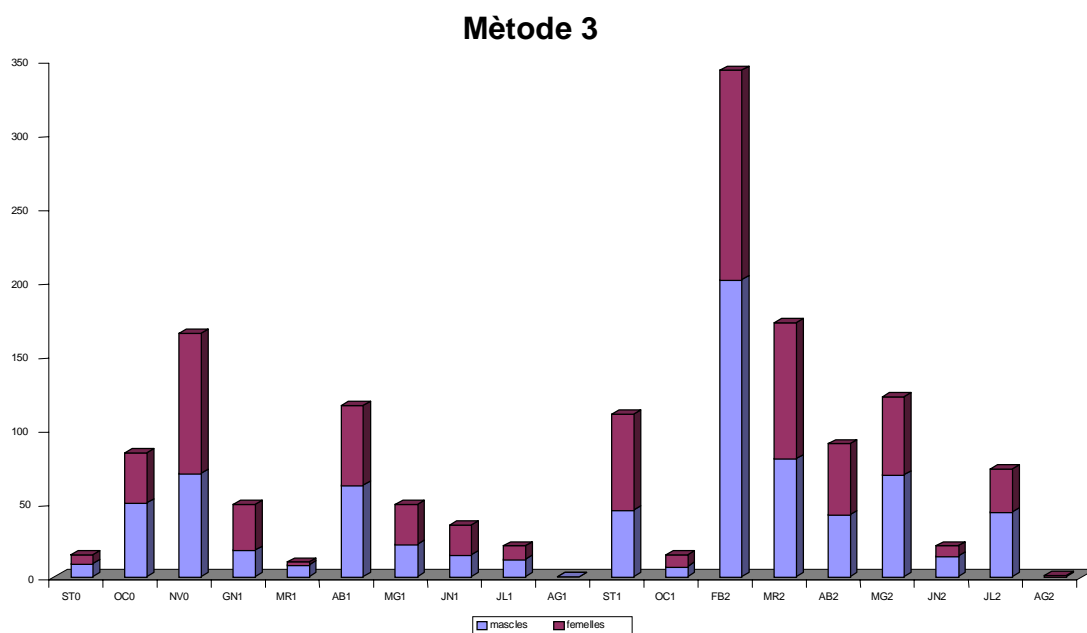
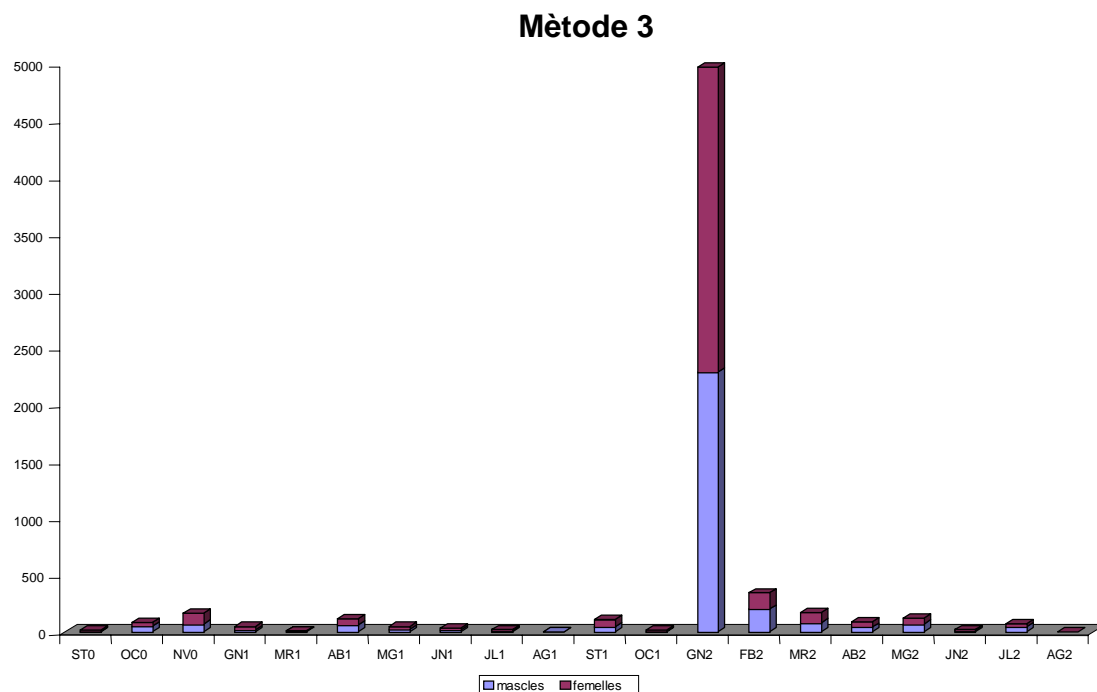


Figura I.3 (continuació)



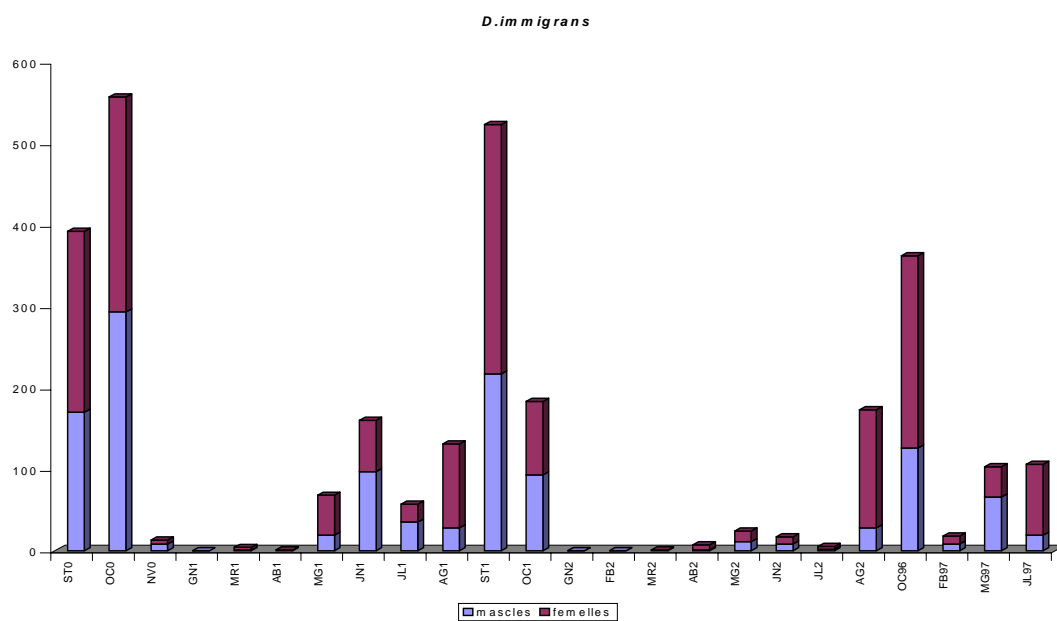
En aquest segon gràfic s'ha prescindit del mes de gener de 1981

Taula I.2. Nombre d'individus capturats per cada mètode.

Espècies	Mètode 1 1979-81			Mètode 1 1996-97			Mètode 2 1979-81			Mètode 3 1979-81			Mètode 3 1996-97		
	mascles	femelles	Total	mascles	femelles	Total	mascles	femelles	Total	mascles	femelles	Total	mascles	femelles	Total
<i>D.busckii</i>	7	16	23	4	5	9	12	33	45		1	1			
<i>D.phalerata</i>	1822	1762	3584	65	66	131	566	567	1133	30	19	49			
<i>D.kuntzei</i>	3	5	8					3	3						
<i>D.littoralis</i>	24	33	57				17	16	33						
<i>D.testacea</i>	263	369	632	20	37	57	67	84	151	6	8	14			
<i>D.funnebris</i>		1	1												
<i>D.hydei</i>	35	40	75	13	47	60	20	9	29						
<i>D.repleta</i>		1	1		1	1	2	1	3						
<i>D.immigrans</i>	1012	1304	2316	219	370	589	435	393	828	11	12	23			
<i>D.histrio</i>	2	3	5				4	1	5						
<i>D.cameraria</i>	177	135	312	2	5	7	88	80	168	8	6	14		1	1
<i>D.picta</i>	36	57	93				3	18	21	1	7	8			
<i>D.obscura</i>							8	1	9						
<i>D.subobscura</i>	5141	2761	7902	1550	2054	3604	1802	1054	2856	15	8	23	3		3
<i>D.ambigua</i>	39	41	80	1	1	2	8	6	14						
<i>D.helvetica</i>	6	3	9	4	3	7	2	1	3						
<i>D.melanogaster</i>	282	608	890	194	289	483	72	108	180	1		1			
<i>D.simulans</i>	1749	2663	4412	2155	3236	5391	639	867	1506	11	18	29			
<i>D.deflexa</i>	5	1	6	1		1	1		1						
grup <i>victoria</i>	16	18	34				58	54	112						
<i>D.andalusiaca</i>	26	30	56	2		2				150	132	282	4	1	5
<i>S.graminum</i>	15	6	21							10	23	33	8	1	9
<i>S.pallida</i>	276	318	594	4	3	7				2987	3393	6380	28	22	50
<i>L.maculata</i>					1	1									
TOTAL	10936	10175	21111	4234	6118	10352	3804	3296	7100	3230	3627	6857	43	25	68

Figura I.4. Gràfics d'abundància per sexes de les sis espècies predominants en els dos períodes de captura utilitzant el mètode 1.

1. *D. immigrans*



2. *D. subobscura*

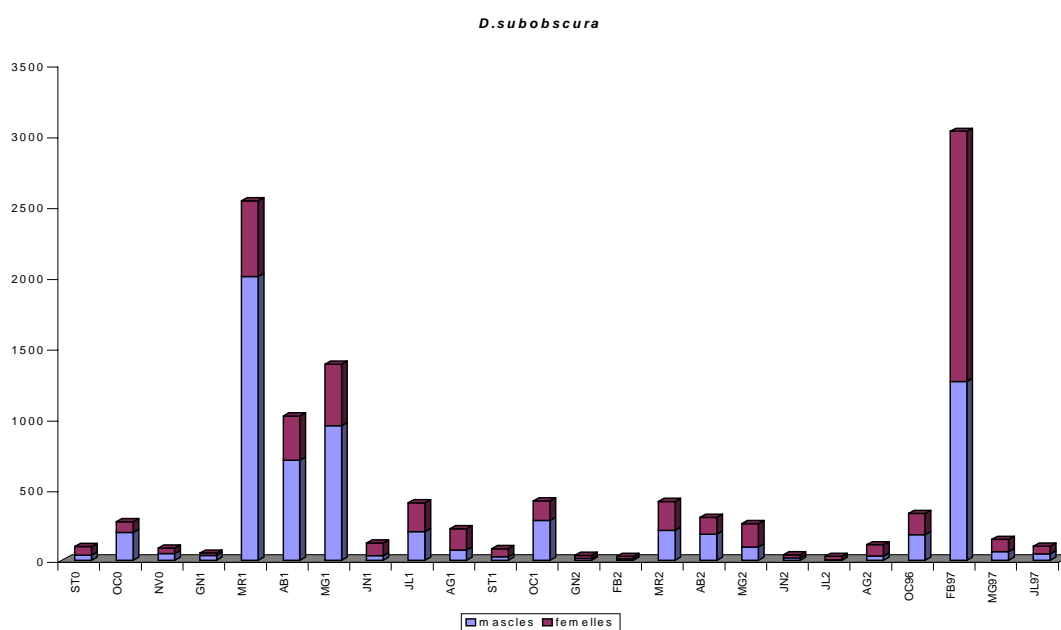
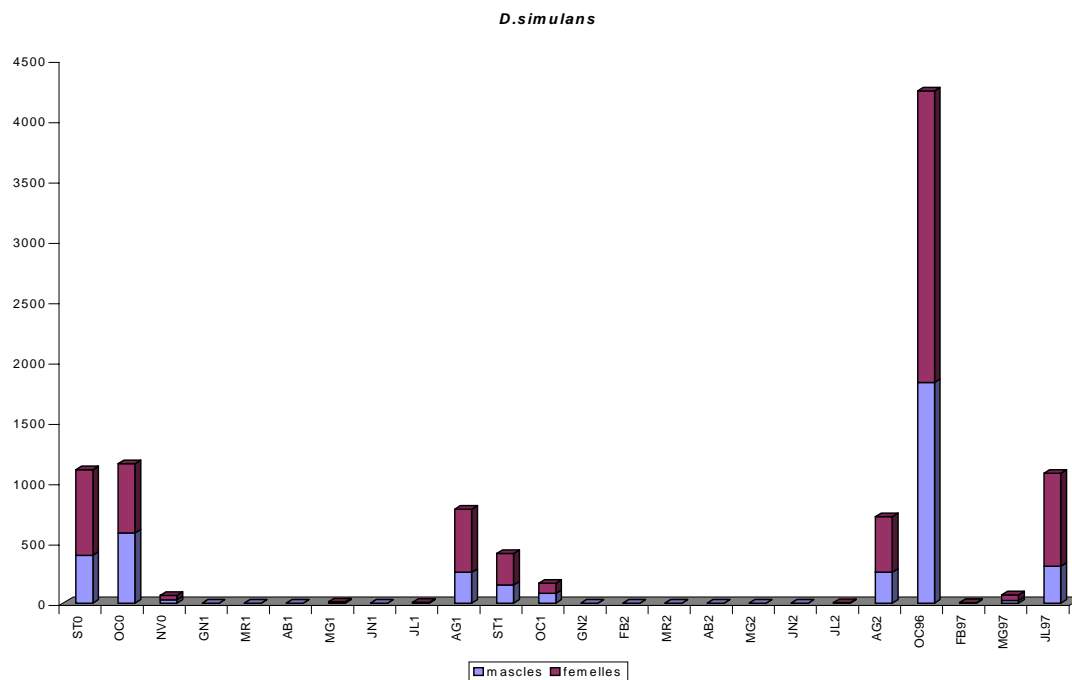


Figura I.4 (continuació)

3. *D.simulans*



4. *D.melanogaster*

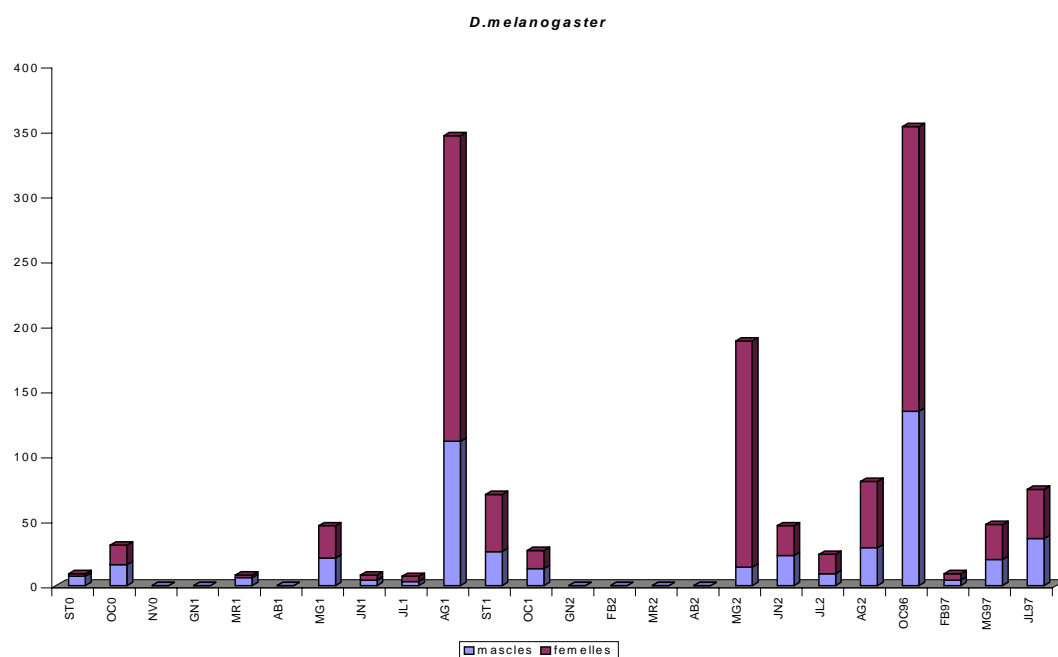
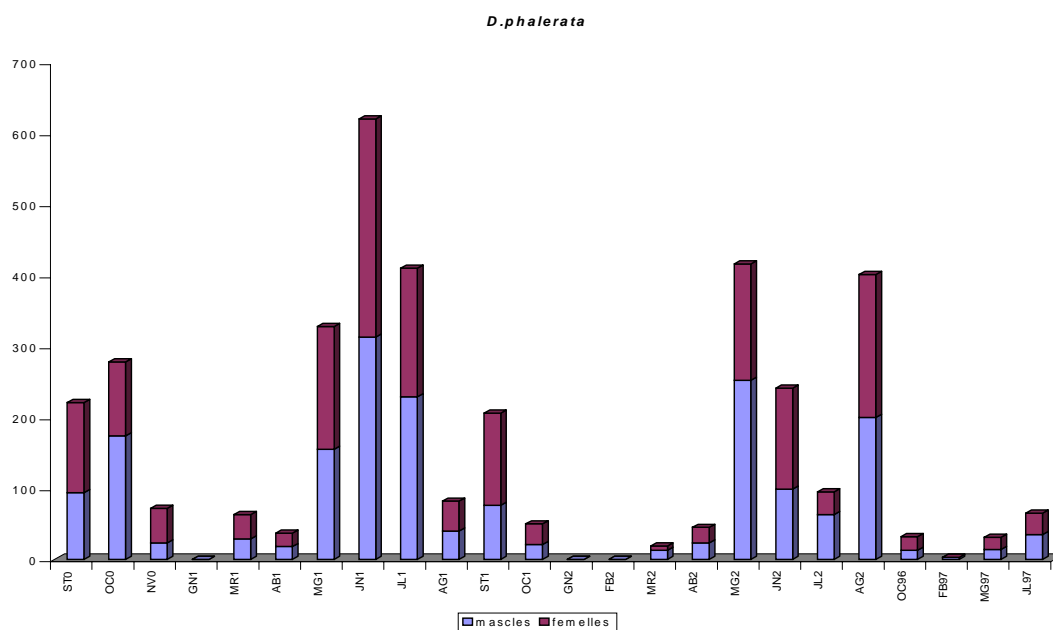
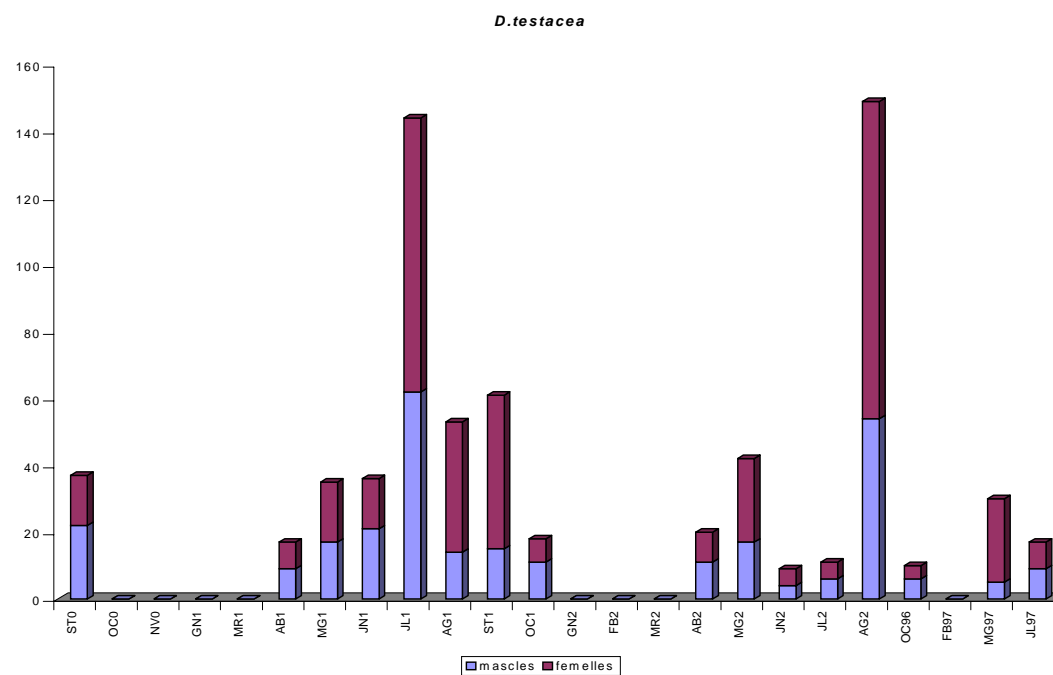


Figura I.4 (continuació)

5. *D.phalerata*



6. *D.testacea*



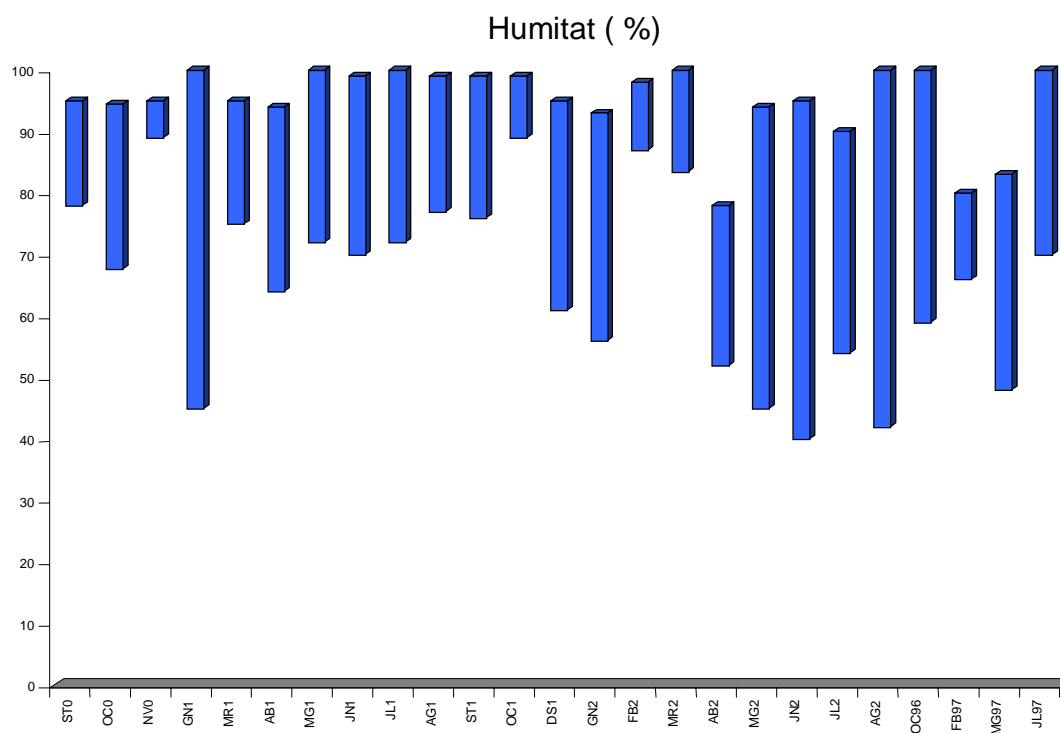
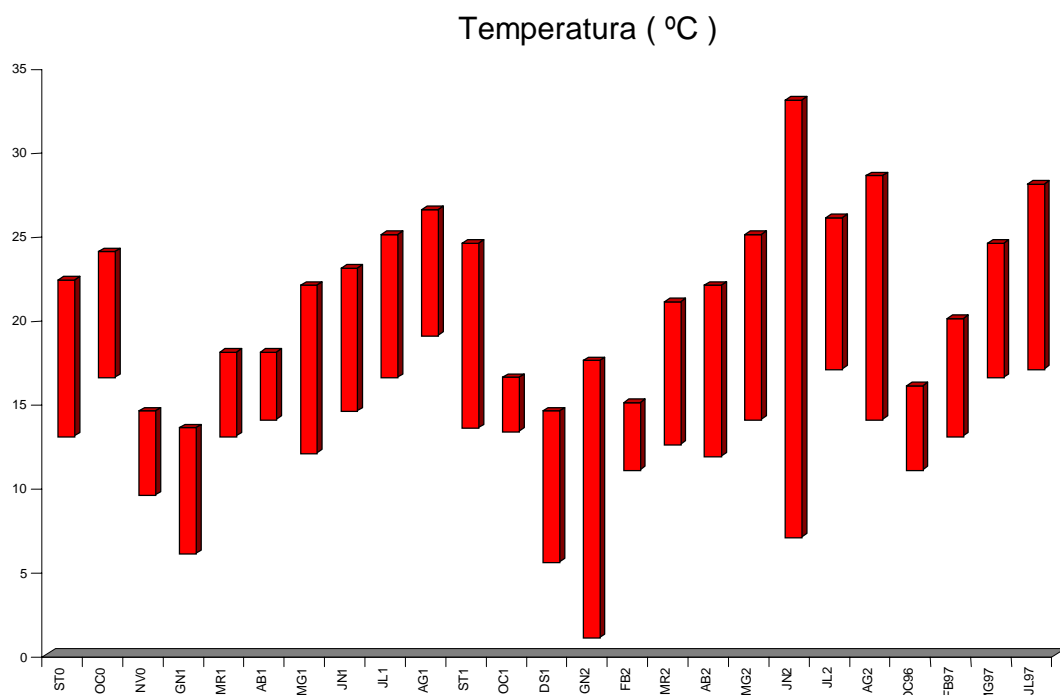
4. INTERVALS DE TEMPERATURA I HUMITAT

A cada hora del dia de captura es mesurava la temperatura i la humitat ambientals mitjançant un psicròmetre. Aquest aparell consta de dos termòmetres, un d'humit i un de sec i segons la diferència entre les dues lectures de temperatura es pot conèixer el grau d'humitat ambiental, utilitzant una taula de conversió. Les dades de temperatura màxima i mínima així com d'humitat es poden observar en la taula I.3 i els diagrames de la figura I.5.

Taula I.3 *Temperatures i humitats màximes i mínimes dels mesos de captures*

Mes	Temperatura °C		Humitat %	
	màxima	mínima	màxima	mínima
Setembre 79	22.3	13	95	78
Octubre 79	24	16.5	94.5	67.7
Novembre 79	14.5	9.5	95	89
Gener 80	13.5	6	100	45
Març 80	18	13	95	75
Abril 80	18	14	94	64
Maig 80	22	12	100	72
Juny 80	23	14.5	99	70
Juliol 80	25	16.5	100	72
Agost 80	26.5	19	99	77
Setembre 80	24.5	13.5	99	76
Octubre 80	16.5	13.3	99	89
Desembre 80	14.5	5.5	95	61
Gener 81	17.5	1	93	56
Febrer 81	15	11	98	87
Març 81	21	12.5	100	83.5
Abril 81	22	11.8	78	52
Maig 81	25	14	94	45
Juny 81	33	7	95	40
Juliol 81	26	17	90	54
Agost 81	28.5	14	100	42
Octubre 96	16	11	100	59
Febrer 97	20	13	80	66
Maig 97	24.5	16.5	83	48
Juliol 97	28	17	100	70

Figura I.5. *Intervals de temperatura (en °C) i humitat (%)*



CAPÍTOL II. Anàlisi comparativa d'una comunitat de Drosofilids (Drosophilidae; Diptera) capturats en dos períodes distants en el temps.

El propòsit del present estudi és analitzar la biodiversitat en la comunitat de Drosofilids de Bordils i com ha canviat al llarg del temps. 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 són factors a tenir en compte en estudiar el funcionament de les comunitats. 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. Aquests canvis en la diversitat poden reflectir variacions en les característiques de l'habitat. 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. Tots aquests punts ja els considera Pascual (1993a) en un estudi anual de la distribució dels drosofilids en tres poblacions de l'estat de Califòrnia. Tan les espècies cosmopolites com les espècies que tenen un nínxol molt estret i una distribució estacional molt específica es poden utilitzar com "indicadors" d'aquesta variació en la composició de l'habitat, degut a un possible canvi climàtic o a l'efecte de l'activitat humana en la zona, o una interacció entre ambdós.

Per tal d'analitzar les components de la diversitat s'han estimat la riquesa d'espècies, els índexs de diversitat H' de Shannon i α de Fisher, els índexs d'uniformitat E de Pielou i G de Molinari, i la mesura de dominància d de Berger-Parker (Magurran 1988).

1. ESTIMACIÓ DE LA RIQUESA D'ESPÈCIES

Una primera mesura de diversitat és la riquesa d'espècies S (número d'espècies). Les distintes grandàries de les diferents captures dificulta el poder comparar aquest paràmetre S , situació resolta utilitzant el mètode de la "rarefaction" que permet calcular el nombre d'espècies esperat $E(S)$ per cadascuna de les captures si totes les mostres tinguessin la mateixa grandària n . L'expressió original de la "rarefaction" es deguda a Sanders, però posteriorment va ser modificada per Hurlbert (1971) per tal d'obtenir un estimador sense biaix:

$$E(S) = \sum_{i=1}^S \left(1 - \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right)$$

on $E(S)$ és el nombre esperat d'espècies per una grandària n de la mostra fixada. N_i és el nombre d'individus de l'espècie i . N és el nombre total d'individus.

Aplicant el mètode de la "rarefaction" per les captures del període 1979-1981 per cada estació meteorològica s'observa, en la figura II.1, que el valor de S pels mesos de primavera es troba entre 4 i 8 espècies, entre 7 i 10 espècies per les captures d'estiu i entre 5 i 8 espècies per les de tardor, en tots els casos es suposa una mostra de grandària 100 individus. No s'ha realitzat el càlcul per les captures d'hivern degut al baix nombre d'individus capturats. En el segon període de captura 1996-1997 únicament s'ha mostrejat un dia per cada estació meteorològica. Aquestes captures corresponen a finals de febrer, finals de maig, finals de juliol i principis d'octubre per tal de mantenir un interval aproximat de dos mesos entre captures.

Figura II.1. Estimació del nombre d'espècies pel mètode de "Rarefaction" per les captures del període 1979-81 i una mostra de grandària fixada (100 individus).

1. Primavera

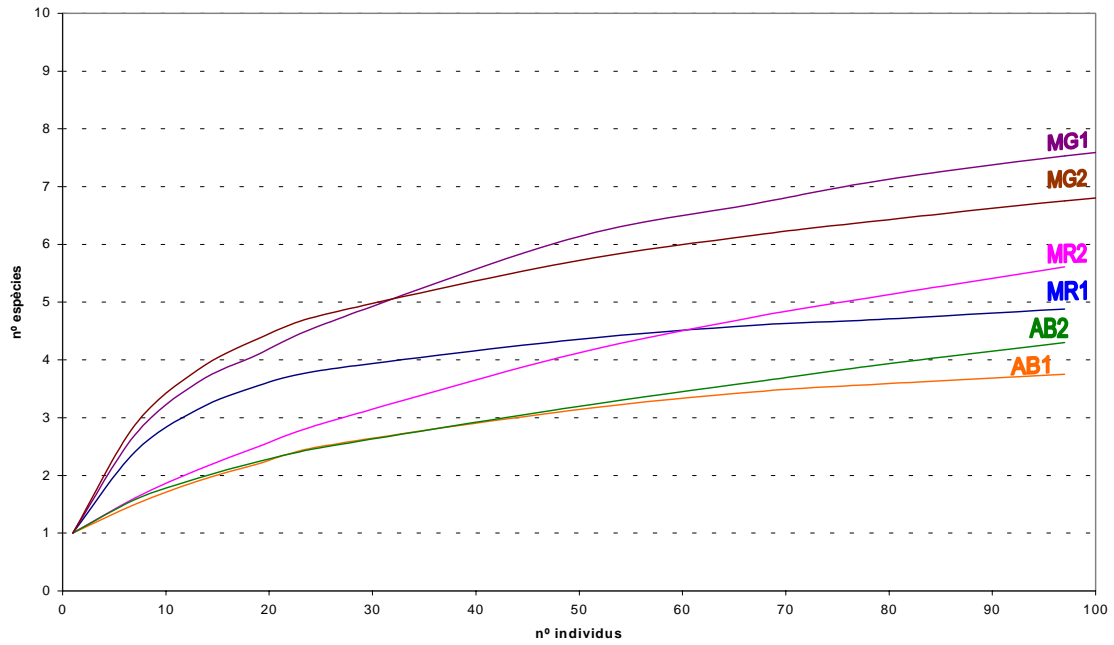
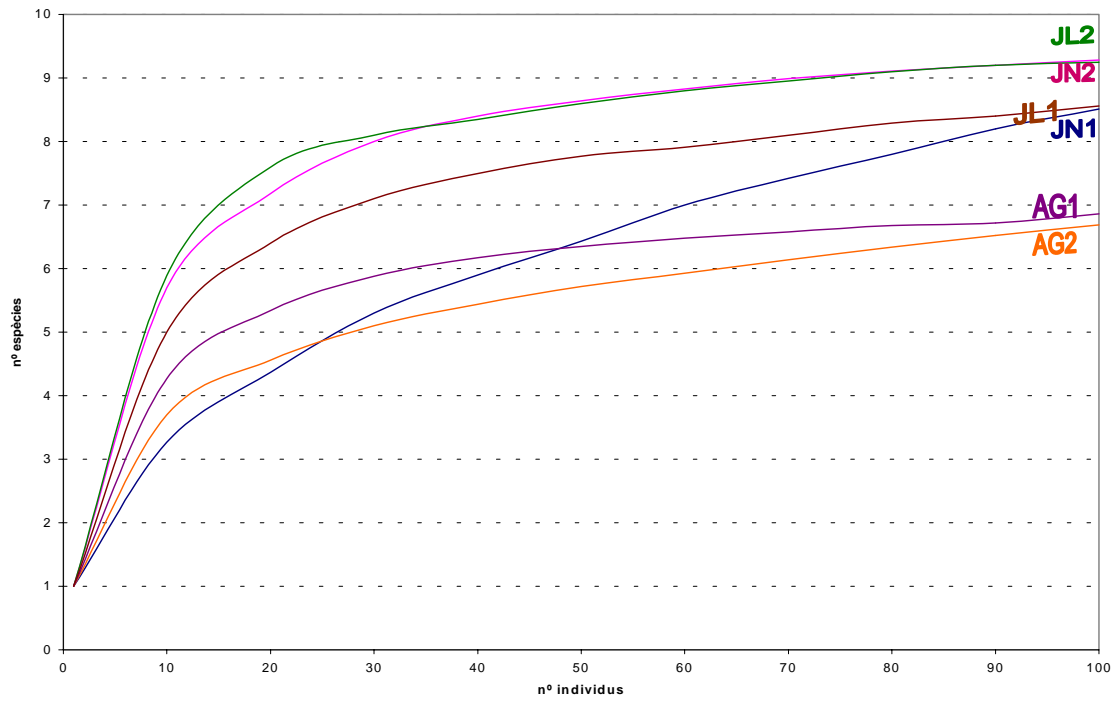
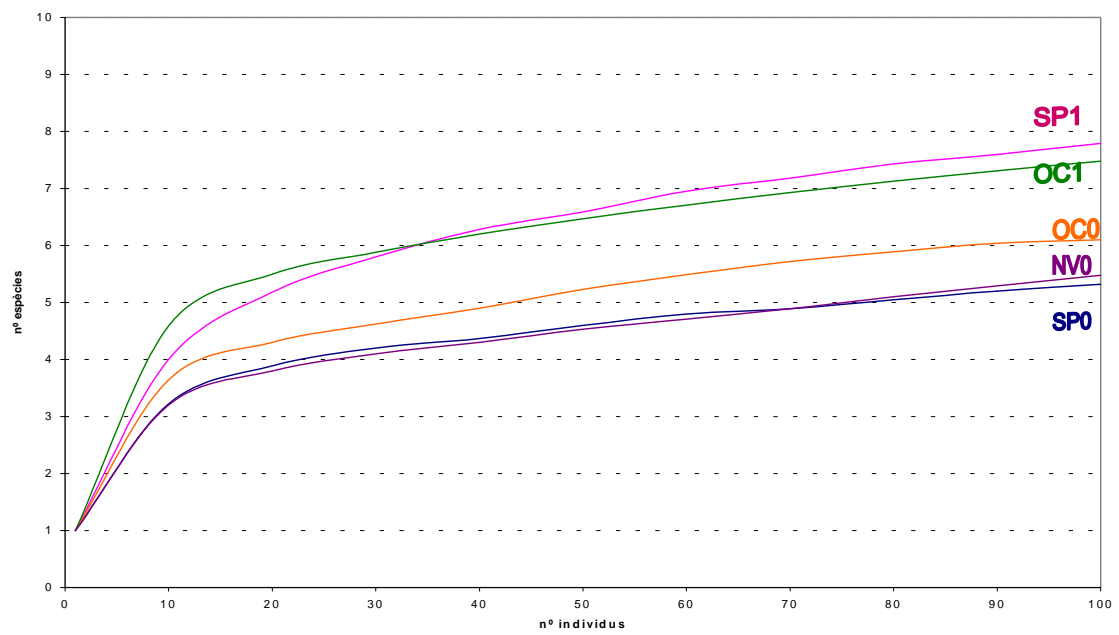


Figura II.1 (continuació)

2. Estiu



3. Tardor



4. MODELS D'ABUNDÀNCIA D'ESPÈCIES

Una descripció fiable i completa de la composició d'una comunitat (en aquest cas Drosòfílids) és analitzar el model de la distribució d'abundància d'espècies, ja que utilitza tota la informació acumulada de les mostres. Es consideren principalment quatre models:

- model basat en la sèrie geomètrica
- model basat en la sèrie logarítmica de Fisher
- model basat en la distribució normal logarítmica
- el model "broken stick" de MacArthur.

El model de la sèrie geomètrica se l'anomena també "niche pre-emption hypothesis", i representa una situació de màxima preferència d'unes poques espècies dominants respecte dels recursos de l'àrea, mentre que el model de MacArthur reflecteix una situació molt més equitativa de mínima preferència. La sèrie logarítmica de Fisher *et al.* (1943) va ser el primer intent de matematitzar la relació entre el nombre d'espècies i el nombre d'individus de cadascuna d'elles, és un model estretament relacionat amb la sèrie geomètrica (May, 1975) i pot predir el que passa en una situació en que les espècies arriben a una zona de recursos (trampes en el nostre cas) a intervals de temps irregulars o fortuïts, mentre que la sèrie geomètrica s'ajustaria millor a unes arribades en intervals regulars de temps. El cas de la distribució normal-logarítmica està basat en el Teorema Central del Límit. Quan un gran nombre de factors influeixen en el valor d'una variable, les variacions a l'atzar d'aquests factors donen com a resultat la normalitat asimptòtica d'aquesta variable. En el model, la variable és el nombre d'individus per espècie (amb una transformació logarítmica) i els factors són tots els que influeixen en la comunitat estudiada. Aquest model presenta el problema de la finitud de les mostres, que provoca que les espècies rares poden no aparèixer per l'efecte de la mostra i conseqüentment ens trobem amb una distribució truncada. En l'actualitat (Magurran, 1988) hi ha aportacions de més models seguint altres distribucions estadístiques: Binomial Negativa, Gamma, etc. o els models dinàmics de Hughes

(1986), però segons Gray (1988) és més prudent mantenir els quatre models bàsics completant-los amb altres factors que descriguin la comunitat estudiada.

S'ha comprovat que les dades globals del present treball en els dos períodes s'ajusten als models logarítmic de Fisher i log-normal truncat.

En el cas del model de la sèrie logarítmica de Fisher (Fisher *et al.*, 1943)

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \dots$$

Cada terme es correspon amb el nombre d'espècies esperat amb 1 individu, 2, 3, etc. i l'estimació del paràmetre x s'obté per simulació (Magurran, 1988) mitjançant el següent terme interactiu

$$\frac{S}{N} = \left[\frac{1-x}{x} \right] [-\ln(1-x)]$$

on S és el nombre d'espècies i N el nombre total d'individus capturats.

Amb les dades de les captures globals del període 1979-81 s'obté $x = 0.999885$ i consegüentment $\alpha = 2.428044$, ja que

$$\alpha = \frac{N(1-x)}{x}$$

Agrupant les dades en classes d'abundància de captures segons el logaritme en base 5, ja que sembla el més adient per l'abundància de les espècies de les dades del present estudi en ambdós períodes de captura, resulta:

	Abundància d'individus	Nº espècies observat	Nº espècies esperat
Classe 1	Fins a 5	3	5.54
Classe 2	De 6 a 25	5	4.15
Classe 3	De 26 a 125	6	3.92
Classe 4	De 126 a 625	2	3.75
Classe 5	De 627 a 3125	3	3.14
Classe 6	Més de 3125	3	1.50
Total		22	22

En aplicant el test de la chi-quadrat corregit per freqüències esperades inferiors a 5, s'obté $\chi^2 = 4.7731$ amb 3 graus de llibertat i una probabilitat $p = 0.189$, per tant es pot considerar que la distribució de les dades s'ajusten a una sèrie logarítmica.

Respecte a l'ajust de la distribució log-normal truncada (Magurran, 1988) aplicat a les mateixes dades, la mitjana corregida dels logaritmes de l'abundància és 1.779 amb una variància corregida de 1.629. L'estimació del punt de truncament dona -1.63 amb una probabilitat acumulada de .00378. Amb aquestes dades es calcula el nombre d'espècies S corregit que és 22.0835. Calculant de nou el nombre d'espècies esperat per cada classe d'abundància resulta: 3.438, 3.901, 4.700, 4.145, 2.713 i 2.051. Aplicant de nou el test de la chi-quadrat es troba $\chi^2 = 2.7892$ amb 3 graus de llibertat i una probabilitat $p = 0.4252$. Es pot assumir que la distribució log-normal truncada també és un bon ajust de la distribució de les captures del període 1979-81.

Respecte al període 1996-97, al realitzar l'ajust de la sèrie logarítmica de Fisher a les noves dades d'abundància, resulten: $x = 0.999821$ i $\alpha = 1.853339$. A partir d'aquests paràmetres i utilitzant les mateixes classes del primer període, es poden calcular les freqüències esperades:

	Abundància d'individus	Nº espècies observat	Nº espècies esperat
Classe 1	Fins a 5	5	4.23
Classe 2	De 6 a 25	4	3.16
Classe 3	De 26 a 125	2	2.97
Classe 4	De 126 a 625	3	2.42
Classe 5	Més de 625	2	3.19
Total		16	16

En aplicant el test de la chi-quadrat corregit resulta $\chi^2 = 1.26569$ amb 2 graus de llibertat i una probabilitat $p = 0.7372$, per tant podem considerar que la distribució de les dades s'ajusten a una sèrie logarítmica.

Respecte a l'ajust al model log-normal truncat en aquest període 1996-97, la mitjana corregida dels logaritmes de l'abundància és -0.01487 i la variància corregida és 4.011. El punt de truncament resulta -0.1428 amb una probabilitat acumulada de 0.4432, amb la qual el nombre d'espècies corregit és 28.73, molt més elevat que l'observat. Les freqüències esperades de cadascuna de les classes són: 5.85, 3.28, 2.68, 1,88, 2.30. Aplicant de nou el test de la chi-quadrat resulta $\chi^2 = 1.1637$ amb 2 graus de llibertat i una probabilitat $p = 0.5588$, per tant aquesta distribució de dades també s'ajusta a un model log-normal truncat. Per tant, en els dos períodes les captures a nivell global s'ajusten a models de dominància/uniformitat intermedis.

3. MESURES DE DIVERSITAT

Per tal de comparar més acuradament la biodiversitat d'aquesta comunitat de Drosòfílids en els dos períodes de temps, s'ha emprat uns índexs de diversitat, uniformitat i dominància per cadascuna de les captures dels dos períodes.

- Índex 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. Un dels més utilitzats és el H' de Shannon basat en la teoria de la informació, considerat que la diversitat en un sistema natural pot ser mesurada de forma semblant a la informació d'un codi. Aquest índex suposa una població "infinita", mostrejada de forma aleatòria i on totes les espècies estan representades. Mesura en certa forma la incertesa de predir de quina espècie és el proper individu capturat de la comunitat estudiada. La seva expressió ve donada per

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

on p_i és la freqüència d'individus de l'espècie i .

Si només hi ha una espècie, l'índex $H' = 0$, o sigui, no existeix incertesa, en el cas de S espècies sempre es verifica $H' < \ln S$.

En el mostreig real s'estima p_i per la freqüència relativa de l'espècie i , amb la qual cosa resulta un estimador amb biaix. Hutcheson (1970) va proposar la correcció

$$d(H') = \frac{S-1}{2N} - \frac{1 - \sum_{i=1}^S p_i^{-1}}{12N^2} - \frac{\sum_{i=1}^S (p_i^{-1} - p_i^{-2})}{12N^3}$$

i utilitzar com a índex la diferència

$$H' - d(H')$$

Una font d'error és el no conèixer totes les espècies que formen la comunitat estudiada, però a diferència d'altres índexs presenta una major sensibilitat per detectar canvis en les espècies rares. Aquest índex es pot aproximar a una distribució t-Student (Hutcheson, 1970) i permet realitzar comparacions. També Pardo *et al.* (1992) han estudiat la distribució asimptòtica d'aquest índex H' i això ha permès establir intervals de confiança per cada captura (Taula 4 de l'article que s'adjunta), segons l'expressió:

$$H' \pm Z_{\varepsilon/2} \frac{\sigma}{\sqrt{N}}$$

on $Z_{\varepsilon/2}$ és el corresponent valor de la taula de la normal estàndard per un nivell de significació ε amb dues cues. La variància ve donada per:

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

- Índex d'uniformitat E de Pielou

Un sistema amb diversitat elevada significarà que dins d'ell es poden establir un nombre elevat de relacions de diferents tipus entre organismes, però no podem conèixer el repartiment de l'abundància global entre espècies. La diversitat màxima H' correspon a una situació on totes les espècies fossin igualment abundants, per això, Pielou (1969) va definir un índex E d'uniformitat com el quocient entre l'índex H' i el valor màxim que pot assolir $\ln S$. Aquest índex pren valors entre 0 i 1, i el valor 1 correspon a la situació de homogeneïtat d'abundància de les diferents espècies. Tant en l'índex H' de Shannon com en l'índex E d'uniformitat de Pielou es considera que totes les espècies que formen part de la comunitat s'han comptabilitzat en la mostra. La seva distribució asimptòtica s'obté a partir de la distribució asimptòtica de l'índex H' de Shannon, i és possible calcular els corresponents intervals de confiança mitjançant l'expressió

$$E \pm Z_{\frac{\alpha}{2}} \frac{\sigma}{\ln S \sqrt{N}}$$

- Índex de diversitat α de Fisher

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \dots$$

És un dels millors índexs per mesurar la diversitat degut a la seva capacitat de discriminar i també per ser menys sensible a la grandària mostral. Taylor (1978) va trobar que per grandàries superiors a 1000 individus, l'índex α és independent de la grandària de la mostra. Per altre banda és menys sensible que altres índexs en situacions d'una única espècie dominant (Wolda, 1983; Booij, 1994). L'única desavantatge citada per Marrugan (1988) és que al basar-se en el nombre total d'individus capturats N i el nombre d'espècies S , no pot discriminar situacions en que S i N siguin constants però amb un repartiment de l'abundància entre espècies diferent. Aquest índex α és proporcional al nombre d'espècies i és un dels paràmetres de la sèrie logarítmica. La suma de la sèrie és el nombre total d'espècies

$$S = \alpha \ln \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

- Índex d'uniformitat G de Molinari

És basa en varies correccions d'altres índexs. Partint de l'índex de diversitat proposat per Hill $N_1 = \exp(H')$ que correspon a una estimació del nombre d'espècies, i com a índex d'uniformitat E' :

$$E' = \frac{N_2}{N_1} \quad \text{amb} \quad N_2 = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$$

El denominador de N_2 és la probabilitat de capturar dos individus de la mateixa espècie. En el cas d'abundàncies homogènies aquest sumatori és $1/S$ i l'índex E'

pren el valor 1. En el cas de forta dominància d'una espècie, el corresponent valor p_i és molt gran i el sumatori de les probabilitats al quadrat és gran, per tant N_2 tendeix cap a zero i conseqüentment E' també. Alatalo (1981) va proposar una correcció de l'índex E' de Hill donada per

$$F = \frac{N_2 - 1}{N_1 - 1}$$

Per últim Molinari(1989) va proposar una nova correcció definint l'índex G com

$$G = \begin{cases} \left[\frac{\arcsin F}{\pi/2} \right] F & \text{si } F > \sqrt{1/2} \\ F^3 & \text{si } F \leq \sqrt{1/2} \end{cases}$$

Aquest índex pren valors entre 0 i 1.

- Índex de dominància d de Berger-Parker

Un altre tipus de mesura de la heterogeneïtat d'una comunitat són els índexs de dominància. S'ha escollit l'índex d de Berger-Parker (Berger *et al.*, 1970) per la seva senzillesa intuïtiva

$$d = \frac{N_{max}}{N}$$

on N_{max} és el nombre d'individus de l'espècie més abundant. Aquest índex expressa la "importància" proporcional de l'espècie dominant.

Els valors de tots aquests índexs per cadascuna de les captures es troben a la taula 3 de l'article que es presenta a continuació.

4. SIMILITUD DE COMPORTAMENT ENTRE ESPÈCIES

- 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 segons les estacions de l'any són diferents maneres de mesurar l'amplitud de nínxol d'una espècie. En el present treball s'ha utilitzat l'amplitud del nínxol ecològic donat per l'índex B de Levins (1968) i la versió corregida B_A (Hulbert, 1978) d'aquest índex (les expressions corresponents es troben en l'article adjunt pàgina 203). S'ha restringit l'anàlisi a les espècies més abundants en ambdós períodes, per tal de comparar les possibles diferències existents entre els dos períodes de captura per aquestes espècies. Aquest índex B_A indica l'uniformitat de la distribució dels individus de l'espècie analitzada en les diferents captures. Si existeix uniformitat el valor de B_A és màxim, nínxol molt ampli. Si fos la situació contrària, el valor de B_A seria mínim i es parlaria de màxima especialització. Els valors de l'índex B_A varien entre 0 i 1. Els valors pels dos períodes de captura i les 6 espècies més abundants es troben en la taula 5.b de l'article que s'inclou a continuació.

- Coeficient τ de Kendall

Com a mesura de semblança de comportament entre les espècies més abundants, s'ha utilitzat el coeficient τ de Kendall (Zaki *et al.*, 1972; Pesenko, 1982), prenen com a parells de dades les captures mensuals corresponents a les espècies (i, j) . Aquest coeficient τ de Kendall val 1 en el cas que tots els parells de captures de les espècies (i, j) concorden, mentre que si el comportament és al contrari d'una espècie i respecte l'altre j , el coeficient val -1. En el cas de no existir cap mena de relació entre les captures mensuals de les dues espècies, o sigui, les distribucions d'abundància de les dos espècies són degudes a l'atzar, el coeficient pren el valor 0. Aquest coeficient per mostres de grandària $n > 10$ es pot considerar que s'acosta a una distribució t-Student i permet establir comparacions

significatives (Zaki *et al.*, 1972; Legendre *et al.*, 1983). Per grandàries inferiors a 10 es pot utilitzar una taula especial de valors crítics que es troba en el llibre de Legendre and Legendre (1983). A la figura 1 de l'article que s'inclou a continuació, es pot observar el dendrograma construït a partir de la matriu de semblances calculada. L'algorisme emprat en l'obtenció del dendrograma ha estat el mètode UPGMA d'agrupament de parelles no ponderades mitjançant mitjanes aritmètiques.

5. SIMILITUD DE CAPTURES

Per últim per comparar el comportament de les diferents captures mensuals s'ha utilitzat la mesura de similitud de Morisita-Horn, que val 1 si el comportament de l'abundància d'espècies en el mes A és semblant al del mes B, i val 0 si una espècie *i* es troba en el mes A però no en el B, o a l'inrevés. La expressió de l'índex es troba en la pàgina 204 de l'article adjunt. Degut al gran nombre de mesures de semblança existents, és difícil el triar una en especial, i per això s'ha seguit el criteri de Smith (1986) segons el qual la versió de la mesura de Morisita-Horn utilitzada és la més satisfactòria com a mesura de similitud. Els resultats d'aquestes semblances entre mesos es poden observar en la figura 2 del mateix article, on s'ha construït el dendrograma corresponen a la matriu de similituds emprant el mètode UPGMA.

Departament de Genètica, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain

Comparative analysis of a community of Drosophilids (Drosophilidae; Diptera) sampled in two periods widely separated in time

M. ARGEMÍ, M. MONCLÚS, F. MESTRES and L. SERRA

Abstract

The present work represents a natural test with one replicate of the dynamics of a community of Drosophilids, sampled in two periods widely separated in time. The aim has been to detect a possible loss of biodiversity with its evolutionary implications. Monthly collections of Drosophilidae (Diptera) were carried out during a 2-year period (September 1979–August 1981) in Bordils (north-east of Spain). The site was sampled again during a later period (1996–97) to analyse the pattern of changes that had taken place in this community of Drosophilids. As a marked seasonal component of the diversity was detected during the first period as shown by the rarefaction method and the contribution of seasonal variability to the niche component, only one collection per season was performed during the second period. A significant decrease in diversity was detected. An increase in dominance of the most common species in the collections (*Drosophila subobscura*) was also observed, possibly due to a change in the behaviour of this species associated with an environmental change. Six species collected during the first period, were not collected during the second period. Three of these were already rare in the first period, so their absence might be attributable to a sampling effect. The absence of one of the other three species (*Drosophila picta*) can most probably be attributed to a change in environmental conditions. A change in the cosmopolitan species and the unusual behaviour of the species associated with fungi were detected by analysis of the relative monthly niche breadth.

Key words: Drosophilidae – diversity – long-term temporal variation

Introduction

The analysis of the dynamics of species in biological communities yields data about species composition and abundance, and also, when the data have been obtained from the same site at different times, the changes in diversity might reflect corresponding changes in the habitat's structure. In this regard, certain species are particularly useful as biological 'indicators', these include both the cosmopolitan species and those species with a narrow niche and highly specific seasonal distributions. Unfortunately, our knowledge of the ecology and population biology of the communities of Drosophilidae is poor, which places certain limits on our use of their biology in analysing changing habitat structures (Lumme et al. 1979; Shorrocks 1975, 1982; Bächli 1979; Bächli and Burla 1985).

We analysed the seasonal and yearly changes in a community of Drosophilids collected at a Western Mediterranean site: Bordils, north-east of Spain. This site was sampled each month during an initial period of 2 years, namely 1979–81. In order to determine whether the species composition had in the interim been modified by changes in the habitat structure or as a result of an environmental change of human origin, this site was resampled again during a second period, 1996–97. Thus, our aim has been to detect a possible loss of biodiversity due to these factors in this community of Drosophilids, with its evolutionary implications. As the data obtained during the first period showed a clear seasonal component of species diversity, during the second period only four collections, one in each season, were carried out.

Materials and methods

Samples were taken from a plantation of *Populus nigra* and associated vegetation near Bordils (70 km North-east of Barcelona, Spain). The trees are arranged in rows and columns, separated from each other by a distance of approximately 5 m. There is a high degree of humidity in the hours of maximum activity and the whole area is a highly homogeneous habitat.

Flies were collected each month over fermenting banana baits between September 1979 and August 1981 in the first period, and in

October 1996 and in February, May and July 1997 in the second period. On each occasion 20 baits were set early in the morning on the ground. Collections were made by placing a net over the baits hourly until sunset. In December 1979 and in February, November and December 1980 it proved impossible to collect flies because of low temperatures, rain or strong wind.

To analyse the diversity component we estimated species richness, Shannon's H' and Fisher's α diversity indexes and also the evenness indexes of Pielou, E , and Molinari, G , together with Berger-Parker's measure of dominance, d (Pielou 1975, 1984; Kempton and Taylor 1976; Wolda 1981; Magurran 1988). These indexes were calculated for the two periods and compared. The similarity in species composition between months was analysed using the Morisita–Horn (Horn 1966) measure and applying the UPGMA clustering method to the resulting matrix to obtain the corresponding dendrogram (Wolda 1981, 1983). Furthermore, the niche breadth for the most common species was characterized for the two periods using Levin's B index and its standardized version (Levins 1968; Hulbert 1978). The resemblance between these common species was analysed using Kendall's τ as a measure of association and the resulting matrix was subjected to a cluster analysis by the standard UPGMA method (Zaki and Schmidt 1972; Pesenko 1982).

For the samples collected during the first period the contribution to the diversity of years, seasons, and months was estimated according to Lumme et al. (1979) by

$$DIV H' = H' - \frac{\sum_{i=1}^n H'_i \cdot N_i}{N}$$

The relative monthly niche breadth for the most common *Drosophila* species was calculated using Levins' B index: $B = 1/\sum p_i^2$ and its standardized version

$$B_A = \frac{B - 1}{n - 1}$$

to express it on a scale from 0 to 1 (Hulbert 1978), n = number of months.

The niche overlap between every pair of species can be estimated by distance or similarity coefficients. A nonparametric correlation measure – Kendall's rank correlation coefficient, τ – was used as a measure of similarity to compare the structure of our biotic assemblages (Zaki and Schmidt 1972; Pesenko 1982). As in the case of the analysis of the niche breadth, only the most common *Drosophila* species were used.

For samples of size $n > 10$ the τ -values follow a t -Student distribution, consequently the significance of Kendall's coefficient can be tested according to the formula:

$$T = \frac{\tau}{\sqrt{[2(2n + 5)/9n(n - 1)]}}$$

(Zaki and Schmidt 1972; Legendre and Legendre 1983).

The different monthly samples were evaluated for similarity in their species composition. The similarity index of Morisita-Horn was used:

$$C_{MH} = \frac{2 \sum_{i=1}^n p_{iA} \cdot p_{iB}}{\sum_{i=1}^n (p_{iA}^2 + p_{iB}^2)}$$

where n = number of months; p_{iA} = frequency of species i at month A .

Results

In the first period a total of 20 collections were performed. As shown by the rarefaction method a clear seasonal component exists, thus only four collections were performed during the second period: 1996-97 (one collection each season) (Table 1). The number of flies collected during the two periods in which the experiment was carried out is given in Table 2. As can be observed *Drosophila subobscura* was the most abundant species in both periods due to its explosive growth at certain times of the year. The second most abundant species was *Drosophila simulans*, a cosmopolitan species associated with human activity and abundant mainly in late summer and autumn. The distribution of the collected species adopted the typical pattern found in natural populations: a few species are common, while many are rare (found in low frequencies). In our case, the pattern observed did not differ from one period to the other. If we consider all species with a frequency lower than 0.1% as rare species, then *Drosophila helvetica*, *Drosophila kuntzei*, *Drosophila deflexa*, *Drosophila histrio*, *Drosophila repleta* and *Drosophila funebris* can be considered rare species in the first period. Thus out of a total of 20 *Drosophila* species collected six can be considered rare, while among the common species four of them were specially abundant. In the second period the same distribution pattern was obtained, although the total number of species was lower (14). In this period, *Drosophila ambigua*, *Drosophila andalusica*, *D. deflexa* and *Drosophila repleta* can be considered rare species and only two species were very common (*D. subobscura* and *D. simulans*).

In addition to the specimens belonging to the genus *Drosophila*, some other Drosophilidae were collected (belonging to the genus *Scaptomyza* and to the genus *Leucophenga* - the latter represented by only one specimen collected during the second period).

All Drosophilidae species were considered in conducting the diversity analysis. The species richness and the values of various indexes of diversity are shown in Table 3. In addition to species richness, S , and the number of individuals collected in each sample, N , Shannon's diversity index H' (with the correction of Hutcheson dH' for samples of different size (Hutcheson 1970)) and Pielou's evenness index E are given. As the use of Shannon's index has been criticized by certain authors (Hulbert 1971; Kempton and Taylor 1976; Routledge 1979; Pesenko 1982) and also because this index is rather sensitive to the few commonest species (Kempton and Taylor 1976), another index (α) proposed by Fisher et al. (1943), was also calculated. Among the parametric measures the log-series parameter α appears to be the most wide-spread even in cases when the real abundance dis-

tribution does not fit the log series distribution, as in our case (Kempton and Taylor 1976; Taylor 1978). As an evenness index, Molinari's index G was chosen. It is a calibrated variant of Alatalo's index F (Molinari 1989). An intuitively simple dominance measure, the Berger-Parker index d (Berger and Parker 1970; May 1975) is also given in Table 3.

In the first period, the minimum number of species in a collection (2) corresponded to the winter samples collected in January 1980 and February 1981, although in a small sample of 60 individuals collected in January 1981 the species number was only five. In the second period, the number of species observed in a very large collection (3079 individuals) obtained in an equivalent month of the year (February 1997) was nine. These differences would seem to be the result of different sample sizes. When the rarefaction method (Krebs 1989) was used to calculate the expected number of species in the February 1997 collection for a given sample size (40 individuals - which corresponds to the minimum size of the winter samples of the first period), a value of 1.61 species, with a variance of 0.538, was obtained, which is similar to that observed in the January 1980 and February 1981 collections.

The maximum number of species in the first period (18) corresponded to a summer month, whereas in the second period the maximum (12) corresponded to a spring month. Again the sample sizes were quite different, so the rarefaction method was used to compare these results. The expected number of species for a given sample size (250 individuals) during the summer months of the first period oscillated between 10 and 13 (depending on the month); this number was higher than that of the summer collection of the second period (7.5 with a variance of 0.4) and similar to that of the spring collection of the second period (10.8 with a variance of 0.7).

Diversity steadily increased from the winter to the autumn, the corresponding data for years 1979, 1980 and 1981 being fairly similar; but during the second period (1996-97) a marked overall decrease in diversity was observed, with the exception of the May 97 sample. This last result can be attributed to the presence of certain species that were not established in the studied area and had possibly been carried there by man in the course of his farming activities. For the sake of comparison, Fisher's log series α values are also given in Table 3. With respect to this index, the increase in seasonal diversity was in general maintained, although a more marked summer peak was found. The lower diversity in the second period was, however, observed again (with the exception of the May 97 sample).

The diversity shown in the months at the start of the year up to and including April 1980 was significantly lower than the diversity of the other months of the year, as shown by the corresponding confidence intervals (Pardo et al. 1992) (Table 4). Furthermore, the diversity of the summer months did not differ significantly from that of the autumn months, both being relatively high. With regard to the samples collected in the second period, the estimated diversity of the winter collection was very low ($H' = 0.112$) and significantly lower than that of the winter collections from the first period. Similarly, the diversities of the summer and autumn collections in the second period ($H'_{\text{summer}} = 1.07$, $H'_{\text{autumn}} = 1.22$) were also significantly lower than those from the first period. The only exception was once again the diversity of the spring collection in the second period, $H' = 1.85$, which was significantly higher than the diversity of the spring collections from the first period. Again, the explanation could be, as pointed out above, a human effect.

Among the evenness measures, the indexes F (Alatalo 1981)

Table 1. Number of flies collected in the first (1979-81) and in the second (1996-97) periods

	SET 79	OCT 79	NOV 79	JAN 80	MAR 80	APR 80	MAY 80	JUN 80	JUL 80	AUG 80	SET 80	OCT 80	JAN 81	FEB 81	MAR 81	APR 81	MAY 81	JUN 81	JUL 81	AUG 81
<i>D. subobscura</i>	97	272	85	50	2539	1018	1365	121	405	223	81	418	34	27	414	302	258	37	27	109
<i>D. simulans</i>	1105	1155	62	10	63	37	328	620	410	778	410	164	7	7	19	45	416	241	95	716
<i>D. phalerata</i>	221	278	72	1	4	1	68	160	57	131	206	50	57	57	1	7	24	17	5	401
<i>D. immigrans</i>	392	557	13	8	8	1	46	8	77	346	523	183	70	70	1	7	188	46	24	80
<i>D. melanogaster</i>	9	31																		
<i>D. dentissima</i>	37	9	1	17	4	17	35	36	144	53	61	18	1	1	11	20	42	9	11	149
<i>D. canariensis</i>	7	9	1	1	23	43	49	1	1	1	1	18	1	1	11	23	24	3	3	1
<i>D. picta</i>	3	1	1	2	1	2	11	18	35	1	1	1	1	1	6	3	1	8	8	1
<i>D. immitis</i>	7	4	4	4	1	6	13	2	1	8	14	16	1	1	1	4	1	1	3	1
<i>D. hydei</i>	2	3	3	2	11	6	11	3	14	5	2	2	1	1	1	2	1	20	4	7
<i>D. littoralis</i>																		51	4	2
<i>D. andiata</i>																		5	4	2
<i>D. affinis</i>	1	3	4	5	5	9	1	5	10	2	1	1	1	2	6	3	3	5	1	14
<i>D. basifilii</i>									5	2	1	1	1	1	6	1	1	7	1	
<i>D. helictica</i>									1	1	1	3	1	1	2	1	1	1	1	
<i>D. canis</i>	2	2	3						1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	
<i>D. deflexa</i>	2	1	1						1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	
<i>D. hirtiro</i>	1	1							2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	
<i>D. replata</i>									2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	
<i>D. fanebris</i>									1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
<i>S. pallida</i>	31	106	42	18	4	52	32	2	3	3	112	2	23	16	21	54	62			11
<i>S. graminum</i>	3	6					5	2	5	3										

	OCT 96	FEB 97	MAY 97	JUL 97
<i>D. subobscura</i>	297	3029	147	96
<i>D. simulans</i>	927	3	69	1076
<i>D. phalerata</i>	17	3	31	65
<i>D. immigrans</i>	342	18	103	106
<i>D. melanogaster</i>	103	9	47	74
<i>D. dentissima</i>	3	3	30	17
<i>D. canariensis</i>	1	6	2	47
<i>D. andiata</i>	2	2	11	2
<i>D. affinis</i>	2	2	5	2
<i>D. basifilii</i>	4	4	3	3
<i>D. helictica</i>			1	1
<i>D. canis</i>			7	1
<i>D. deflexa</i>				
<i>D. replata</i>				
<i>S. pallida</i>				
<i>L. fuscicornis</i>				

Table 2. Comparison of the abundance (in percentage) of the species collected at Bordils in the two analysed periods. The order in which the species are given corresponds to their abundance in the first period

Species	Period 1979-81		Period 1996-97	
	Number	Percentage	Number	Percentage
<i>D. subobscura</i>	7902	38.55	3571	53.27
<i>D. simulans</i>	4412	21.53	2075	30.96
<i>D. phalerata</i>	3584	17.49	116	1.73
<i>D. immigrans</i>	2316	11.3	569	8.49
<i>D. melanogaster</i>	890	4.34	233	3.48
<i>D. testacea</i>	632	3.08	50	0.75
<i>D. cameraria</i>	312	1.52	7	0.10
<i>D. picta</i>	93	0.45	0	0.00
<i>D. ambigua</i>	80	0.39	2	0.03
<i>D. hydei</i>	75	0.37	60	0.90
<i>D. littoralis</i>	57	0.28	0	0.00
<i>D. andalusica</i>	56	0.27	2	0.03
<i>D. rufifrons</i>	34	0.17	0	0.00
<i>D. busckii</i>	23	0.11	9	0.13
<i>D. helvetica</i>	9	0.04	7	0.10
<i>D. kuntzei</i>	8	0.04	0	0.00
<i>D. deflexa</i>	6	0.03	1	0.01
<i>D. histrio</i>	5	0.02	0	0.00
<i>D. repleta</i>	1	0.00	1	0.01
<i>D. funebris</i>	1	0.00	0	0.00
Total	20496	100	6703	100
<i>S. pallida</i>	594	96.59	7	87.50
<i>S. graminum</i>	21	3.41	0	0.00
<i>L. maculata</i>	0	0.00	1	12.50
Total	615	100	8	100

and *G* (Molinari 1989) proved to be the most appropriate. The latter, at present with the least known disadvantages, was therefore chosen for use here.

As can be observed in Table 3, the evenness values (*G*) are in general rather low. With the exception of February 1981, all *G*-values were lower than 0.52. Furthermore, the *d*-values showed that some common species (mainly *D. subobscura*) were practically the only representatives in certain months of the year.

The results corresponding to the contribution to the diversity made by years, seasons and months are given in Table 5a. The years accounted for about 1.58% of the total species diversity, the small difference between the H'_{total} and the weighted H'_{years} suggests that, for practical purposes, species diversity was the same for the two years of the first period. The seasonal component explained about 21% of the variation, indicating that factors associated with seasonal changes were relatively important components of the niche of adult individuals. The same can be said for the month to month variation, which explained approximately 30% of the total diversity. For those samples collected during the second period clearly only the seasonal component of the species diversity could be calculated. This component accounted for about 41% of the total species diversity, which emphasises the importance of environmental variables associated with the seasons on total species diversity.

The relative monthly niche breadth for the most common *Drosophila* species is given in Table 5b. The highest B_A value in the first period corresponded to *Drosophila phalerata* and in the second period to *D. melanogaster*. As can be observed, the niche breadth of the cosmopolitan species (*D. melanogaster*,

Table 3. Species richness and diversity, evenness and dominance indexes for the seasons of the two periods analysed. The samples of the second period are given in bold face

	S	N	α	H'	<i>E</i>	<i>G</i>	<i>d</i>
Spring							
March 80	8	2647	1.02	0.22	0.11	0.04	0.96
March 81	10	487	1.78	0.69	0.29	0.05	0.86
April 80	9	1185	1.32	0.64	0.29	0.06	0.86
April 81	11	464	2.02	1.27	0.52	0.12	0.65
May 80	13	1994	1.86	1.12	0.44	0.10	0.69
May 81	12	1021	1.91	1.56	0.62	0.38	0.41
May 97	12	450	2.27	1.85	0.74	0.42	0.33
Summer							
June 80	15	987	2.51	1.24	0.45	0.16	0.63
June 81	14	448	2.74	1.67	0.62	0.13	0.54
July 80	18	1109	3.05	1.54	0.53	0.31	0.37
July 81	10	179	2.29	1.58	0.66	0.18	0.53
July 97	9	1486	1.27	1.07	0.48	0.09	0.72
August 80	12	1635	1.75	1.51	0.60	0.31	0.48
August 81	12	1665	1.75	1.61	0.64	0.33	0.43
Autumn							
September 79	16	1920	2.39	1.31	0.47	0.20	0.58
September 80	13	1483	1.96	1.71	0.66	0.39	0.35
October 79	14	2429	1.97	1.45	0.55	0.33	0.48
October 80	12	996	1.92	1.67	0.66	0.34	0.42
October 96	9	1696	1.25	1.22	0.55	0.36	0.55
November 79	9	289	1.76	1.70	0.76	0.52	0.29
Winter							
January 80	2	68	0.38	0.64	0.83	0.50	0.74
January 81	5	60	1.30	0.96	0.56	0.45	0.57
February 81	2	45	0.43	0.72	0.95	0.73	0.63
February 97	9	3079	1.14	0.11	0.05	0.02	0.98

S, observed number of species; *N*, number of flies collected; α , Fisher's logseries index; H' , corrected Shannon's index; *E*, Pielou's evenness index; *G*, Molinari's evenness index; *d*, Berger-Parker's dominance index.

Table 4. Confidence intervals (95%) for Shannon's diversity index H'

Months	1979	1980	1981
January		[0.46. 0.70]	[0.69. 1.10]
February			[0.56. 0.76]
March		[0.19. 0.26]	[0.55. 0.78]
April		[0.57. 0.71]	[1.14. 1.36]
May		[1.06. 1.18]	[1.50. 1.60]
June		[1.15. 1.29]	[1.52. 1.74]
July		[1.47. 1.59]	[1.37. 1.69]
August		[1.45. 1.55]	[1.56. 1.64]
September	[1.25. 1.35]	[1.66. 1.74]	
October	[1.41. 1.49]	[1.59. 1.71]	
November	[1.59. 1.75]		

Drosophila immigrans and *D. simulans*) increased considerably in the second period. For the noncosmopolitan species the value was similar in the two periods or even, as in the case of *D. subobscura*, was found to have decreased.

A matrix was obtained from the τ -values, and a dendrogram

Table 5. Niche analysis

(a) Contribution of the variability of the years, seasons and months to total observed diversity

First period: 1979–81

Niche component	<i>DIV H</i>	% Total
Between years	0.028	1.58%
Seasonal	0.364	20.53%
Month to month	0.538	30.34%
Total	1.773	100%

Second period: 1996–97

Niche component	<i>DIV H</i>	% Total
Seasonal	0.493	40.68%
Total	1.212	100%

(b) Niche breadth for the common species

	First period		Second period	
	B (Levins)	B_A	B (Levins)	B_A
<i>D. subobscura</i>	0.305	0.268	0.343	0.124
<i>D. melanogaster</i>	0.229	0.188	0.739	0.652
<i>D. phalerata</i>	0.513	0.488	0.613	0.485
<i>D. immigrans</i>	0.315	0.279	0.582	0.442
<i>D. simulans</i>	0.252	0.212	0.532	0.376
<i>D. testacea</i>	0.355	0.321	0.522	0.362

was constructed applying the UPGMA method. The results are given in Fig. 1. Three clusters are observed: one corresponds to the cosmopolitan species (*D. immigrans*, *D. simulans* and *D. melanogaster*), another to the species *D. phalerata* and *Drosophila testacea* which are fungi breeders, and the third to *D. subobscura* which is a generalist noncosmopolitan species.

The Morisita–Horn index is not strongly influenced by species richness and sample size, although it is highly sensitive to the abundance of the most common species (Wolda 1981; Magurran 1988; Baev and Penev 1995). Using this index, a matrix was obtained indicating the similarity between each pair of months, and a dendrogram was constructed using the UPGMA clustering method. The results obtained are given in Fig. 2. In general the clustering reflects the season or period of the year, although some overlapping between months due to the variability between years was observed. Thus, one cluster corresponds to ‘spring–winter’ months, another to ‘summer’ months and a third to ‘autumn’ months. There are only three months which do not fit within any of the clusters, and these can be considered as outliers (May 1997, October 1980 and November 1979).

Discussion

The collections made during the two periods allow us to analyse the variation in species diversity that can be attributed to environmental changes. The number of species considered as being common or rare did not change in the two periods. Here, we applied the criteria proposed by Shorrocks (1977) who considers a species to be common if its frequency is greater than 1%. During the first period, out of 20 species collected four are particularly abundant and six very rare (frequency $\leq 0.1\%$). During the second period out of 14 species observed, three are abundant and four very rare. The decrease in the total number of species in the second period can be attributed to the smaller sample size (Table 2).

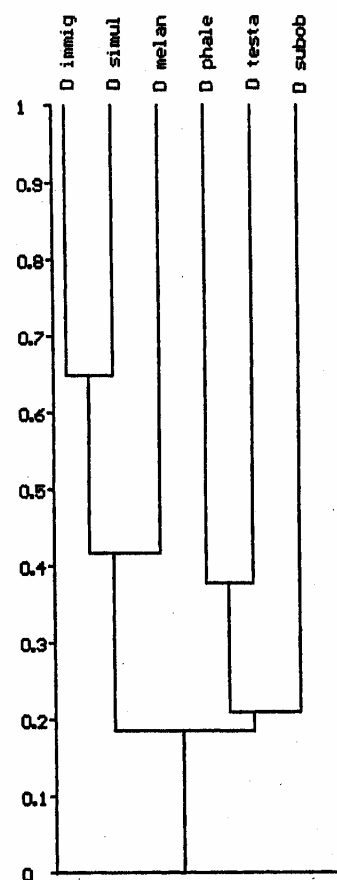


Fig. 1. Dendrogram constructed by means of the UPGMA cluster method for the most common species with regard to the matrix of Kendall's rank correlation coefficient τ calculated for all pair of species

Drosophila subobscura was the most abundant species in both periods. Its percentage actually increased in the second period, in spite of it not being a cosmopolitan species and the occurrence of a possible degradation of the habitat. *D. simulans*, *D. phalerata*, *D. immigrans* and *D. melanogaster* were common in both periods. Other species such as *D. testacea* and *Drosophila cameraria* had frequencies greater than 1% in the first period but these decreased significantly in the second period. Furthermore, the percentage of the fungi species (*D. phalerata*, *D. testacea*, and *D. cameraria*) had also significantly decreased, with *D. cameraria* becoming a rare species in the second period.

Six species (*Drosophila picta*, *Drosophila littoralis*, *Drosophila rufifrons*, *D. kuntzei*, *D. histrio* and *D. funebris*) that had been found during the first period, were not collected during the second period. Three of these (*D. funebris*, *D. histrio*, *D. kuntzei*) were already very rare in the first period (Table 2), so their absence in the second period could be attributable to a sampling effect. The other three species (*D. picta*, *D. littoralis* and *D. rufifrons*) had rather restricted ecological niches. *Drosophila littoralis* showed an unusual behaviour in its monthly distribution. As can be observed in Table 1, the species appeared

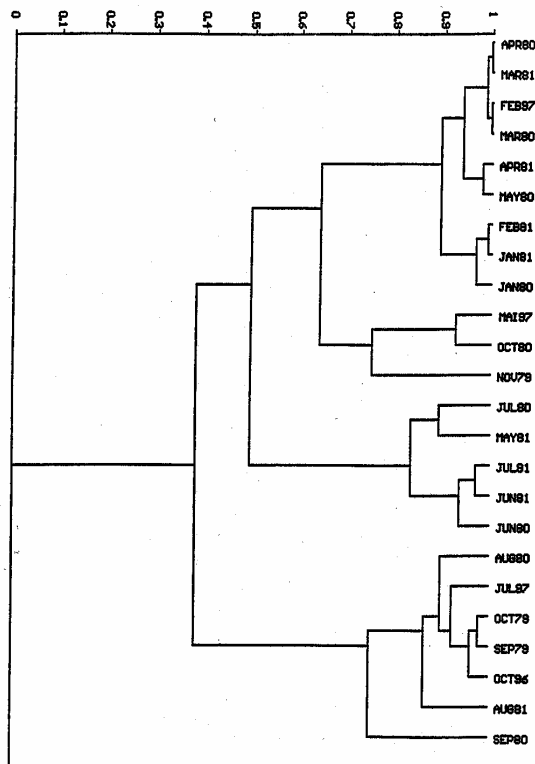


Fig. 2. Similarity dendrogram for samples collected monthly from September 1979 to August 1981 during the first period, and the four samples collected in October 1996, February, May and July 1997. The matrix of similarity was calculated using the Morisita-Horn index and the corresponding dendrogram was constructed with the UPGMA clustering method

only in June 81 (51 individuals) and in the following two months its frequency felt dramatically (July 81: four individuals and August 81: two individuals). This trend suggests that the species was somehow introduced to the site, but that indeed not established itself there. This explanation however, can not be applied to the cases of *D. picta* and *D. rufifrons* as shown by their monthly distributions (Table 1). *Drosophila picta* is often associated with fresh water in open land, near small ponds and marshy or boggy woodland, with junks and other similar species as the predominant vegetation (Tsacas 1969). Sobels et al. (1954) have found *D. picta* associated with *Phragmites communis*. Pupae of the species have also been found on *Sparganium* (Duda 1935); in Bordils some specimens of this plant were also observed in a small pond within the collecting area during the first period. In the second period the conditions were dryer, the pond had disappeared and the whole area had been spoiled, which could explain the disappearance of *D. picta* from the area. To date very few data on the ecology and evolutionary biology of *D. rufifrons* have been made available (Pipkin 1961; Bock and Parsons 1978), so it is more difficult to explain the disappearance of this species during the second period. With regard to the genus *Scaptomyza*, only two species, *Scaptomyza pallida* and *Scaptomyza graminum*, were found in the first

period. The last one can be considered a rare species in this period. Indeed, it was not recorded after July 1980 and did not appear at all in the second period (Table 1). It seems likely that the species has disappeared from the area because of crop changes in the nearby farms. On the other hand, the significant decrease in the frequency of *S. pallida* in the second period could be attributed to a sampling effect. In this period, seven individuals were collected in the February sample, the same number to that collected in the March 1980 sample of the first period, with comparable meteorological conditions.

The analysis of diversity focused on three main aspects: the analysis of monthly variation of H' and its corresponding confidence intervals (Tables 3 and 4), the relationship between H' , G and d (Table 3) and the resemblance between months using the Morisita-Horn measure (Fig. 2).

A significant decrease in diversity was observed during the second period with the exception of the sample collected in May 1997. This could be hardly attributable to the period 1996-97 being an off year in this site because no change in climatic factors were detected in the year before and, as shown by the data corresponding to the first period presented in Table 5, the niche component between years has a minimum effect on the total variability (1.58%). In general, this decrease can be attributed to human action and the desiccation of the habitat. As mentioned above, these factors are clearly related with the disappearance of certain species (*D. picta*).

As can be observed in Fig. 2, a clear seasonal component was detected during the first period. If we characterise the seasons by the indexes H' , G and d , then the spring season collections correspond in general to the months March, April and May, which cluster together as shown in Fig. 2. This season is characterised by $0.11 < H' < 1.27$, $0.02 < G < 0.12$, $0.65 < d < 0.98$, that is by low diversity, very low evenness and a high dominance, the latter being due to the high frequency of *D. subobscura* (Table 1). As can be observed (Fig. 2 and Table 3), one of the collections corresponding to the winter in the second period (FEB 97) is included within these three interval ranges, which can be explained by an increase in N due to the enormous amount of *D. subobscura* collected (Table 1). The higher S -value observed is determined by the sample size N ; as shown by the rarefaction method, the expected S -value is equivalent to that observed in winter. This high N -value is probably due to the mild meteorological conditions of winter 1997, the temperature ranges of which were similar to those of the month of March 1980.

The summer season collections correspond, in general, to the months of June and July (Fig. 2). This season is characterised by $1.24 < H' < 1.67$, $0.13 < G < 0.31$, $0.37 < d < 0.63$, that is by high diversity, a low evenness and intermediate dominance. In these months, the dominance values were determined by *D. subobscura*, *D. phalerata* and *D. testacea*. The behaviour of these species, as shown by the niche analysis, is similar (Fig. 1). Once again the summer collection of the second period (JUL 97) is not included within these interval ranges, mainly because of the high dominance value due to the large increase in *D. simulans* (Table 1), which makes this collection more similar in terms of the species composition to those of the autumn season of the first period (Fig. 2).

The autumn season collections correspond, in general, to the months of August, September and October (Fig. 2). This season is characterised by $1.31 < H' < 1.71$, $0.2 < G < 0.4$ and $0.35 < d < 0.58$, that is by high diversity, low evenness and intermediate dominance. Although these interval ranges are

similar to those of the summer season, the species composition of both seasons is different. The autumn season is characterized by a boom in the number of the *Melanogaster* Group species (*D. melanogaster* and *D. simulans*) and *D. immigrans*, which behave similarly (Fig. 1). In this case, the autumn collection of the second period fits within the interval ranges of the same season in the first period, and its species composition is also similar (Fig. 2). The winter season is represented by FEB 81, JAN 80 and JAN 81 which cluster together (Fig. 2), this season is principally characterized by very low *S* and *N*-values (Table 3).

The spring collection of the second period (MAY 97) is quite different in terms of both species composition and interval ranges of *H*, *G* and *d*, to the spring month collections of the first period. The collection can be considered as an outlier (Fig. 2). This can be explained by a decrease in the number of *D. subobscura*, which is unusual at this time of the year, but probably due to the drier environmental conditions of this season in 1997.

As stated in the results, the season component accounts for about 21% of the total species diversity during the first period, and about 41% during the second period (Table 5a). The extent to which the season can affect the species composition of this community of Drosophilids is clearly seen if we consider the annual distribution of the most common species. The most abundant species found in our collections, *D. subobscura*, presented an abundance peak in spring and another weaker peak in autumn. This finding correlates with the annual distribution of fungi species (*D. phalerata* and *D. testacea*), which are found from March to October but with a summer abundance peak, and the distribution of the cosmopolitan species, *D. immigrans* and *D. simulans*, with a narrow distribution range (from May to October) and with an abundance peak between August and September. This seasonal differentiation in the behaviour of these species is clearly shown in the dendrogram contained in Fig. 1. The behaviour of *D. subobscura* clearly differs from that of the other common species. The fungi species cluster together and the same happens with the cosmopolitan species; the rather large separation between *D. melanogaster* and *D. simulans* (*D. simulans* is closer to *D. immigrans* than to *D. melanogaster*) can be explained by the relatively low number of *D. melanogaster* individuals found in our collections. The results obtained during the second period also support the explanation given to the seasonal behaviour of these common species (Table 1 and Fig. 2). The increases in niche breadth of the cosmopolitan species (*D. melanogaster*, *D. immigrans* and *D. simulans*) observed in the second period (Table 5b) suggests a human modification to the habitat, which is also supported by the decrease in the niche breadth of *D. subobscura*, although this is not associated with human habitats. The similar values of the niche breadth of the fungi species in both periods would seem to indicate that their breeding sites have not been modified.

Seasonal climatic conditions determine population fluctuations. Changes in temperature and humidity affect both the rate of increase and survival of the populations of Drosophilids. Furthermore, temperature affects the vagility of the flies and therefore the number of specimens that move to the baits (Brncic et al. 1985). Moreover, temperature and humidity affect the resource supply which in turn can determine the seasonal behaviour of the different species.

Acknowledgements

This work was supported by Grant PB96-0793-C04-03 from the DGICYT, Spain. We thank Dr G. Bächli for comments on the manu-

script. We also thank R. Rycroft (S.A.L. Universitat de Barcelona) for corrections to the English.

Zusammenfassung

Vergleichende Analyse einer Gemeinschaft von Drosophilaarten (*Drosophilidae*; *Diptera*) über einen langen Zeitraum hinweg

Die vorliegende Arbeit beschreibt einen in der Natur durchgeführten Test über die Dynamik in einer Gemeinschaft von Drosophilaarten, bei dem die Stichprobennahmen eine sehr lange Zeitperiode auseinanderliegen. Ziel der Untersuchung war, eine mögliche Reduktion der Biodiversität und deren evolutionäre Bedeutung aufzudecken. Monatliche Aufsammlungen von Drosophiliden wurden in einer Zweijahresperiode (September 1979–August 1981) in Bordil (Nordost-Spanien) durchgeführt. Am selben Standort wurden dann nochmals während einer späteren Periode (1996–97) Stichproben genommen, um das Muster einer Veränderung, die sich in der Drosophilagemeinschaft ergeben hatte, analysieren zu können. Da sich in der ersten Untersuchungsperiode eine deutliche jahreszeitliche Komponente ergeben hatte, was sich durch Anwendung der 'Rarefaction-Methode' und den Anteil der jahreszeitlichen Variabilität an den Nischen-Komponenten zeigte, wurde in der zweiten Periode die Stichprobennahme nur jahreszeitlich durchgeführt. Es wurde eine signifikante Abnahme der Diversität aufgedeckt. Auch ein Anstieg der Dominanz der häufigsten Art (*Drosophila subobscura*) konnte beobachtet werden, was wahrscheinlich mit einer Änderung des Verhaltens dieser Art in Abhängigkeit von Umweltveränderungen zusammenhängt. Sechs Arten, die in der ersten Periode gefangen wurden, gingen in der zweiten Periode nicht. Drei davon waren bereits in der ersten Periode selten, so daß ihr Fehlen in der zweiten Probe auf den Stichprobeneffekt zurückgeführt werden kann. Das Fehlen einer von den drei verbleibenden Arten (*Drosophila picta*) geht vermutlich auf eine Veränderung der Umweltbedingungen zurück. Die Änderungen bei den kosmopoliten Arten und das ungewöhnliche Verhalten der mit Pilzen assoziierten Arten konnte durch die Analyse der relativen monatlichen Nischen-Weite erkannt werden.

References

- Alatalo, R. V., 1981: Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37, 199–204.
- Bächli, G., 1979: Quantitative methods for population analysis applied to a *Drosophila* (*Diptera*, *Drosophilidae*) collection. *Aquilo Ser. Zool.* 20, 33–40.
- Bächli, G.; Burla, H., 1985: *Drosophilidae*. *Insecta Helvetica*, Fauna, 7 *Diptera*. Zurich: Fototar AG, Egg.
- Baev, P. V.; Penev, L. D., 1995: *BIODIV*, Version 5.1. Pensoft, Sofia-Moscow.
- Berger, W. H.; Parker, F. L., 1970: Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science* 168, 1345–1347.
- Bock, R.; Parsons, P. A., 1978: The subgenus *Scaptodrosophila* (*Diptera*, *Drosophilidae*). *Syst. Ent.* 3, 91–102.
- Brncic, D.; Budnik, M.; Guíñez, R., 1985: An analysis of a *Drosophilidae* community in Central Chile during a three years period. *Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch.* 23, 90–100.
- Duda, O., 1935: *Drosophilidae*. In: Lindner, E. (ed.), *Die Fliegen der Palaearktischen Region*. Vol. 6. Stuttgart: Schweizerbart, 118 pp.
- Fisher, R. A.; Corbet, A. S.; Williams, C. B., 1943: The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12, 42–58.
- Horn, H. S., 1966: Measurement of 'overlap' in comparative ecological studies. *Am. Nat.* 100, 419–424.
- Hulbert, S. H., 1971: The non-concept of species diversity: a critique and an alternative parameters. *Ecology* 52, 557–566.
- Hulbert, S. H., 1978: The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59, 67–77.
- Hutcheson, K., 1970: A test for comparing diversities based on Shannon formula. *J. Theor. Biol.* 29, 151–154.
- Kempton, R. A.; Taylor, L. R., 1976: Models and statistics for species diversity. *Nature* 262, 818–820.
- Krebs, Ch. J., 1989: *Ecological Methodology*. New York: Harper Collins.

- Legendre, L.; Legendre, P., 1983: Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier Scientific Publications Co.
- Levins, R., 1968: Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Lumme, J.; Lakovaara, S.; Muona, O.; Järvinen, O., 1979: Structure of a boreal community of Drosophilids (Diptera). *Aquilo Ser. Zool.* **20**, 65–73.
- Magurran, A. E., 1988: Ecological Diversity and its Measurement. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- May, R. M., 1975: Patterns of species abundance and diversity. In: Cody, M. L.; Diamond, J. M. (eds), Ecology and Evolution of Communities. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Molinari, J., 1989: A calibrated index for the measurement of evenness. *Oikos* **56**, 319–326.
- Pardo, L.; Calvet, C.; Salicrú, M., 1992: Comparación de medidas de diversidad. *Historia Animalium* **1**, 3–13.
- Pesenko, Yu. A., 1982: Principles and Methods of Quantitative Analyses in the Faunistic Investigations. Moscow: Nauka.
- Pielou, E. C., 1975: Ecological Diversity. New York: Wiley.
- Pielou, E. C., 1984: Interpretation of Ecological Data. New York: Wiley.
- Pipkin, S. B., 1961: Taxonomic relationships within the *Drosophila victoria* species group, subgenus *Pholadoris* (Diptera: Drosophilidae). *Proc. Ent. Soc. Washington, USA* **63**, 145–161.
- Routledge, R. D., 1979: Diversity indices: which ones are admissible? *J. Theor. Biol.* **76**, 503–515.
- Shorrocks, B., 1975: The distribution and abundance of woodland species of British *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *J. Anim. Ecol.* **44**, 851–864.
- Shorrocks, B., 1977: An ecological classification of European *Drosophila* species. *Oecologia* **26**, 335–345.
- Shorrocks, B., 1982: The breeding sites of temperate woodland *Drosophila*. In: Ashburner, M.; Carson, H. L.; Thompson, J. N. (eds), The Genetics and Biology of *Drosophila*. Vol. 3b. London: Academic Press. pp. 385–428.
- Sobels, F. H.; Vlijm, L.; Lever, J., 1954: The distribution of the genus *Drosophila* in the Netherlands. *Arch. Nierl. Zool.* **10**, 357–374.
- Taylor, L. R., 1978: Bates, Williams, Hutcheson – a variety of diversities. In: Mound L. A.; Warloff, N. (eds), Diversity of Insect Faunas: NINth. Symposium of the Royal Entomological Society. Oxford: Blackwell, pp. 1–18.
- Tsacas, L., 1969: Étude sur *Drosophila picta* (Diptera: Drosophilidae). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.)* **5**, 719–753.
- Wolda, H., 1981: Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia* **50**, 296–302.
- Wolda, H., 1983: Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. *Oecologia* **58**, 290–298.
- Zaki, M. A.; Schmidt, V. M., 1972: On the systematical structure of the floras of the South Mediterranean countries. 1. Methods and analysis of the structure of the 5 regional and 11 local floras. *Vestnik Leningradskogo Gosudarstvennogo Universiteta* **9**, 57–69.

Authors' address: Luis Serra, Departament de Genètica, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 645, 08071, Barcelona, Spain. E-mail: lluis@porthos.bio.ub.es

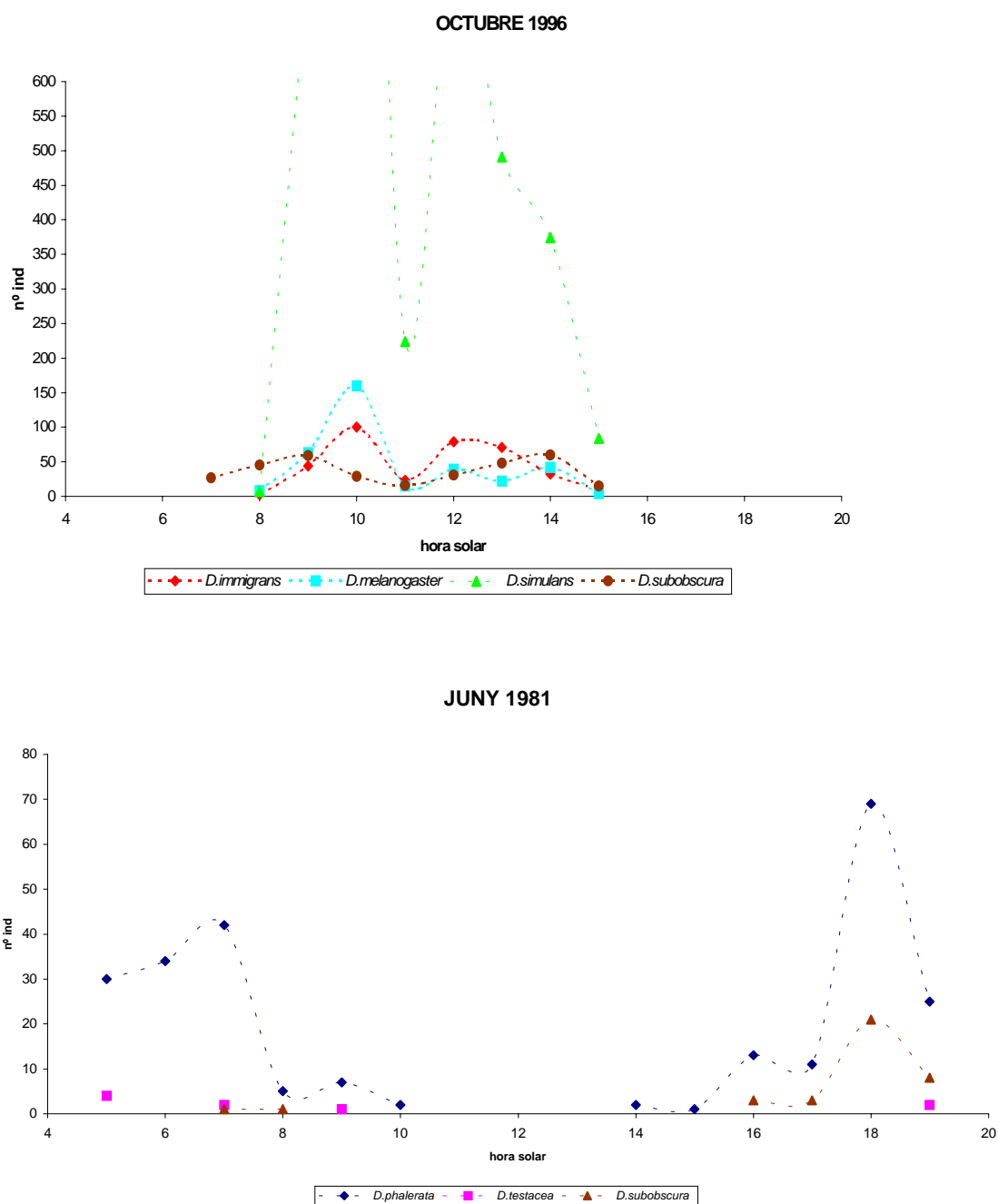
CAPÍTOL III. Anàlisi dels models d'activitat diària de sis espècies de *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) a Bordils (Nord Est d'Espanya)

L'objectiu d'aquest estudi és analitzar i comparar els models d'activitat diària de les espècies més abundants de *Drosophila* capturades a Bordils, que són *D.subobscura*, *D.phalerata*, *D.testacea*, *D.simulans*, *D.melanogaster* i *D.immigrans*. La contribució de cadascuna d'elles a l'abundància global de *Drosophila* en el període 1979-81 és superior a un 3% (veure taula 2 de l'article adjunt al capítol II). En el període 1996-97 també és superior a un 3% exceptuant *D.testacea* que representa tan sols un 0.75% del total.

1. CORBES D'ACTIVITAT DIÀRIA

Les corbes de freqüències d'abundància per cada espècie segons les diferents hores del dia en una captura presenten una bimodalitat molt clara, més marcada en els mesos de maig i juny, i pràcticament es transforma en una corba amb un únic pic d'abundància en els mesos d'hivern. Com a exemple en la Figura III.1 es presenten les corbes d'abundància corresponents als mesos de juny de 1981 i octubre de 1996, on es pot observar les diferències entre els pics d'abundància a diversos mesos. Aquest comportament és similar al descrit en altres estudis (Rocha-Pité (1978), Toda (1981), Pascual (1993) i Noor (1997)). Tots ells intenten mesurar els factors ambientals i relacionar-los amb aquest model de comportament diari.

Figura III.1 Corbes d'abundància d'individus segons les hores de captura per les espècies *D.immigrans*, *D.melanogaster*, *D.simulans*, *D.subobscura* a l'octubre de 1996 en el primer gràfic, per les espècies *D.phalerata*, *D.testacea* i *D.subobscura* al juny de 1981 en el segon.



2. ANGLE SOLAR

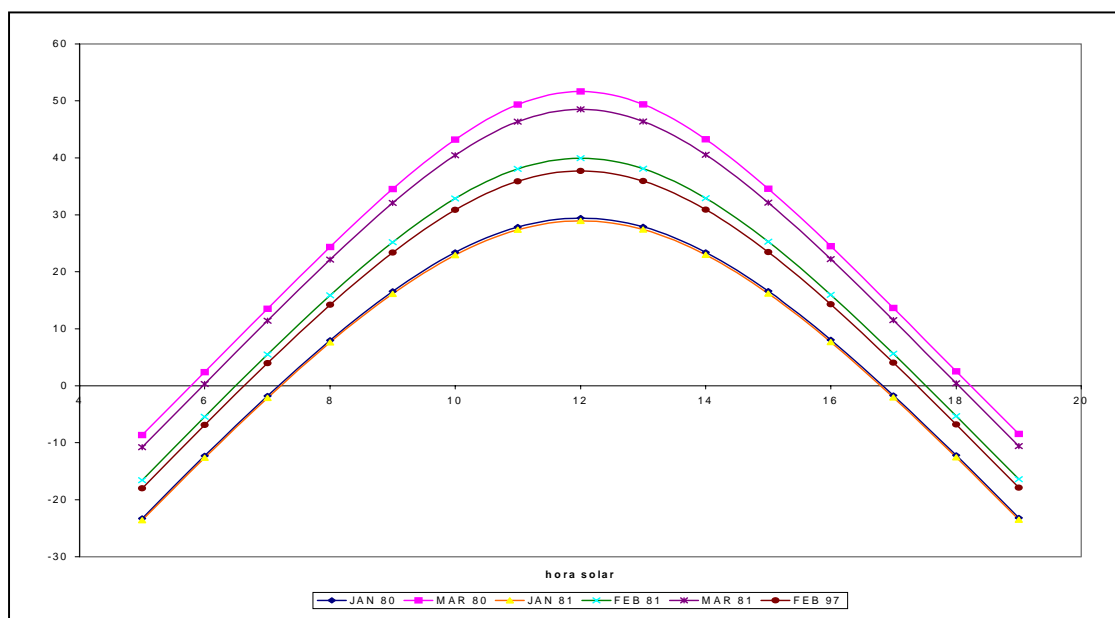
En particular, Noor (1997) introdueix la mesura de l'angle solar de l'hora corresponen a la captura per tal de mesurar un tipus de "luminositat" ambiental. L'expressió de l'angle solar és

$$\text{Angle solar} = \arcsin[\sin(\text{declinació solar aparent}) \sin(\text{latitud}) + \cos(\text{declinació solar aparent}) \cos(\text{latitud}) \cos(\text{angle horari})]$$

on $\text{Angle horari} = 15^\circ (\text{hora solar} - 12)$

La *Declinació solar aparent* és la distància angular entre el Sol i l'equador celeste i ve donat en els almanacs astronòmics. En el nostre cas s'han calculat aquests angles pels dies de captura dels dos períodes i per la localitat de Bordils utilitzant l'Almanaque Náutico del Ministerio de Defensa (1999) per trobar la *declinació solar aparent*. Per exemple, en la figura III.2 es pot observar els valors d'aquest angle solar per l'hivern.

Figura III.2 Valors de l'angle solar pels dies de captura dels mesos d'hivern



3. RELACIÓ AMB LA TEMPERATURA I LA HUMITAT

Uns altres factors ambientals que poden influir en l'abundància de les diferents espècies a cada hora de mostreig són la temperatura i la humitat. Per tal d'analitzar la possible relació existent, hem utilitzat el coeficient de correlació de Spearman entre les freqüències que presenten cada espècie i la temperatura o la humitat per cadascuna de les captures. L'expressió d'aquest coeficient és:

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum_{i=1}^n d_i^2}{n(n^2 - 1)}$$

Es considera x_i l'abundància en el moment i (hora de captura) d'una espècie determinada, i y_i la temperatura (humitat) en el mateix moment. n és el nombre de parells (x_i, y_i) als que s'hi han assignat rangs segons l'ordenació de cadascuna de les dues variables (rang x_i , rang y_i) i d_i és la diferència entre les classificacions (rangs) del parell corresponen. Aquest coeficient oscil·la entre -1 i 1. El valor 1 correspon a una perfecta gradació directa entre els valors de les variables x i y , mentre que el valor -1 correspon a una associació inversa. Per contra el valor 0 indica independència, dit d'una altre manera, no existeix cap mena de relació entre els valors d'una variable respecte l'altre. Per mostres grans la distribució de l'estadístic

$$t = r_s \sqrt{\frac{n-2}{1-r_s^2}}$$

s'acosta a una t d'Student amb $n-2$ graus de llibertat. En el cas de mostres petites cal aplicar un test de permutacions. Les taules dels valors crítics en aquest cas es poden trobar a Siegel (1980) entre d'altres referències. En el present cas, tal com es pot observar a la taula 1 de l'article que s'adjunta, es troba una relació significativa negativa entre l'abundància de cada espècie i la temperatura, i en canvi, tal com era d'esperar, la relació amb la humitat és positiva.

4. COMPARACIÓ DE L'ACTIVITAT DIÀRIA ENTRE ESPÈCIES

Per tal de comparar el comportament diari de les diferents espècies en les distintes hores del dia, s'ha definit, seguint Noor (1997), un índex d'abundància de l'espècie i respecte l'hora de captura j , de la forma següent

$$AA(i, j) = \frac{f_{i,j}}{\max_i (f_{i,j})} 100$$

on f_{ij} és l'abundància de l'espècie i en l'hora j , $\max_i (f_{ij})$ representa el valor més alt d'aquesta freqüència per l'espècie i en la captura analitzada. Emprant aquesta nova variable que pren valors entre 0 i 100 per cadascuna de les espècies, s'ha realitzat una anàlisi de la variància de dos factors. Un d'ells és l'espècie i l'altre és l'hora de captura (hora solar). Aquest segon factor és un *factor block* i per tant no es considera la interacció entre els dos. El model és

$$AA(i, j) = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$$

on μ és la mitjana deguda a la població, α_i és la contribució de l'espècie i , β_j és la part explicada per la j hora de captura, i ε_{ij} l'error aleatori. Aquestes variables ε_{ij} segueixen una distribució Normal de mitjana 0 i amb unes variàncies que són significativament iguals. Aquestes condicions de regularitat són necessàries per poder aplicar l'anàlisi de la variància. La variabilitat global del model es descompon en una part deguda a les diferències entre espècies, una altra deguda a la variabilitat d'abundància d'individus segons l'hora de captura i per últim la deguda a l'atzar. S'ha utilitzat el paquet estadístic SPSS (2000) i es troba que la variabilitat més gran correspon al factor hora de captura, tal com era d'esperar. A continuació es va aplicar un test de comparacions múltiples per tal de comparar el comportament de les espècies de dues en dues. S'ha utilitzat el mètode de Tukey HSD ("Honestly Significant Differences") i el mètode de Bonferroni de comparacions múltiples. Els resultats es troben a la taula 2 de l'article adjunt, on de 31 comparacions realitzades només 2 presenten diferències significatives en l'activitat diària de les espècies considerades.

5. RELACIÓ DE L'ACTIVITAT DIÀRIA DE LES ESPÈCIES I L'ANGLE SOLAR.

L'anàlisi anterior permet considerar que el model de comportament de les diferents espècies és similar per cada mes de captura i permet ajuntar totes les dades d'un mes, sense diferenciar-les per espècies, per tal d'analitzar la relació entre l'activitat diària i l'angle solar. Com s'observa una clara bimodalitat en les corbes d'abundància, es va considerar que havia d'existir una relació quadràtica amb l'angle solar: a mesura que l'angle augmenta durant el matí, l'abundància d'individus augmenta fins a un màxim i torna a decreixer cap a migdia (forma de paràbola), i de la mateixa manera a la tarda, a mesura que l'angle solar decreix. Per aquest motiu s'ha definit un índex d'abundància pel matí i un per la tarda, amb la mateixa expressió $AA(i,,j)$ citada abans, i s'ha ajustat un model de regressió quadràtic entre l'índex i l'angle solar. S'ha utilitzat el paquet estadístic SPSS (2000). Els resultats es troben a la taula 3 de l'article adjunt i com es pot observar el model quadràtic és un bon ajust per totes les captures considerades.

6. COMPARACIÓ DE L'ACTIVITAT DIÀRIA SEGONS EL SEXE

Un altre qüestió que es va plantejar va ser si el comportament diari d'una espècie era diferent segons el sexe. De nou es va utilitzar la mateixa fórmula de Noor (1997) on $i = 1, 2$ representa el sexe, mentre que j és la hora de captura. Aquests índexs s'han calculat per cada espècie estudiada en els mesos que hi havia suficients individus. Per comparar els corresponents índexs de mascles i femelles per cada espècie i mes de captura s'ha aplicat un test t de dades aparellades (degut al factor hora de captura) utilitzant el paquet estadístic SPSS (2000). Els resultats de les comparacions es troben a la taula 4 de l'article adjunt on s'ha aplicat la correcció de Bonferroni (Montgomery and Peck, 1991) degut a les múltiples comparacions. Com es pot observar a la taula 4 de l'article adjunt, de les 21 possibles comparacions de l'activitat diària entre mascles i femelles, 17 no presenten diferències significatives de comportament, per tant es pot suposar que el comportament de mascles i femelles és similar respecte a l'activitat diària.

Analysis of the diurnal activity patterns of six species of *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) at Bordils (North East of Spain)MERCÉ ARGEMÍ¹, GERHARD BÄCHLI², FRANCESC MESTRES¹ & LUÍS SERRA^{1,3}

The diurnal activity patterns of six species of *Drosophila* (*D. subobscura*, *D. simulans*, *D. melanogaster*, *D. immigrans*, *D. phalerata*, and *D. testacea*) collected at Bordils (North East of Spain) have been analysed. The analyses are based on daily samples of drosophilids taken during several months in two periods widely separated in time. The pattern of diurnal activity, measured by the adjusted abundance, does not in general differ significantly between species collected during the same day. Males and females of the same species usually have equivalent patterns of diurnal activity, the few exceptions being probably due to a particular behaviour of males. There is a quadratic relationship between the relative abundance of individuals collected at a particular hour and the solar angle, as a consequence of the bimodality of the diurnal activity patterns. Light intensity might trigger and set the boundaries of the diurnal behaviour of individuals, whereas additionally each species would have a particular adaptation to a given range of temperature and humidity, basically to prevent desiccation.

Keywords: Diurnal activity, solar angle, temperature, *Drosophila*.

INTRODUCTION

Despite the great amount of information available on the genetics of *Drosophila*, comparatively little is yet known about the ecology of the species which comprise the genus (CARSON, 1971; KRIMBAS, 1993; POWELL, 1997). With the extensive use of these organisms for studies of population genetics and speciation, ecological information becomes all the more important. Although some information is available on the diurnal periodicity of *Drosophila* very little is known about differences in activity between related species (PAVAN *et al.*, 1950; MITCHELL & EPLING, 1951; ISHIHARA *et al.*, 1953; DYSON-HUDSON, 1956; KANEKO, 1968; ROCHA PITÉ, 1978; ANĐELKOVIĆ *et al.*, 1985; NOOR, 1997).

Temperature, humidity and light are the factors which have been considered as possibly having some limiting effects on the periods during which the flies visit the traps. These factors are interdependent but they differ in their daily range of variation, the reaction of the flies varying accordingly. They vary also from locality to locality because of various topographic, vegetation and climatic factors. Furthermore, the total number of flies which appear at the traps is determined by their abundance at a given season but the numbers that appear at different times of the day are determined by the factors which control the diurnal cycle.

¹ Departament de Genètica, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. Diagonal, 654, 08071 Barcelona, Spain

² Zoologisches Museum, Universität Zürich-Irchel, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich, Switzerland; e-mail: baechli@zoolmus.unizh.ch

³ Corresponding author: Luís Serra; Phone: ++34934021499; Fax: ++34934110969; e-mail: lluis@bio.ub.es

MERCE ARGEMÍ, GERHARD BÄCHLI, FRANCESC MESTRES & LUÍS SERRA

The aim of the present study has been to analyse and compare the diurnal activity patterns of the most common *Drosophila* species collected at Bordils (North East of Spain), to find out whether there are significant differences between the daily activity patterns of species and also between males and females of each species, and to ascertain the influence of some environmental factors – temperature, humidity and solar angle – on these patterns.

MATERIAL AND METHODS.

Samples were taken from a plantation of *Populus nigra* and associated vegetation near Bordils (70 km North-east of Barcelona, Spain; 42° 3' N, 2° 54' E, altitude 42 m). The trees are arranged in rows and columns, separated from each other by a distance of approximately 5 m. There is a high degree of humidity in the hours of maximum activity and the whole area is a highly homogeneous habitat.

Flies were collected each month over fermenting banana baits (MONCLÚS, 1964) between September 1979 and August 1981 in the first period, and in October 1996 and in February, May and July 1997 in the second period. On each occasion 20 baits were set early in the morning on the ground. Collections were made by placing a net over the baits hourly until sunset. In December 1979 and in February, November and December 1980 it proved impossible to collect flies because of low temperature, rain or strong wind. For each collection, the temperature and humidity were recorded every hour (ARGEMÍ *et al.*, 1999). For the identification of the specimens we have used the keys given by BÄCHLI & BURLA (1985) and MONCLÚS (1964).

The monthly collections vary with regard to the number of individuals and the *Drosophila* species composition. In this study only the most frequent species have been considered: *D. subobscura*, *D. phalerata*, *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, and *D. testacea*. Furthermore, not all of them can be included in all the analyses because they have not been found in some hours of particular months. The winter collections, in which the dominant species was *D. subobscura* and only a few individuals of the other species were present, have not been included in the analyses.

To compare the diurnal activity of the different species during the different hours of the same day, we have used an adjusted abundance parameter (NOOR, 1997) which is obtained for each species dividing the number of individuals collected at a particular hour by the maximum number of individuals collected at any hour of the day. In addition to temperature and humidity, other environmental factors have an influence on the diurnal activity patterns of *Drosophila* species (PAVAN *et al.*, 1950; MITCHELL & EPLING, 1951; ISHIHARA *et al.*, 1953; DYSON-HUDSON, 1956; KANEKO, 1968; SHORROCKS, 1977; ROCHA PITÉ, 1978; TODA, 1981; GOÑI *et al.*, 1997), in particular the light intensity. It can be measured by the solar angle of each solar time. The solar angle has a zero value in the sunrise and the sunset, and describes a parabola with a maximum at the noon. In this work, the solar angle values have been calculated according to the expression given by NOOR (1997); the values of the apparent solar declination have been obtained from the astronomical almanac: "ALMANAQUE NÁUTICO DEL MINISTERIO DE DEFENSA" (1999).

The relationship between the number of individuals collected for each species and month with temperature and humidity has been analysed using the Spearman Rank correlation test (to avoid problems with lack of normality). For comparing the diurnal activity of the different species in a particular month we have car-

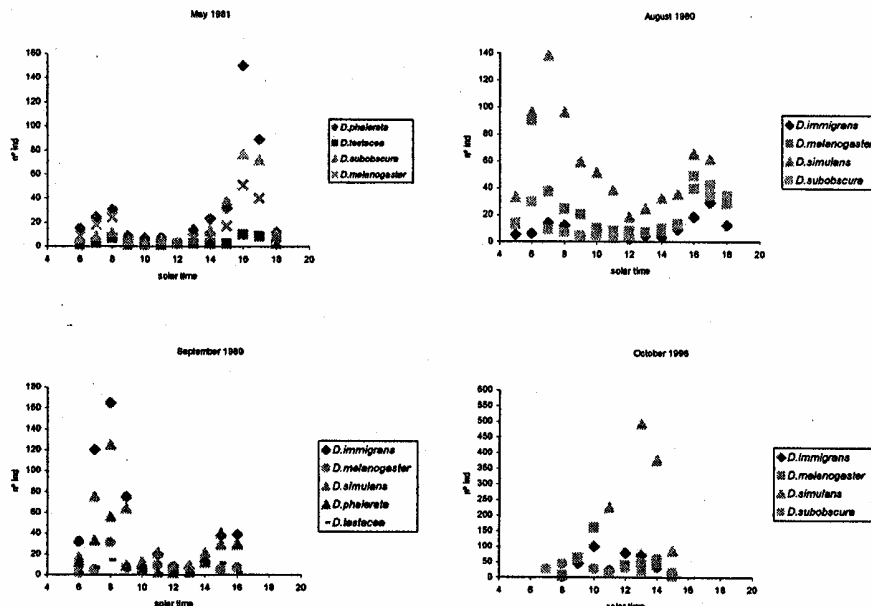
DIURNAL ACTIVITY PATTERNS OF *DROSOPHILA* SPECIES AT BORDILS

Fig. 1. Diurnal activity patterns of six species of *Drosophila* collected in Bordils (North East of Spain).

ried out an ANOVA analysis with the factor species and solar time as the block factor, using the new variable "adjusted abundance" (AA). This method can be used since there is homogeneity and the residual distribution fits to the required conditions. Then, a multiple comparisons test (Tukey and Bonferroni methods) has been done considering the factor species. For the months and species in which enough data were available, we have also compared the diurnal activity distributions of males and females of the same species. Using the AA variable for males and females, a t-paired test (the same hour of the day) have been done.

To study the relationship between the daily distribution of individuals and the solar angle we have defined two new AA variables: morning and evening and analysed the linear and quadratic regression between them, the R coefficient being estimated in each case.

RESULTS

The analysis has been carried out for those months in which data for practically each hour were available, and only for those species with a sufficient number of individuals. The distributions of the individuals of the different species against the solar time are shown in Fig. 1: in this figure only the most significant months within each season (not including winter time) have been chosen in the period 1979–81; in the period 1996–97 only the autumn collection has been selected. The observed distribution patterns are clearly bimodal, as a function of the solar time. The corresponding peaks of these curves for each species and in the same month, are located at approximately the same hour of collection, which indicates a similar behaviour of the different species analysed with regard to the environmental conditions.

MERCE ARGEMÍ, GERHARD BÄCHLI, FRANCESC MESTRES & LUÍS SERRA

Tab. 1. Spearman rank correlation tests.

Species	April 81	May 81	June 80	July 80	Aug 80	Sep 80	Oct 80	Feb 97	May 97	July 97	Oct 96
<i>D. subobscura</i>	ns	ns	+H	ns	-T +H	ns	ns	-T +H	+H	ns	ns
<i>D. phalerata</i>	-T	-T	-T +H	-T +H	ns	-T +H	ns				
<i>D. testacea</i>		ns		-T +H	ns	ns					
<i>D. immigrans</i>			-T +H	-T +H	ns	-T +H	ns	ns	ns	-T +H	-T +H
<i>D. simulans</i>					ns	-T +H	ns		ns	-T +H	-T +H
<i>D. melanogaster</i>		-T +H			-T +H	ns	ns	ns	ns	-T +H	-T +H

-T = significant negative correlation with temperature

+H = significant positive correlation with humidity

ns = non significant correlation

All species show an increase early in the morning reaching a peak; then a decrease during the central hours of the day is observed followed by another evening increase, reaching a second peak followed by a rapid decrease during the last collections (Fig. 1). This behaviour is similar to that found in other studies (PAVAN *et al.*, 1950; ISHIHARA *et al.*, 1953; DYSON-HUDSON, 1956; KANEKO, 1968; ROCHA PITÉ, 1978; TODA, 1981; NOOR, 1997). This bimodal curves vary according to the month, showing a maximum distance between peaks in June (maximum variation of the solar angle) and becoming practically unimodal in winter months (minimum variation of the solar angle). The solar angle plays a significant role in the daily activity of the *Drosophila* species studied. During May and June, the evening decrease takes place with a solar angle of approximately 5 degrees; in July and August, the value of the angle is practically 2 degrees (of course, the other environmental conditions as temperature and humidity must be taken into account, mainly the temperature which is high late in the evening and shows a low gradient of decrease). In April, September and October the evening decrease takes place at approximately 10 degrees. In summary, within permissive ranges of temperature and humidity the species show their daily activity clock according to the solar angle.

The temperature ranges in which the six species have been collected are shown in Tab. 5, together with the the corresponding humidity values, solar time and month of collection. To analyse the influence of temperature and humidity on the distribution of the number of individuals of each species collected every month, we have used a Spearman rank correlation test to avoid lack of normality. The results are given in Tab. 1. Only those cases for which the test is significant are shown. Out of 43 cases analysed, 18 show a significant negative correlation with temperature ($p < 0.05$) and two have a p value between 0.05 and 0.1. For humidity the results are similar, with 17 cases showing a significant positive correlation ($p < 0.05$) and two with a p value between 0.05 and 0.1. In summary, all species analysed show in general a significant negative correlation with temperature and a positive significant correlation with humidity, as also observed by other authors (MITCHELL & EPLING, 1951; DYSON-HUDSON, 1956).

To compare the daily distribution pattern of the different species within the same month, we have carried out an ANOVA with the factor species and considering the different hours of the day as a block. On applying this method the adjusted abundance parameter (AA) has been used. The distribution of AA is approximately normal with equality of variances which justifies the use of the method. The ANOVA analysis has also been done only for those species and months for which a sufficient number of individuals was available. The diurnal activity patterns of the

MERCÉ ARGEMÍ, GERHARD BÄCHLI, FRANCESC MESTRES & LUÍS SERRA

Tab. 2. Similarities between the diurnal activity patterns of species of *Drosophila*, as revealed by multiple comparison tests of the ANOVA analysis.

Species		May 81	June 80	July 80	Aug 80	Sep 80	Oct 80	July 97	Oct 96
<i>D. subobscura</i>	<i>D. phalerata</i>	ns	ns	ns					
	<i>D. immigrans</i>		*		ns		ns	ns	ns
	<i>D. simulans</i>				ns		ns	ns	ns
	<i>D. melanogaster</i>	ns			ns			ns	*
<i>D. phalerata</i>	<i>D. immigrans</i>		ns			ns			
	<i>D. simulans</i>					ns			
	<i>D. melanogaster</i>	ns							
<i>D. immigrans</i>	<i>D. simulans</i>				ns	ns	ns	ns	ns
	<i>D. melanogaster</i>				ns			ns	ns
<i>D. simulans</i>	<i>D. melanogaster</i>				ns			ns	ns

ns = non significant differences

* = significant at the 0.05 level (p-value<0.05)

scura and *D. melanogaster* for the sample of October 96. In the period 1996–97 we have not been able to compare the distribution of *D. phalerata* because this species was not collected in July 97 and October 96. As expected, in all these ANOVA analyses a great component of variability is due to the block factor (solar time). In summary there are in general no significant differences between the daily distribution of the adjusted abundance of the different species analysed which shows that their daily activity patterns are similar.

Thus, a close relationship between the solar angle and the number of individuals collected every hour must exist. If we divide the collections into two groups: morning collections (solar time ≤ 12) and evening collections (solar time > 12), a quadratic regression of the number of individuals against the solar angle would be expected (a parabola with a maximum). As the behaviour of the different species is similar in the analysed months (as shown by the results given in Tab. 2, with the only exceptions of the samples collected in June 80 and October 96), we have grouped the number of individuals of the analysed species for each hour and defined a new AA variable (AA*) for the morning and evening periods, respectively. In the case of the sample obtained in October 96, in which a different behaviour between species was detected, we have grouped only the data corresponding to *D. simulans*, *D. immigrans* and *D. melanogaster*, which are the species for which no significant differences have been observed using the multiple comparison test. Then, the linear and quadratic relationship between this new variable (AA*) and the solar angle has been studied. The results are shown in Tab. 3. The quadratic model is significant for all months ($p < 0.05$) and for those cases in which the linear model is significant, the R coefficient is always greater in the quadratic model than in the linear model, so the quadratic adjust is very good, as expected.

Tab. 3. Regression model analysis of *Drosophila* diurnal activity on solar angle.

		April 81	May 81	July 80	Aug 80	Sep 80	Oct 80	July 97	Oct 96
Linear model	F	5.9	3.44	2.87	7.17	0.12	18.53	1.58	30.65
	p-value	0.035	0.09	0.112	0.02	0.736	0.001	0.23	0.0001
	R	0.609	0.597	0.412	0.577	0.579	0.766	0.318	0.838
Quadratic model	F	19.42	5.28	6.88	13.79	5.63	9.65	7.82	17.02
	p-value	0.0005	0.027	0.009	0.001	0.021	0.003	0.006	0.0003
	R	0.901	0.902	0.717	0.859	0.764	0.785	0.739	0.859

DIURNAL ACTIVITY PATTERNS OF *DROSOPHILA* SPECIES AT BORDILS

Tab. 4. Similarity between the diurnal activity patterns of males and females of the same species (paired-samples t tests).

Species	May 81	June 80	July 80	Aug 80	Sep 80	Oct 80	July 97	Oct 96
<i>D. subobscura</i>	ns		*	ns		ns	ns	ns
<i>D. phalerata</i>	*	ns	ns		ns			
<i>D. immigrans</i>		ns			*	ns		ns
<i>D. simulans</i>				ns	*	ns	ns	ns
<i>D. melanogaster</i>				ns				ns

ns = non significant differences

* = significant at the 0.05 level (p-value<0.05)

For the months and species in which enough data are available, a comparison of the diurnal activity between males and females of the same species has been carried out. We have used the adjusted abundance variable (AA) for males and females separately and applied a paired-samples t test (Tab. 4). Out of 21 possible comparisons, 17 show no significant differences between the diurnal distribution of AA of males and females. One of these cases (*D. phalerata*) is shown in Fig. 3. In four cases significant differences have been found: *D. immigrans* and *D. simulans* collected in September 80, *D. phalerata* collected in May 81 and *D. subobscura* collected in July 80 (Fig. 4). In all these cases the AA of males is significantly lower than the AA of females. A possible explanation of this situation would be that males present a flush during a determined hour in which the environmental conditions are optimal for them. On the other hand, the distribution of females, although having the maximum at the same hour than that of males, is more regular all day long: the difference among the number of females collected every hour is not so conspicuous.

DISCUSSION

In this work we have found a clear bimodal diurnal pattern of activity for the 6 most abundant species (*D. subobscura*, *D. immigrans*, *D. simulans*, *D. melano-*

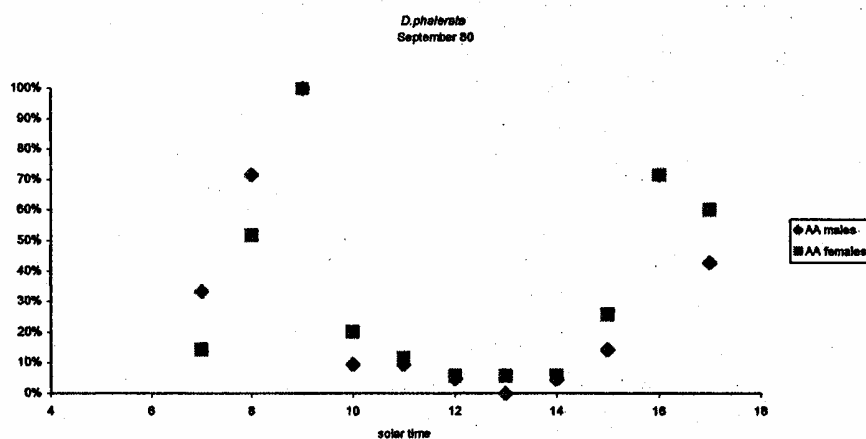


Fig. 3. Comparison of the diurnal activity patterns of males and females of the same species.

MERCE ARGEMÍ, GERHARD BÄCHLI, FRANCESC MESTRES & LUÍS SERRA

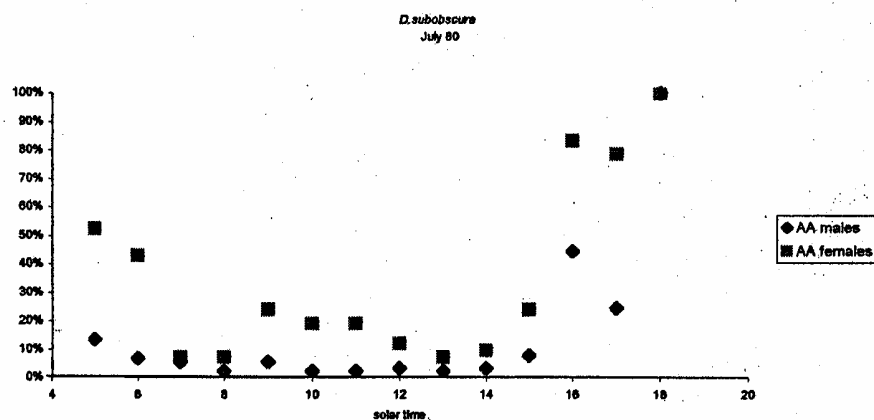


Fig. 4. Comparison of the diurnal activity patterns of males and females of the same species.

gaster, *D. phalerata*, *D. testacea*). However this pattern can be modified according to the season: it is most conspicuous from April to October and the bimodal pattern disappears in the collections of colder months, in which a unimodal or uniform pattern is found. In this case it is something similar to the pattern observed in cloudy days by some authors according to the particular climate conditions (PAVAN *et al.*, 1950; MITCHELL & EPLING, 1951; ROCHA PITÉ, 1978). This bimodal pattern of activity has also been found by the majority of authors and for many different species of *Drosophila* (DOBZHANSKY & EPLING, 1944; PAVAN *et al.*, 1950; HADORN *et al.*, 1952). The U-shaped model found in some occasions (NOOR, 1997) could be rather an effect of not sampling in a sufficiently wide hourly range during the day due perhaps to the limiting climatic conditions of the particular locality. The diurnal periodicity of the behaviour of these species is evidently adaptive. The flies wander, procuring food chiefly in the morning and before sunset, when relative humidity is highest and temperature lowest during the light hours, they are practically inactive during the middle of the day when the danger of desiccation is greatest.

The pattern of diurnal activity, measured by the adjusted abundance, does not in general differ significantly between species collected during the same day. Only in two cases, out of a total of 31 comparisons (Tab. 2), a significant difference between the daily activity patterns of the species has been found, having probably a random origin. Furthermore, the test is quite sensitive, because rather small differences in the adjusted abundances of the species being compared can lead to a rejection of the null hypothesis.

In general males and females of the same species have equivalent patterns of diurnal activity, as shown by the fact that, out of 21 possible comparisons, only in 4 cases significant differences have been detected (Tab. 4). These differences can be explained by a specific behaviour of males: they are quite abundant in some hours of the day. Females, instead, have a more uniform distribution, although both sexes have the peak of abundance at the same hour of the day. This is the reason that explains why the values of the adjusted abundance significantly differ between sexes. To give an example, *D. subobscura* (Fig. 4) has an abundance peak at 18 hours (solar time) with 90 males and 42 females; at 17 hours, 33 females and 22 males were collected. Thus, the adjusted abundance values for males will be much

DIURNAL ACTIVITY PATTERNS OF *DROSOPHILA* SPECIES AT BORDILS

Tab. 5. Minimum and maximum temperatures in which the corresponding species have been collected.

			temperature	humidity	solar time	month
<i>D. subobscura</i>	min.temp.	males	8	93%	15	January 80
		females	10	68%	14	January 80
	max.temp.	males	32	40%	16	June 81
		females	32	40%	16	June 81
<i>D. simulans</i>	min.temp.	males	9.5	93%	10	November 79
		females	9.5	93%	10	November 79
	max.temp.	males	28.5	48%	13	August 81
		females	28.5	48%	13	August 81
<i>D. immigrans</i>	min.temp.	males	9.5	93%	10	November 79
		females	9.5	93%	10	November 79
	max.temp.	males	33	40%	14	June 81
		females	32	40%	16	June 81
<i>D. melanogaster</i>	min.temp.	males	13	95%	6	September 79
		females	13	95%	6	September 79
	max.temp.	males	33	40%	14	June 81
		females	33	40%	14	June 81
<i>D. phalerata</i>	min.temp.	males	9.5	93%	10	November 79
		females	9.5	93%	10	November 79
	max.temp.	males	33	40%	14	June 81
		females	33	40%	14	June 81
<i>D. testacea</i>	min.temp.	males	10	95%	15	November 79
		females	11	95%	11	November 79
	max.temp.	males	28.5	63%	9	June 81
		females	28.5	48%	13	August 81

lower than those for females. The situation is much the same for the other hours of the day. This shows that, for this species, the differences between the diurnal distribution patterns of males and females could be explained by the fact that males are particularly active during some hours in which they have an abundance flush. This is in agreement with the results obtained in a study on the capacity of dispersal of this species carried out in the same locality (SERRA *et al.*, 1987), in which a greater activity and capacity of dispersal of males was detected.

As has been observed in different studies, three main environmental factors can determine the daily distribution of the species: temperature, humidity and light intensity. Light intensity might trigger and set the boundaries of the diurnal behaviour of individuals and, additionally, each species would have a particular adaptation to a given range of temperature and humidity, basically to prevent desiccation (LILLELAND, 1938). Different measures of light intensity have been used by authors (MITCHELL & EPLING, 1951; DYSON-HUDSON, 1956). We have used the variable "solar angle" (NOOR, 1997) as a measure of this environmental factor which, in spite of having some drawbacks, is a more accurate and comparable measure. One of the drawbacks is described by the "clear sky" condition during the collecting times: the influence of the factor "solar angle" may be modified by clouds. Although we have not monitored this parameter systematically in our analysis the data obtained in October 96 (Fig. 1) show that the general pattern is preserved in cloudy and rainy days. This is reinforced by the observation of the maintenance of

MERCE ARGEMÍ, GERHARD BÄCHLI, FRANCESC MESTRES & LUÍS SERRA

the bimodal pattern of the number of *D. subobscura* individuals caught in a suction trap both in fine and dull days (TAYLOR & KALMUS, 1954). Our results show that there is a quadratic relationship between the relative abundance of the individuals collected at a particular hour and the corresponding solar angle. Furthermore the diurnal activity of the flies would start and finish at a given threshold value of the solar angle, equivalent to the threshold values of the light intensity found by DYSON-HUDSON (1956) for *D. subobscura* and by MITCHELL & EPLING (1951) for other species. The quadratic relationship with the solar angle is just a consequence of the bimodality of the patterns of diurnal activity. Were the pattern U-shaped, which is not the case of our study, then a linear relationship with the solar angle would be expected.

There is no doubt that light is a key factor for the diurnal activity behaviour of these *Drosophila* species, but the highly correlated factors temperature and humidity should also be taken into account. During the warmest season it is possible to collect individuals with a solar angle less than 4°, although with a very high relative humidity and a fairly high temperature (lower than that of the central hours of the day). There is a negative significant relationship between the number of collected individuals and temperature and a positive significant relationship with humidity (Tab. 1). In the case of *D. subobscura*, fly activity has been noticed at temperatures as low as 4.4 °C (BASDEN, 1953). The higher upper limit varies significantly according to the locality. There is probably a gradient, genetically determined, for these thresholds in the North-South direction (KRIMBAS, 1993). The threshold value of the solar angle is higher during the cold season (10 °) because the low temperatures have an important effect (below 10 °C). In this season the activity appears to be primarily dependent on temperature and light has only a subsidiary influence.

In Bordils *D. subobscura* can be collected all year long. It is the dominant species in winter months, having a flush when temperature increases during the winter-spring transition (in March). In January some specimens have been collected at 8 °C (93% humidity) at 15 hours (solar time) with a solar angle of approximately 10 ° (Table 5). In summer the species is found in lower numbers, although it can still be collected during the central hours of the day. Apparently it can withstand extreme temperatures although its activity is markedly reduced, as observed by DYSON-HUDSON (1956) for temperatures below 10 °C. The diurnal activity pattern of the *D. subobscura* populations that have recently colonized and established in the New World (NOOR, 1997) is similar to that observed in this study for the population of Bordils. In this locality, *D. subobscura* is the most representative and permanent species. The results obtained in this study let us conclude that, within permissive ranges of temperature and humidity, these species show their diurnal activity clock according to the solar angle. In general there are neither significant differences between the diurnal distribution of the adjusted abundance of the different species nor significant differences between the diurnal activity of males and females. *D. phalerata* has been collected from March to November with a maximum in summer months, probably in relation with fungi. The presence of the species over this broad range indicates that it is adapted to rather extreme temperatures: it has been collected within a temperature range of 9.5–33 °C (Tab. 5). SHORROCKS (1977) has also collected the species at rather low temperatures; its fairly abundance in Bordils is also in agreement with the data obtained by ROCHA PITÉ (1978) in Portugal, in spite of the climatic differences between the two localities (Atlantic and Mediterranean climates). On the other hand *D. testacea* is collected during the warmest

DIURNAL ACTIVITY PATTERNS OF *DROSOPHILA* SPECIES AT BORDILS

months, within a narrower range of temperatures (10–28.5 °C). It is also collected in smaller numbers than the other five species, so it might be more sensitive to the particular environmental conditions. *D. simulans* is found mainly from August to October, showing a flush in August, when it is collected in very large numbers. It is very rarely found in November; its seasonal activity period in Bordils coincides with the description given by ROCHA PITÉ (1978) in other studies. The minimum temperature at which it has been collected in Bordils is 9.5 °C, in agreement with the observations of GOÑI (1997) in American populations in spite of the habitat and climatic differences. However the species is not found at high temperatures (maximum 28.5 °C). *D. melanogaster* shows a wider tolerance to more extreme physical environments (PARSONS & STANLEY, 1981), specially temperature and desiccation. As it has been collected only from May to October, the minimum temperature at which it has been found is higher (13 °C) than that of *D. simulans*. *D. immigrans* has also been found within a fairly wide range of temperatures; as it has been collected in November, the minimum temperature at which it has been found in Bordils (9.5 °C) is lower than that of *D. melanogaster*. *D. simulans* and *D. immigrans* have a flush in August-September; this similar seasonal behaviour is in agreement with the observations made by ROCHA PITÉ (1978) at Sintra-Colares (Portugal).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Dr. M. MONCLUS and Dr. G. PEGUEROLES for their participation in collecting the specimens of the first period. We also thank Dr. M. MONCLUS for identifying these specimens.

REFERENCES

- ALMANAQUE NAUTICO DEL MINISTERIO DE DEFENSA. 1999. Real Inst. y Observatorio de la Armada de San Fernando. Ministerio de Defensa. Spain.
- ANDELKOVIĆ, M., STAMENKOVIĆ-RADAK, M., & SEKULIĆ, M. 1985. The daily activity rythm of *D. subobscura* COLLIN (Dipt., Drosophilidae) at Ravnište (Jastrebac) locality, Yugoslavia. *Acta ent. jugosl.* 21: 109–118.
- ARGEM, M., MONCLUS, M., MESTRES, F., & SERRA, L. 1999. Comparative analysis of a community of Drosophilids (Drosophilidae; Diptera) sampled in two periods widely separated in time. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 37: 203–210.
- BÄCHLI, G. & BURLA, H. 1985. *Drosophilidae*. Insecta Helvetica. Fauna. Vol. 7. Diptera. Entomolog. Institut der ETH. Zürich. 116 pp.
- BASDEN, E.B. 1953. The autumn flush of *Drosophila* (Diptera). *Nature* 172: 1155–1156.
- CARSON, H.L. 1971. *The ecology of Drosophila breeding sites*. Harold L. Lyon Arboretum Lecture Number 2, pp. 1-28, University of Hawai, Honolulu.
- DOBZHANSKY, T. & EPLING, C. 1944. Contributions to the genetics, taxonomy and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. *Publ. Carnegie Inst. Washington* 554: 1–183.
- DYSON-HUDSON, V.R.D. 1956. The daily activity rhythm of *Drosophila subobscura* and *D. obscura*. *Ecology* 37: 562–567
- GOÑI, B., MARTINEZ, M.E. & DAGUER, P. 1997. Studies of two *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) communities from urban Montevideo, Uruguay. *Revta. Bras. Ent.* 41: 89–93
- HADORN, E., BURLA, H., GLOOR, H. & ERNST, F. 1952. Beitrag zur Kenntnis der Drosophila-Fauna von Südwest-Europa. *Z. indukt. Abstamm.- u. VererbLehre* 84: 133–163.
- ISHIHARA, T., MOMMA, E. & MAKINO, S. 1953. Diurnal activity of some *Drosophila* species. *D.I.S.* 27:95
- KANEKO, A. 1968. *Drosophila* Survey of Hokkaido, XXV. Some Observations on Summer Diurnal Activity of Drosophilid Flies in two Localities of Southwestern Hokkaido. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 16 (Ser.6, Zool.): 537–541.
- KRIMBAS, C.B. 1993. *D. subobscura: Biology, genetics and inversion polymorphism*. Verlag Dr. Kovac. Hamburg. 395 pp.
- LILLELAND, O. 1938. Duration of life without food in *Drosophila pseudoobscura*. *Biol. Bull., Wood's Hole* 74: 314–318.
- MITCHELL, D.F. & EPLING, C. 1951. The diurnal periodicity of *Drosophila pseudoobscura* in Southern California. *Ecology* 32: 696–708.

MERCE ARGEMÍ, GERHARD BÄCHLI, FRANCESC MESTRES & LUÍS SERRA

- MONCLÚS, M. 1964. Distribución y Ecología de Drosophilidos en España (I). *Genét. ibér.* 16: 143–165.
- NOOR, M. 1997. Diurnal activity patterns of *Drosophila subobscura* and *D. pseudoobscura* in sympatric populations. *Am. Midl. Nat.* 140: 34–41.
- PARSONS, P.A. & STANLEY, M.S. 1981. Domesticated and widespread species. In: ASHBURNER, M., CARSON, H.L., & THOMPSON, J.N. Jr. (eds), *The Genetics and Biology of Drosophila*, vol. 3a, pp. 349–385. London, Academic Press.
- PAVAN, C., DOBZHANSKY, Th., & BURLA, H. 1950. Diurnal behavior of some neotropical species of *Drosophila*. *Ecology* 31: 36–43.
- ROCHA PITÉ, M.T. 1978. Rythmes d'activité journalière des populations naturelles des Drosophilidae dans la région de Sintra-Colares (Portugal). *Bolm Soc. Port. Ciênc. Nat.* 18: 69–90.
- SERRA, LL., PEGUEROLES, G., & MESTRES, F. 1987. Capacity of dispersal of a colonizing species: *Drosophila subobscura*. *Genetica* 73: 223–235.
- SHORROCKS, B. 1977. An ecological classification of European *Drosophila* species. *Oecologia* 26: 335–345.
- TAYLOR, L.R. & KALMUS, H. 1954. Dawn and dusk flight of *Drosophila subobscura* COLLIN. *Nature* 174: 221–222.
- TODA, M.J., 1981. Daily Activity of Drosophilid Flies in the Arctic Summer. *Low Temp. Sci.*, 39 (Ser.B, *Biol. Sci.*): 41–44.

(received September 26, 2000; accepted October 31, 2000)

CAPÍTOL IV. Dinàmica microevolutiva d'una comunitat de Drosòfílids.

El propòsit del capítol es caracteritzar el comportament estacional de les espècies més abundants de *Drosophila* de la comunitat de Bordils (Girona), considerant la seva activitat diària, així com la possible relació existent entre ella i els factors ambientals temperatura i humitat. També s'estudien les semblances entre els models de comportament entre les espècies més abundants en els dos períodes de captura.

1. SEMBLANCES ENTRE CAPTURES. DISTÀNCIA DE PREVOSTI.

Seguint amb l'objectiu de comparar les semblances entre les diferents captures mensuals però intentant recollir també les similituds en quan a activitat diària, s'ha cregut convenient utilitzar una mesura que englobés tota la informació que es disposa per cada captura. La distància utilitzada ha estat la definida per Prevosti (1974)

$$D(mes1, mes2) = \frac{1}{2r} \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^{s_i} |p_{1ij} - p_{2ij}|$$

que permet acumular les diferències entre les abundàncies p_{1ij} i p_{2ij} de cada espècie j a cada hora i de captura durant el dia mostrejat del mes corresponen. El total d'hores mostrejades és r i s_i és el nombre d'espècies trobades. Com està dividida entre $2r$ fa que oscil·li entre 0 i 1. Aquesta distància expressa directament la diferenciació entre les captures mensuals.

Per tal de poder establir comparacions només es consideren les espècies de les que es disposa de captures en diferents mesos a diferents hores del dia,. Les espècies "rars" o no abundants no s'han tingut en compte en l'anàlisi. Les espècies considerades són: *D.subobscura*, *D.phalerata*, *D.melanogaster*,

D.simulans, *D.immigrans*, *D.testacea*, *D.cameraria*, *D.hydei* i *D.picta* que representen un 98.63% de les captures del període 1979-81 i un 99.78% del període 1996-97. No totes elles intervenen en tots els càlculs ja que no s'han trobat en certes hores de determinats mesos. Cada captura mensual ve donada per una matriu on cada fila correspon al mostreig d'una hora i cada columna representa una espècie donada mitjançant les seves freqüències relatives d'abundància per cada hora en aquell dia. L'avantatge de basar la distància en aquests vectors normalitzats per espècies és que no depèn del nombre absolut d'individus capturats a cada hora. A més a més, la distància no ve afectada per la relació que pot existir entre hores i mesos (capítol III), simplement ens expressa el grau de diferenciació entre les col·leccions de les nou espècies considerades en els diferents mesos, però recollint la informació de la seva activitat diària. La matriu d'aquestes distàncies ve donada en la taula 1 de l'article adjunt. A partir d'aquestes similituds entre mesos es construeix un dendrograma per el mètode UPGMA, que es pot observar en les figures 1 i 2 de l'article adjunt. A partir d'aquests resultats s'ha establert una classificació de les captures en "estacions biològiques" no meteorològiques en sentit estricte, que s'utilitzen en posteriors estudis de l'estacionalitat. S'anomena "primavera" a les captures del març i abril de 1980 i 1981, la de maig del 1980 i la de febrer de 1997; "estiu" a les captures del juny i juliol de 1980 i 1981, i la de maig del 1981; "tardor" a les captures d'agost, setembre i octubre de 1980, la d'agost de 1981, les de juliol de 1997 i d'octubre de 1996.

2. SEMBLANCES ENTRE MESOS RESPECTE A LA TEMPERATURA I LA HUMITAT. DISTÀNCIA DE CHEBYCHEV.

Uns factors que intervenen directament en l'abundància d'individus són la temperatura i la humitat ambientals (capítol III), per això es mesura la distància entre mesos mitjançant les dades que es disposen respecte ambdós factors ambientals per cada hora de captura. Degut a que una possible temperatura mitjana de cada dia amagaria les variacions tèrmiques existents (igual per la humitat) s'ha primat les diferències màximes entre temperatures d'una mateixa hora en mesos diferents utilitzant la distància de Chebychev

$$d(mes1, mes2) = \max_j |t_{1j} - t_{2j}|$$

on t_{1j} és la temperatura de l'hora j del *mes1* i t_{2j} és la de la mateixa hora en el *mes2*. La matriu de distàncies entre mesos ve donada en la taula IV.1. A partir d'aquesta matriu s'ha construït un dendrograma mitjançant el mètode UPGMA que ve donat en la figura 3 de l'article adjunt, on es poden observar les semblances entre mesos segons la temperatura ambiental i l'agrupació no esperada de determinats mesos, com per exemple el maig de 1997.

L'anàlisi s'ha repetit respecte el factor humitat i la matriu de distàncies entre mesos es pot observar en la taula IV.2 que no aporta més informació a l'obtinguda amb la temperatura respecte a la semblança entre mesos.

3. INTERVALS PREFERENTS DE TEMPERATURA I HUMITAT PER LES ESPÈCIES ESTUDIADAES

Amb la finalitat d'aconseguir una caracterització de l'abundància de cada espècie respecte els factors temperatura i humitat s'ha realitzat una anàlisi factorial de correspondències (Cuadras, 1991). Aquest mètode ens permet obtenir una representació geomètrica de les espècies en relació a la seva distribució respecte la temperatura o la humitat i obtenir així les associacions entre elles. S'ha aplicat aquest mètode a cada "estació biològica". Partint d'una matriu que té per files les diferents espècies i per columnes intervals de temperatura (o humitat), cada element (i, j) d'aquesta matriu és l'abundància de la espècie i en l'interval j de temperatura (o humitat). El mètode consisteix en trobar els "factors" o variables fictícies que expliquin de forma òptima la variabilitat del sistema. La distància utilitzada és la chi-quadrat. Usualment s'utilitzen els dos primers factors per tal d'obtenir una representació bidimensional. És important que la variabilitat acumulada explicada pels dos factors sigui del 90% o més. Amb la representació gràfica es pot observar quina és l'associació entre espècies i intervals de temperatura (o humitat). Tot aquest càlcul s'ha dut a terme amb el paquet estadístic SPSS (2000). Els resultats es troben en la taula 2 de l'article adjunt, on es pot observar les preferències de cadascuna de les espècies estudiades respecte a la temperatura i a la humitat ambiental. És de destacar la gran adaptabilitat a la temperatura de *D.subobscura* però sempre amb humitats altes, i la preferència per temperatures càlides (més de 22°C) de les espècies del grup *melanogaster*.

4. SIMILITUD D'ACTIVITAT ENTRE ESPÈCIES. DISTÀNCIA DE PREVOSTI. TEST DE MANTEL.

La distància de Prevosti ha permès també calcular les similituds entre l'activitat diària de les espècies. En el present cas l'expressió d'aquesta distància ve donada per

$$D(\text{especie1}, \text{especie2}) = \frac{1}{2r} \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^{s_i} |p_{1ij} - p_{2ij}|$$

essent ara p_{1ij} la freqüència relativa de l'espècie 1 en el mes i en la hora j , anàlogament p_{2ij} per l'espècie 2, aquí els valors de $j = 1, 2, \dots, s_i$ són les diferents hores mostrejades del mes i , mentre que r és el nombre de mesos estudiats. Aquestes matrius de distàncies entre espècies per cadascun dels períodes es troben en la taula 3 de l'article adjunt. De nou s'han construït els dendrogrames corresponents amb el mètode UPGMA que es poden observar en la figura 4 de l'article adjunt. En ambdós períodes les espècies *D.immigrans*, *D.simulans* i *D.melanogaster* presenten un comportament similar, així com *D.phalerata* i *D.testacea* que queden també agrupades. De la resta d'espècies la més propera als dos grups és *D.subobscura*.

Per tal de comparar el comportament de les espècies d'aquesta comunitat en dos períodes de temps bastant separats, s'ha emprat el test de Mantel (Mantel, 1967; Sokal *et al.*, 1995). El propòsit d'aquest test és contrastar l'associació entre dues matrius independents de similituds descrivint el mateix conjunt de variables. En el present cas tenim les matrius de semblances d'abundàncies entre espècies respecte la distància de Prevosti per cadascun dels períodes de captura. La hipòtesi nul·la del contrast correspon a la manca d'associació entre les dues matrius, o sigui, diferent comportament de les espècies (unes respecte a les altres) en els dos períodes de captura. L'estadístic Z de Mantel és calcula com el producte de Hadamard de dues matrius i s'utilitza un test aleatori per estudiar si Z presenta un valor significativament gran. Per dur a terme els càlculs s'ha utilitzat el paquet estadístic BIOMstat (1996). El resultat del test de Mantel és significatiu

(veure pàgina de l'article adjunt) i es pot afirmar que existeix una semblança de comportament de les espècies a nivell global entre els dos períodes temporals estudiats.

Taula IV.1 Distàncies entre mesos de captura segons la temperatura utilitzant la distància de Chebyshev.

	SET 79	OCT 79	NOV 79	JAN 80	MAR 80	APR 80	MAY 80	JUN 80	JUL 80	AUG 80	SET 80	OCT 80	JAN 81	FEB 81	MAR 81	APR 81	MAY 81	JUN 81	JUL 81	AUG 81	OCT 96	FEB 97	MAY 97	
SET79	0																							
OCT79		13																						
NOV79			1.5																					
JAN80				5																				
MAR80					5																			
APR80						2																		
MAY80							2																	
JUN80								2																
JUL80									2															
AUG80										2														
SET80											2													
OCT80												2												
JAN81													2											
FEB81														2										
MAR81															2									
APR81																2								
MAY81																	2							
JUN81																		2						
JUL81																			2					
AUG81																				2				
OCT96																					2			
FEB97																						2		
MAY97																							2	
JUL97																								2

Taula IV.2 Distàncies entre mesos de captura segons la humitat utilitzant la distància de Chebychev.

	SET 79	OCT 79	NOV 79	JAN 80	MAR 80	APR 80	MAY 80	JUN 80	JUL 80	AUG 80	SET 80	OCT 80	JAN 81	FEB 81	MAR 81	APR 81	MAY 81	JUN 81	JUL 81	AUG 81	OCT 96	FEB 97	MAY 97	
SET79	19	25	31	16	1	3	7	4	1	11	3	1	0	31	5	6	9	13	15	10	14	23	7	16
OCT79	6	6	6	16	4	4	3	4	1	11	2	1	31	26	2	8	16	2	5	4	21	7		
NOV79	25	10	15	17	1	4	2	5	1	11	3	0	26	29	2	13	5	3	1	4				
JAN80	9	11	14	20	4	3	7	4	1	11	2	1	31	26	2	8	16	2	5	4				
MAR80	8	11	14	20	4	3	7	4	1	11	2	1	31	26	2	8	16	2	5	4				
APR80	5	14	11	13	3	4	7	4	1	11	2	1	31	26	2	8	16	2	5	4				
MAY80	12	7	18	13	3	4	7	4	1	11	2	1	31	26	2	8	16	2	5	4				
JUN80	8	11	14	17	1	0	3	4	1	11	2	1	31	26	2	8	16	2	5	4				
JUL80	7	12	13	18	2	1	2	5	1	11	3	0	31	26	2	8	16	2	5	4				
AUG80	4	23	2	29	13	12	9	16	12	11	3	1	31	26	2	8	16	2	5	4				
SET80	7	26	1	32	16	15	11	18	14	14	3	1	31	26	2	8	16	2	5	4				
OCT80	6	25	0	31	15	14	11	18	14	13	2	1	31	26	2	8	16	2	5	4				
JAN81	6	25	0	31	15	14	11	18	14	13	2	1	31	26	2	8	16	2	5	4				
FEB81	25	6	31	0	16	17	20	13	17	18	2	1	31	26	2	8	16	2	5	4				
MAR81	20	1	26	5	11	12	15	8	12	13	24	27	26	26	5	3	4	2	5	4				
APR81	23	4	29	2	14	15	18	11	15	16	27	30	29	29	2	3	4	2	5	4				
MAY81	27	8	33	2	18	19	22	15	19	20	31	34	33	33	2	7	9	4	2	5				
JUN81	29	10	35	4	20	21	24	17	21	22	33	36	35	35	4	7	9	4	2	5				
JUL81	24	5	30	1	15	16	19	12	16	17	28	31	30	30	1	4	6	2	5	4				
AUG81	28	9	34	3	19	20	23	16	20	21	32	35	34	34	3	8	5	1	1	4				
OCT96	7	12	13	18	2	1	2	5	1	0	11	14	13	13	18	13	16	20	22	17	21	23		
FEB97	30	11	36	5	21	22	25	18	22	23	34	37	36	36	5	10	7	13	15	10	14	7		
MAY97	14	5	20	11	5	6	9	2	6	7	18	21	20	20	11	6	9	13	15	10	14	7		
JUL97																								16

Microevolutionary dynamics of a community of Drosophilids

M. ARGEMÍ, F. MESTRES, A. PREVOSTI and L. SERRA

Departament de Genètica, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona

Abstract

The microevolutionary dynamics of a community of Drosophilids has been analysed in a Western-Mediterranean locality (Bordils, NE of Spain) by comparing the daily and seasonal activities of the 9 most abundant *Drosophila* species: *D. subobscura*, *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, *D. phalerata*, *D. testacea*, *D. cameraria*, *D. hydei* and *D. picta* collected during two periods widely distant in time. The resemblance between samples obtained in different months (seasonal component) has been determined and a clear-cut clustering of the collections according to season is observed. A possible relationship between the environmental variables temperature and humidity and the frequencies of the most abundant species in each seasonal cluster has been analysed by a correspondence analysis. This study allows to characterise each species according to its activity in definite intervals of temperature and humidity. Finally, daily and monthly activity patterns of the different species have been compared and found to be equivalent in the first and second periods. The results obtained allow the characterisation of the species according to the environmental variables.

Key words: *Drosophila* – microevolution – daily activity rhythms

Introduction

The genus *Drosophila* is widely used in genetic and evolutionary studies (Krimbas, 1993; Powell, 1997). It is broadly distributed all over the world, including both cosmopolitan and endemic species. In this work we have studied the evolutionary dynamics of the daily activity patterns of some species of *Drosophila* in the locality of Bordils (North-east of Spain). For a number of the many species of *Drosophila* some generalities about their distribution (cosmopolitan, endemic, etc.), their food chains, breeding sites and physical and biological activities (influence of environmental factors, competence, etc.) have already been established (Cooper et al. 1956; Carson 1971; Shorrocks 1975; Bock et al. 1978; Codina et al. 1980), although, up to now, our knowledge of the ecology and population biology of the *Drosophila* communities is poor. This paper is part of a series of studies that were carried out with the aim of characterising the daily activity behaviour of some *Drosophila* species in this area of Spain and of investigating possible long-term changes. Thus, when data on the composition and abundance of different species are obtained from the same site at different times, the observed changes in the activity pattern of the species might reflect corresponding changes in the habitat structure. Very little is known about differences in activity between related species (Noor 1997; Argemí et al. 2000). Environmental factors as temperature, etc., have been found to have at least some limiting effects on the activity patterns of the flies. In a first study (Argemí et al. 1999), a clear seasonal component of the diversity was detected together with a change in the niche breadth of some species in the two periods analysed. A significant relationship between the daily activity pattern of some species and the solar angle was found in a second study (Argemí et al. 2000). The aim of the present work is to characterise the seasonal behaviour of the most

abundant *Drosophila* species at the locality by considering their daily activities within “biological seasons” and by studying a possible relation between the daily activity of the most abundant species and the environmental factors, temperature and humidity, in each “biological season”. We have also looked for similarities in the daily pattern activity between species collected in two periods widely separated in time.

Material and methods

Samples were taken from a plantation of *Populus nigra* and associated vegetation near Bordils (70 km North-east of Barcelona, Spain) (Serra et al. 1987; Argemí et al. 1999). The trees are arranged there in rows and columns, separated from each other by a distance of approximately 5 m. There is a high degree of humidity in the hours of maximum activity (early in the morning and late in the evening) and the whole area is a rather homogeneous habitat. Flies were collected each month over fermenting banana baits (Monclús, 1964) between September 1979 and August 1981 in the first period, and in October 1996 and in February, May and July 1997 in the second one. On each occasion 20 baits were set on the ground early in the morning. Collections were made by placing a net over the baits hourly to take the flies until sunset. In December 1979 and in February, November and December 1980 it proved impossible to trap flies because of low temperature, rain or strong wind. For the time of each collection, temperature and humidity were recorded every hour (Argemí et al. 1999). For the classification of the specimens we have used the taxonomic keys of Monclús (1964) and Bächli and Burla (1985). The monthly collections vary with regard to the *Drosophila* species composition and the number of individuals. In this study only the most frequent species have

been considered: *D. subobscura*, *D. phalerata*, *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, *D. testacea*, *D. cameraria*, *D. hydei* and *D. picta*. However, not all of them can be included in all the analyses because some species have not been found in some hours of particular months. In the winter collections *D. subobscura* was the dominant species and only a few individuals of the other species were present, that were not included in all the analyses. To study the similarities between collections Prevosti's distance (Prevosti 1974; Prevosti et al. 1975) between months has been used. This distance allows to quantify the differentiation between samples. Each sample is characterized by a matrix in which each row corresponds to a vector for each hour. The vector components are the relative frequencies of each species observed in the corresponding hour. This distance is defined by the expression:

$$D_{1,2} = \frac{1}{2r} \sum_{j=1}^r \sum_{k=1}^{S_j} |p_{1,jk} - p_{2,jk}|$$

where $p_{1,jk}$ is the relative frequency of the k species in the j hour in month 1; $p_{2,jk}$ represents the corresponding value for month 2. S_j is the number of species collected in the j hour and r is the number of hours. As this distance is based on relative frequencies it does not depend on the absolute numbers of individuals collected in each hour. Furthermore it is not affected by the correlation between hours and months. It simply expresses the degree of differentiation between the collections of the nine species considered in the different months, taking into account their daily activity. From this distance matrix an UPGMA cluster analysis has been carried out.

The environmental factors have an influence on the diurnal activity patterns of *Drosophila* species (Pavan et al. 1950; Mitchell and Epling 1951; Dyson-Hudson 1956; Kanedo 1968; Shorrocks 1977; Rocha Pité 1978; Toda 1981; Goñi et al. 1997; Noor 1997). To analyse the similarities between months with regard to the factor temperature we have used Chebychev's distance:

$$D_{1,2} = \max_j |t_{1j} - t_{2j}|$$

where t_{1j} corresponds to the temperature recorded in the month 1 at the j hour and t_{2j} for the month 2 respectively. This distance considers the maximum differences of temperature for the same hour between two months and, again, a dendrogram was obtained by the UPGMA method. The same procedure was used for the humidity factor. The relationship between the number of individuals collected for each species and month with temperature and humidity has been analysed using a correspondence analysis.

To analyse the similarities between species with regard to their daily activity, Prevosti's distance has been used again, where p_{1jk} is the relative frequency of species 1 in the month j and the hour k and p_{2jk} the relative frequency for the species 2, where $k = 1, \dots, s_j$ are the different hours in which the sample of month j was collected and r is the number of months analysed. From the distance matrices for the two periods, the corresponding dendrograms by use of the UPGMA method have been obtained.

To estimate the association between these two independent dissimilarity matrices describing the same set of species in the two periods and to test whether the association is stronger than one would expect from chance a Mantel test (Mantel

1967) was used. This test postulates the null hypothesis that there is no association between the elements in one matrix and the elements in the other (Sokal et al. 1995). The Mantel statistics Z is computed as the Hadamard product of two matrices:

$$Z = \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n X_{ij} Y_{ij}$$

where X_{ij} is an element of the first matrix X and Y_{ij} the corresponding element of the second matrix Y . To test whether the Z is an unusually deviant value (statistically significant) a randomization test was carried out.

Results

The dissimilarity matrix of the Prevošti's distance between monthly collections of the first and second periods is presented in Table 1. An UPGMA cluster analysis has been carried out based on this matrix, to compare the daily activity pattern of the nine most abundant species through months (Figure 1). Two clusters are revealed from the analysis which include the winter and some spring months, probably due to the abundance of *D. subobscura* in these collections (Argemí et al. 1999). The other months don't show a clear clustering pattern. The winter collections of the first period have a low species richness and evenness because the only rather abundant species in these months are *D. subobscura* and *S. pallida* (the latter not included in this analysis). Furthermore, the samples obtained in September and October 1979 have missing values for some hours and can not be

compared to the other samples. Thus, a second UPGMA cluster analysis was performed, not including these months (Figure 2). Three groups can be clearly observed: the first includes the spring months together with the collection obtained in February 1997 (second period), in which the diversity, the species richness and their abundance was more similar to a spring month than to a winter month due to a rather high temperatures for that time of the year. The second includes the summer months of the first period together with the collection obtained in May 1981. The third includes the autumn months, together with the collections of July and May of the second period.

These similarities are strongly influenced by the activity of *D. subobscura*. In the spring months *D. subobscura* is the most abundant species with a high abundance index (Berger-Parker's measure of dominance: Pielou 1975, 1984) (Argemí et al. 1999). In the summer months (June and July) the number of individuals of this species decreases and the richness of species and diversity increase although the dominance index decreases. In the autumn months the dominant species belong to the melanogaster group (*D. melanogaster* and *D. simulans*). The July 1997 collection was obtained in a very humid day after a rainy fortnight making the habitat conditions more similar to those of autumn months. On the other hand, the May 1997 collection was obtained during very dry weather conditions together with a high agricultural working activity in the neighbouring crop fields, which clearly affected the species richness and diversity of the sample.

To ascertain the possible influence of the environmental variables temperature and humidity on the abundance of individuals in the collections, a matrix of differences between months both with regard to temperature and to humidity was obtained. In

order to weight the great differences in temperature and humidity that have been observed during the same hours in different months the Chebychev distance was used. From the temperature matrix, a dendrogram has been obtained using the UPGMA method (Figure 3), the clusters obtained in this dendrogram and in that of Figure 2 are clearly related. The results presented in Figure 3 explain the resemblances between the July 1997 and August 1980 and 1981 samples observed in the clustering of Figure 2. In a similar way, the temperature corresponding to the May 1997 sample is included into the cluster of the summer months and that of February 1997 was similar to that of April 1980.

To characterise the most abundant species according to temperature and humidity a correspondence analysis was carried out. With regard to temperature the following intervals have been considered: $< 12^{\circ}\text{C}$, cold; 12°C – 16°C , cool; 16°C – 22°C , normal; 22°C – 28°C , warm and $>28^{\circ}\text{C}$, hot. With regard to humidity: $<40\%$, very dry; 40% – 60% , dry; 60% – 80% , normal; 80% – 95% , humid and $>95\%$, very humid. These intervals have been defined taking into account the yearly meteorological variations of the collecting site and considering only the collections made during the first period in which monthly samples are available. Based on the results presented in Figure 2, the months of March 1980, March 1981, April 1980, April 1981 and May 1980 can be grouped as a “spring” season; the months of May 1981, June 1980, June 1981, July 1980 and July 1981 as a “summer” season; the months of August 1980, August 1981, September 1980 and October 1980 are grouped as an “autumn” season. The correspondence analysis has been carried out for each one of these “biological seasons” between the number of individuals

collected and the factor temperature or the factor humidity respectively. Each season includes only those species found in the corresponding months. The variability explained by the first two dimensions is greater than 90% in all cases. The results are presented in Table 2 where a clear-cut behaviour pattern of each species with regard to these environmental factors can be observed.

In order to analyse the resemblances of the daily activity between species Prevosti's distance has also been used. In Table 3a the distance matrix corresponding to the 9 most abundant species in the first period of collection is given. In Table 3b the corresponding values for only 8 species of the second collection period are given, because *D. picta* was not present in the second period collections. In Figures 4a and 4b the corresponding dendrograms obtained by the UPGMA method for both periods are presented. Two clear-cut clusters are detected in both periods: that one corresponding to the species *D. melanogaster*, *D. simulans* and *D. immigrans*, and that one corresponding to *D. phalerata* and *D. testacea*. *D. subobscura* appear to contain the closest species of both groups whereas the rest of species remain clearly differentiated. To analyse the relation between these distance matrices of the first and second periods, a Mantel test was performed. The matrix correlation value obtained was $r = 0.60989$ ($t = 1.975$; p -value = 0.0242). Thus a significant association exists between the two matrices, which corroborates the similarities between the activity patterns of the species in both periods.

Discussion

A clear seasonal component that depends on the biology of each of the analysed species is observed in the monthly collections of the two periods. Furthermore the similarities among months based on the environmental variables temperature and humidity allow to explain why some collections don't fit properly within the clusters depicted in Figure 2. The temperatures recorded in the collecting days of the second period do not correspond to the data of the first period expected for this time of the year. The temperatures of May97 and July80 are similar and also those of Feb97 and April80, thus according to this environmental factor, it can be expected that the composition of species observed in Feb97 is similar to that of spring months. In addition, the species composition of May97 is quite different from that of normal spring months. A non-significant association is obtained between temperature and humidity indicating that other environmental factors are influencing the seasonal behaviour of species in addition. This is the actual reason why the "biological seasons" have been defined to represent the influence of the environmental factors temperature and humidity in the daily activity patterns of the species. It is worth to point out that the species composition and their dominance vary only according to these "biological seasons". If the association analysis is carried out separately for each of the biological seasons, the result of the Mantel's test turns out to be significant at the .05 level for the spring season ($r=.61$, $p=.0085$) and at the .1 level for the autumn season ($r=.54$, $p=.059$). Thus, the significant association observed in the spring season could be explained by the dominance of one species, *Drosophila subobscura* (in all "spring season" months

the Berger-Parker index, d , is greater than .69; see Argemí et al. 1999). This species is clearly influenced by some environmental factors as temperature and humidity, as shown by other authors (Basden 1953; Leuthold 1962; Rocha Pité 1978). On the other hand, in the correspondence analysis, *D.subobscura* is found in a broad range of temperatures and can thus be collected all the day long. This has a great influence on the species composition and their daily distribution in the spring months. For the autumn season, the degree of association according to the Mantel test is not so high because in this period there is not just one dominant species but all the species belonging to the melanogaster group together with *Drosophila immigrans* show a similar behaviour in the two periods. However, the correspondence analysis shows that the species of the melanogaster group have rather similar temperature ranges in opposite to *D. immigrans* which is collected at lower temperatures. With regard to humidity, *D. immigrans* has a preference for high humidity whereas the species of the melanogaster group can tolerate broad humidity ranges. In the summer months the species richness is higher but the Berger-Parker's dominance index d has intermediate values. Thus, the similarities between months according to the species distribution cannot be associated with the similarities between months according to temperature.

Although the Prevosti's distances between species for each one of the two periods are similar, the species *D. phalerata* and *D. testacea* increase in their distance values if compared to those of the melanogaster group and to *D. immigrans* in the second period. This might be attributed to a greater physical differentiation of the habitat of these species during the seventeen years elapsed between the first and the second collecting period. The habitat conditions have

gradually become dryer and the whole area has been spoiled by human activity. The greater differentiation between species is in agreement with an increase of the niche breath of the species *D. simulans*, *D. melanogaster* and *D. immigrans* (Argemí et al. 1999) in the second period. In general, the species with a similar daily activity in the first period have also a similar activity in the second period as shown by the Mantel test. Two clear-cut clusters are observed: one composed by *D. simulans*, *D. melanogaster* and *D. immigrans* and the other by *D. phalerata* and *D. testacea*. *D. subobscura* shows its own pattern that is similar in both periods. This similarity between species taking into account their daily activity agrees with the similarity between species calculated using Kendall's τ value (Argemí et al. 1999), computed from the totals of each collection without considering separately the partials of each hour. The species *D. cameraria* and *D. hydei*, less abundant than the species mentioned above, and belonging to different taxonomic groups (subgenus *Drosophila*, *melanderi* and *repleta* group, respectively) are clearly differentiated from the rest of the species in both periods. *D. cameraria* is associated to low temperatures and high degree of humidity, whereas *D. subobscura*, *D. phalerata* and *D. testacea* display their activity within wider ranges of temperature and humidity. *D. hydei* is associated to high temperatures and low humidity conditions. *D. picta* has only been collected during the first period and is also clearly differentiated from the other species. It is also associated with fresh water environments and is found near small ponds and marshy or boggy woodland (Tsacas 1969). This could explain its absence in the collections of the second period where the conditions were dryer. In summary, the resemblance between the

most abundant species considering their daily activity patterns has been maintained during the seventeen years elapsed between the two collection periods, although some species have not been found in the second one due to habitat degradation and more dryer conditions.

Acknowledgements

This work was funded by Grant BOS2000-0295-C02-02 from the Dirección General de Enseñanza Superior (Spain) and Grant 1998SGR 00050 from the Generalitat de Catalunya.

Zusammenfassung

Die mikroevolutionäre Dynamik einer Gemeinschaft von Drosophilaarten

Die vorliegende Arbeit beschreibt die mikroevolutionäre Dynamik einer Artengemeinschaft von Drosophiliden an einem west-mediterranen Standort (Bordils, NO Spanien) durch eine Analyse der täglichen und jahreszeitlichen Aktivitäten von 9 der häufigen Drosophilaarten (*D. subobscura*, *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, *D. phalerata*, *D. testacea*, *D. cameraria*, *D. hydei* and *D. picta*) in Wildfängen zweier weiter entfernter Zeitabschnitte. Die Ähnlichkeit zwischen Stichproben verschiedener Monate (jahreszeitliche Komponente) wurde ermittelt und dabei eine deutlich getrennte Clusterung der Wildfänge in den Jahreszeiten gefunden. Eine möglicher Zusammenhang zwischen den Umweltvarianten Temperatur und Luftfeuchtigkeit mit den Häufigkeiten der

vorherrschenden Arten in jedem jahreszeitlichen Cluster wurde mittels einer Korrespondenz-Analyse untersucht. Die Studie läßt eine Charakterisierung jeder Art hinsichtlich ihrer Aktivität in definierten Bereichen von Temperatur und Humidität zu. Schließlich wurden die täglichen und monatlichen Aktivitätsmuster der verschiedenen Arten verglichen und hinsichtlich des ersten und zweiten Zeitabschnittes als gleichartig gefunden. Die Ergebnisse erlauben die Charakterisierung der Arten in Bezug auf die Umweltvarianten.

References

Argemí, M.; Monclús, M.; Mestres, F.; Serra, L., 1999: Comparative analysis of a community of Drosophilids (Drosophilidae; Diptera) sampled in two periods widely separated in time. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **37**, 203-210.

Argemí, M.; Bächli, G.; Mestres, F.; Serra, L., 2000: Analysis of the diurnal activity patterns of six species of *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) at Bordils (North East of Spain). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* **73**, 337-348.

Bächli, G.; Burla, H., 1985: Drosophilidae. *Insecta Helvetica, Fauna*, 7 Diptera. Zürich: Fotorotar AG, Egg.

Basden, E. B., 1953: The autumn flush of *Drosophila* (Diptera). *Nature* **172**, 1155-1156.

Bock, R.; Parsons, P. A., 1978 : The subgenus *Scaptodrosophila* (Diptera : Drosophilidae). Syst. Ent. **3**, 91-102.

Carson, H. L., 1971: The ecology of *Drosophila* breeding sites. Harold L. Lyon Arboretum Lecture Number 2, University of Hawaii, Honolulu.

Codina, M.; Pérez, M. M., 1980: Primeros datos sobre la distribución estacional de las especies de *Drosophila* en Cataluña. Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat. **78**, 143-154.

Cooper, D. M.; Dobzhansky, T., 1956: The occurrence of species of *Drosophila* in different life zones and at different seasons. Ecology **37**, 526-533.

Dyson-Hudson, V. R. D., 1956: The daily activity rhythm of *D.subobscura* and *D.obscura*. Ecology **37**, 562-567

Goñi, B.; Martinez, M. E.; Daguer, P., 1997: Studies of two *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) communities from urban Montevideo, Uruguay. Revta. Bras. Ent. **41**, 89-93

Kanedo, A., 1968: *Drosophila* survey of Hokkaido, XXV. Some observations on summer diurnal activity of Drosophilid flies in two localities of Southwestern Hokkaido. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. **16** (Ser.6, Zool.), 537-541.

Krimbas, C. B., 1993: *D. subobscura*: Biology, genetics and inversion polymorphism. Verlag Dr. Kovac. Hamburg.

Leuthold, W., 1962 : Vorzugstemperatur, Temperaturwahl und Temperaturabhaengigkeit der Bewegungsaktivitaet bei *D. subobscura* und *D. obscura*. Viertel. Natur. Ges. Zurich, Jahrgang 107, **3**, 147-154.

Mantel, N., 1967: The detection of disease clustering and a generalized regression approach. Cancer Res. **27**, 209-220.

Mitchell, D. F.; Epling, C., 1951: The diurnal periodicity of *Drosophila pseudoobscura* in Southern California. Ecology **32**, 696-708.

Monclús, M., 1964: Distribución y Ecología de Drosofilidos en España (I). Genét. Ibér. **16**, 143-165.

Noor, M., 1997: Diurnal activity patterns of *Drosophila subobscura* and *D. pseudoobscura* in sympatric populations. Am. Midl. Nat. **140**, 34-41.

Pavan, C.; Dobzhansky, T.; Burla, H., 1950: Diurnal behavior of some neotropical species of *Drosophila*. Ecology **31**, 36-43.

Pielou, E.C., 1975: Ecological Diversity. New York: Wiley.

Pielou, E.C., 1984: Interpretation of Ecological Data. New York: Wiley.

- Powell, J. R., 1997: Progress and prospects in Evolutionary Biology. Oxford University Press, N. Y.
- Prevosti, A., 1974: La distancia genética entre poblaciones. *Miscellanea Alcobé* **68**, 109-118.
- Prevosti, A.; Ocaña, J.; Alonso, G., 1975: Distances between populations of *Drosophila subobscura*, based on chromosome arrangements frequencies. *Theor. Appl. Genet.* **45**, 231-241.
- Rocha-Pité, M. T., 1978: Rythmes d'activité journalière des populations naturelles des Drosophilidae dans la région de Sintra-Colares (Portugal). *Bolm Soc. Port. Ciènc. Nat.* **18**, 69-90.
- Serra, LL.; Pegueroles, G.; Mestres, F., 1987: Capacity of dispersal of a colonizing species: *Drosophila subobscura*. *Genetica* **73**, 223-235.
- Shorrocks, B., 1975: The distribution and abundance of woodland species of British *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *J. Anim. Ecol.* **44**, 851-864.
- Shorrocks, B., 1977: An ecological classification of European *Drosophila* species. *Oecologia* **26**, 335-345.
- Sokal, R. R.; Rohlf, F. J., 1995: *Biometry*. W.H. Freeman and Company. New York.

Toda, M. J., 1981: Daily activity of Drosophilid flies in the Arctic summer. *Low Temp. Sci.* **39** (Ser. B, Biol. Sci.), 41-44.

Tsacas, L., 1969: Étude sur *Drosophila picta* (Diptera: Drosophilidae). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.)* **5**, 719-753.

Table 1.- Prevostii's distances between months according to the daily activity of the species

	SET 79	OCT 79	NOV 79	JAN 80	MAR 80	APR 80	MAY 80	JUN 80	JUL 80	AUG 80	SET 80	OCT 80	JAN 81	FEB 81	MAR 81	APR 81	MAY 81	JUN 81	JUL 81	AUG 81	MAY 97	JUL 97	OCT 96	FEB 97	
SET79	.00																								
OCT79	.13	.00																							
NOV79	.36	.34	.00																						
JAN80	.46	.45	.27	.00																					
MAR80	.51	.49	.34	.22	.00																				
APR80	.60	.58	.42	.20	.21	.00																			
MAY80	.57	.57	.43	.40	.43	.31	.00																		
JUN80	.51	.52	.47	.60	.66	.72	.58	.00																	
JUL80	.60	.61	.46	.54	.54	.57	.42	.39	.00																
AUG80	.41	.40	.52	.67	.69	.77	.73	.76	.71	.00															
SET80	.40	.32	.43	.61	.66	.73	.65	.56	.62	.46	.00														
OCT80	.46	.40	.32	.40	.49	.42	.44	.59	.52	.55	.44	.00													
JAN81	.46	.45	.29	.15	.29	.20	.36	.60	.52	.65	.60	.42	.00												
FEB81	.46	.45	.29	.14	.22	.20	.42	.61	.56	.67	.61	.39	.15	.00											
MAR81	.57	.53	.37	.27	.18	.11	.34	.67	.55	.75	.69	.43	.27	.19	.00										
APR81	.56	.53	.38	.32	.31	.17	.24	.61	.45	.73	.62	.37	.28	.29	.20	.00									
MAY81	.58	.58	.45	.56	.57	.61	.47	.36	.35	.61	.62	.56	.55	.56	.58	.51	.00								
JUN81	.52	.53	.49	.61	.62	.73	.64	.41	.48	.68	.64	.66	.60	.60	.70	.66	.44	.00							
JUL81	.55	.54	.44	.60	.63	.73	.62	.33	.48	.63	.59	.61	.59	.60	.71	.62	.32	.37	.00						
AUG81	.40	.36	.49	.65	.70	.78	.66	.56	.56	.33	.39	.54	.64	.66	.75	.70	.56	.56	.55	.00					
MAY97	.34	.38	.46	.53	.51	.61	.57	.56	.54	.47	.40	.48	.49	.55	.61	.57	.54	.52	.55	.48	.00				
JUL97	.28	.28	.44	.59	.62	.72	.67	.70	.72	.34	.51	.57	.58	.59	.68	.69	.70	.64	.66	.42	.49	.00			
OCT96	.46	.39	.36	.50	.54	.56	.63	.69	.71	.40	.47	.39	.51	.46	.53	.55	.66	.66	.65	.38	.54	.46	.00		
FEB97	.56	.54	.35	.11	.19	.12	.34	.68	.53	.72	.68	.46	.13	.19	.18	.25	.60	.69	.68	.73	.56	.67	.60	.00	

Table 2.- Temperature and humidity ranges associated with each species in biological seasons

Species	Season	Temperature	Humidity
<i>D. subobscura</i>	Spring	12°C to 22°C	80% to 95%
	Summer	22°C to 28°C	80% to 95%
	Autumn	12°C to 16°C	> 80%
<i>D. phalerata</i>	Spring	16°C to 22°C	80% to 95%
	Summer	16°C to 22°C	80% to 95%
	Autumn	16°C to 22°C	80% to 95%
<i>D. testacea</i>	Spring	12°C to 16°C	40% to 60%
	Summer	12°C to 22°C	80% to 95%
	Autumn	16°C to 22°C	80% to 95%
<i>D. cameraria</i>	Spring	< 16°C	> 95%
	Summer	---	---
	Autumn	< 16°C	> 95%
<i>D. immigrans</i>	Spring	---	---
	Summer	16°C to 22°C	> 80%
	Autumn	16°C to 22°C	> 80%
<i>D. melanogaster</i>	Spring	---	---
	Summer	> 22°C	< 40%
	Autumn	> 22°C	80% to 95%
<i>D. simulans</i>	Spring	---	---
	Summer	---	---
	Autumn	22°C to 28°C	60% to 80%
<i>D. hydei</i>	Spring	---	---
	Summer	> 28°C	40% to 60%
	Autumn	---	---

Table 3.- Prevosti's distances between species according to their daily activity

a) period 1979-1981									
	<i>D. immigrans</i>	<i>D. melanogaster</i>	<i>D. phalerata</i>	<i>D. simulans</i>	<i>D. subobscura</i>	<i>D. testacea</i>	<i>D. picta</i>	<i>D. hydei</i>	<i>D. cameraria</i>
<i>D. immigrans</i>	.00								
<i>D. melanogaster</i>	.34	.00							
<i>D. phalerata</i>	.36	.33	.00						
<i>D. simulans</i>	.32	.32	.36	.00					
<i>D. subobscura</i>	.48	.46	.33	.51	.00				
<i>D. testacea</i>	.40	.34	.30	.37	.44	.00			
<i>D. picta</i>	.68	.61	.60	.56	.67	.56	.00		
<i>D. hydei</i>	.59	.49	.58	.48	.67	.54	.58	.00	
<i>D. cameraria</i>	.58	.48	.47	.50	.54	.46	.63	.62	.00

b) period 1996-1997									
	<i>D. immigrans</i>	<i>D. melanogaster</i>	<i>D. phalerata</i>	<i>D. simulans</i>	<i>D. subobscura</i>	<i>D. testacea</i>	<i>D. hydei</i>	<i>D. cameraria</i>	
<i>D. immigrans</i>	.00								
<i>D. melanogaster</i>	.35	.00							
<i>D. phalerata</i>	.48	.52	.00						
<i>D. simulans</i>	.25	.31	.53	.00					
<i>D. subobscura</i>	.46	.40	.49	.37	.00				
<i>D. testacea</i>	.42	.47	.40	.46	.52	.00			
<i>D. hydei</i>	.46	.48	.65	.51	.63	.54	.00		
<i>D. cameraria</i>	.68	.65	.71	.67	.58	.63	.63	.00	

Figure 1.- Dendrogram of collections according to their Prevosti's distances

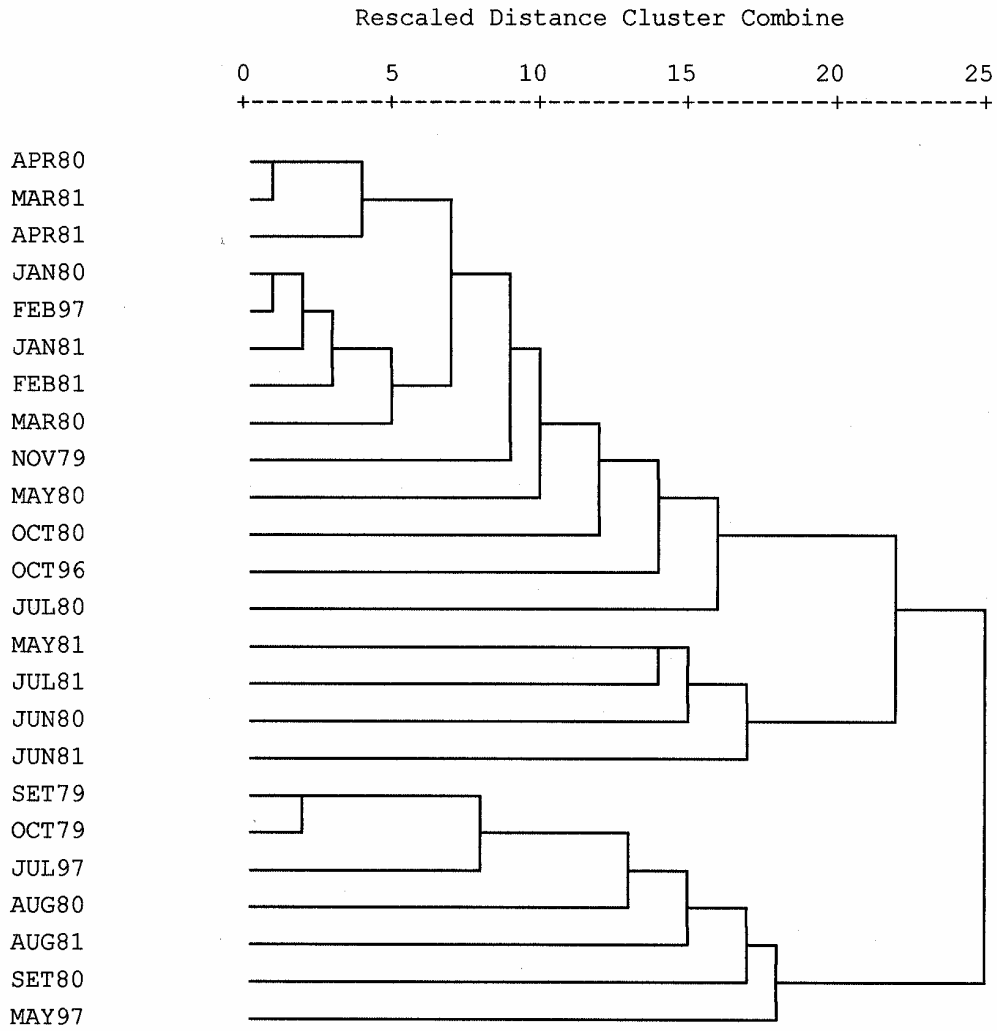


Figure 2.- Dendrogram of collections according to their Prevosti's distances not including the winter months and the samples collected in 1979

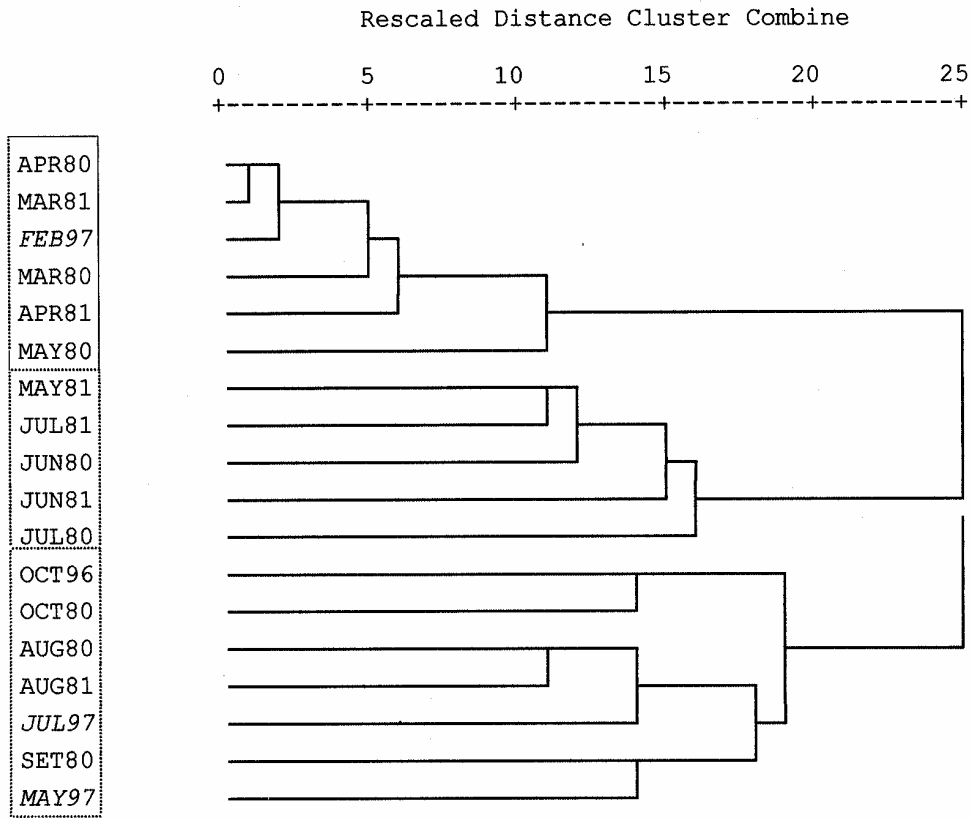


Figure 3.- Dendrogram of months according to their temperatures (Chebychev's distance)

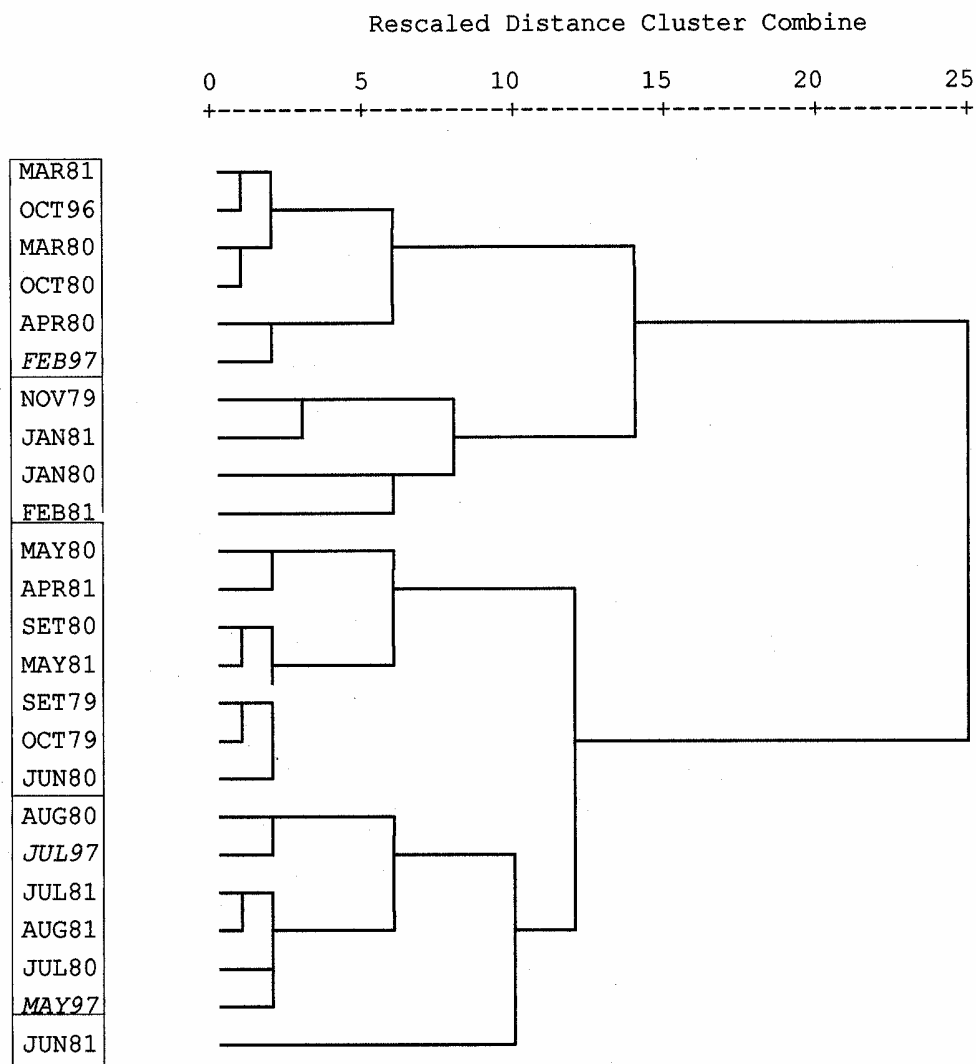
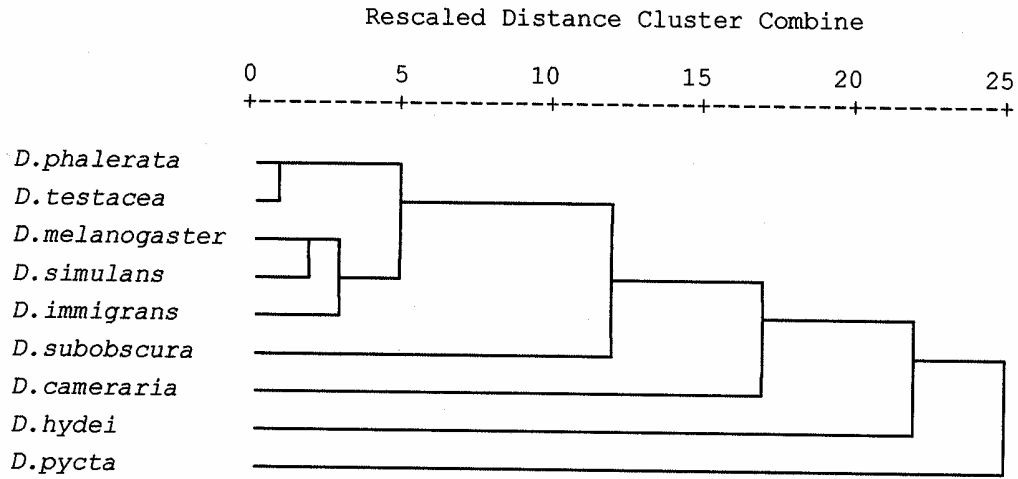
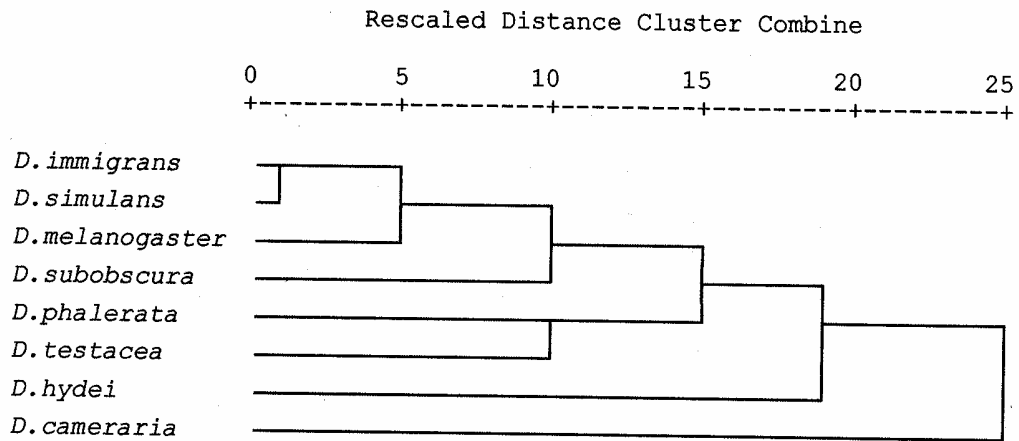


Figure 4.- Dendrogram of species according to their daily activity (Prevosti's distance)

a) period 1979-1981



b) period 1996-1997



CAPÍTOL V. Estudi d'una comunitat de Drosòfílids (Drosophilidae; Diptera) a la localitat de Bordils (Girona)

1. COMPARACIÓ DE MÈTODES DE CAPTURA

La captura de Drosòfílids en els dos períodes es va realitzar mitjançant mètodes diferents, com ja s'explica en el capítol I. L'objectiu d'aquest capítol és estudiar la variació en la composició d'espècies segons el mètode de captura emprat. Com s'observa en la taula 1 de l'article que s'adjunta els dos mètodes que utilitzen esquer atreuen pràcticament les mateixes espècies, mentre que el mètode de passar la mànega per les herbes captura bàsicament drosòfílids del gènere *Scaptomyza*. Per tal de mostrar la relació existent entre les abundàncies globals per espècie segons els dos mètodes amb esquer s'han calculat els coeficients de correlació r de Pearson i, ja que no es pot testar degut a la manca de normalitat de les dades, la τ de Kendall. L'expressió del coeficient τ de Kendall es pot trobar al capítol II (pàgina 64). També, s'han estimat els coeficients d'una de les rectes de regressió que relacionen l'abundància en les captures segons els mètodes que utilitzen esquer. De nou no es pot testar la significació, però dona un cert grau d'informació sobre la semblança dels dos mètodes. Amb la finalitat de poder testar la significació dels paràmetres estimats s'han normalitzat les dades mitjançant la transformació arrel quadrada de les freqüències relatives. S'ha intentat treballar amb la transformació més sencilla possible per tal que les dades complissin les condicions necessàries de normalitat (Montgomery and Peck, 1991) i que donés una idea intuïtiva de la relació entre les abundàncies de les captures segons el mètode utilitzat.

Els mètodes de captura amb esquer difereixen notablement del tercer mètode emprat (passar la mànega per les herbes). S'ha utilitzat el test de comparació de dues proporcions per contrastar les semblances/diferències entre

les proporcions de determinades espècies capturades segons el mètode 1 o el mètode 3. La expressió de l'estadístic és

$$Z = \frac{p_1 - p_2}{\sqrt{\frac{p(1-p)}{n_1} + \frac{p(1-p)}{n_2}}}$$

on p_1 i p_2 són les proporcions que es vol comparar i el valor de p ve donat per

$$p = \frac{n_1 p_1 + n_2 p_2}{n_1 + n_2}$$

Si n_1 i n_2 són més grans de 30 i podem suposar la normalitat de l'estadístic Z

Aquest test s'ha aplicat a cadascuna de les espècies *D.andalusiaca*, *S.pallida* i *S.graminum* per comparar la proporció d'individus capturats globalment per cadascun dels diferents mètodes (a terra amb esquer o passant la mànega per les herbes). Els resultats es troben en l'article adjunt, i es pot afirmar que existeixen diferències significatives per les tres espècies en quan a les proporcions d'individus capturats segons el mètode 1 i el mètode 3.

2. COMPARACIÓ DE LA PROPORCIÓ DE SEXES

Per comparar la proporció de mascles i femelles presents en les captures, per cada espècie i mètode s'ha utilitzat un test Binomial, considerant com hipòtesis nul·la la igualtat de proporcions 1:1, i aplicant la correcció de Bonferroni per les comparacions múltiples. Els resultats es troben a la taula 3b) de l'article adjunt. Es pot observar que en *D.subobscura* la proporció de mascles és superior al de femelles en el primer període 1979-81 i a l'inrevès per les captures de 1996-97. En el cas de *D.immigrans*, *D.simulans* i *D.melanogaster* la proporció de femelles és superior al de mascles en ambdós períodes pel mètode 1.

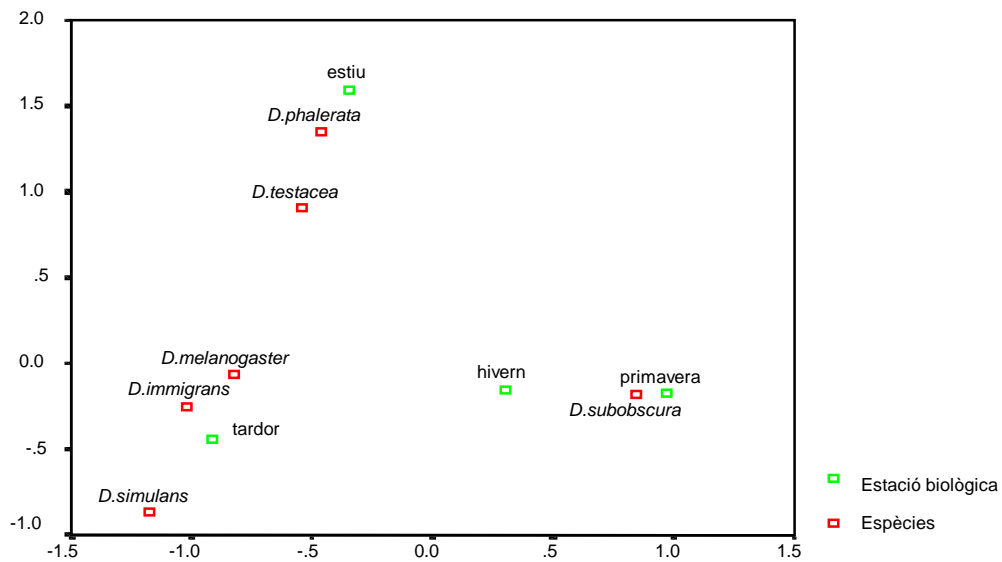
En el capítol IV es parla d'estacions biològiques definides per les semblances entre mesos que venen donades per la component estacional de les espècies,. De nou es vol comparar la riquesa d'espècies segons les captures amb trampa a terra o les captures en trampa penjada als arbres. Per això s'ha utilitzat el mètode de la "rarefaction" (veure capítol II) per tal d'estimar el nombre esperat d'espècies en cadascuna de les estacions per una mostra fixada de 100 individus.

3. ESTACIONALITAT DE LES ESPÈCIES ESTUDIADAES SEGONS EL SEXE

S'ha realitzat un anàlisi factorial de correspondències (veure capítol IV) entre les "estacions biològiques" i l'abundància de mascles (o femelles) de cada espècie per ambdós períodes amb la finalitat de caracteritzar l'estacionalitat de les espècies tenint en compte el possible comportament diferent segons el sexe,. El resultat el trobem a la figura V.1a i b. La variabilitat explicada per el dos factors és de l'ordre del 99%, excepte l'anàlisi dels mascles del període 1996-97 que els dos factors expliquen un 96,5% de la variabilitat, prou elevada en totes les situacions. En el període 1979-1981 observem una dominància de *D.subobscura* a la primavera-hivern, una preferència de *D.simulans* i *D.immigrans* per la tardor, i *D.phalerata* i *D.testacea* a l'estiu. *D.melanogaster* presenta un comportament diferent segons el sexe: els mascles mostren preferència per la tardor, mentre que les femelles prefereixen l'estiu. En el període 1996-1997 les relacions entre les espècies sembla que es mantenen malgrat que s'observa una variació del posicionament respecte dels factors de les "estacions biològiques".

Figura V.1a. Anàlisi de correspondències entre les "estacions biològiques" i els mascles de les sis espècies de *Drosophila* més abundants en ambdós períodes..

1) Període 1979-1981



2) Període 1996-1997

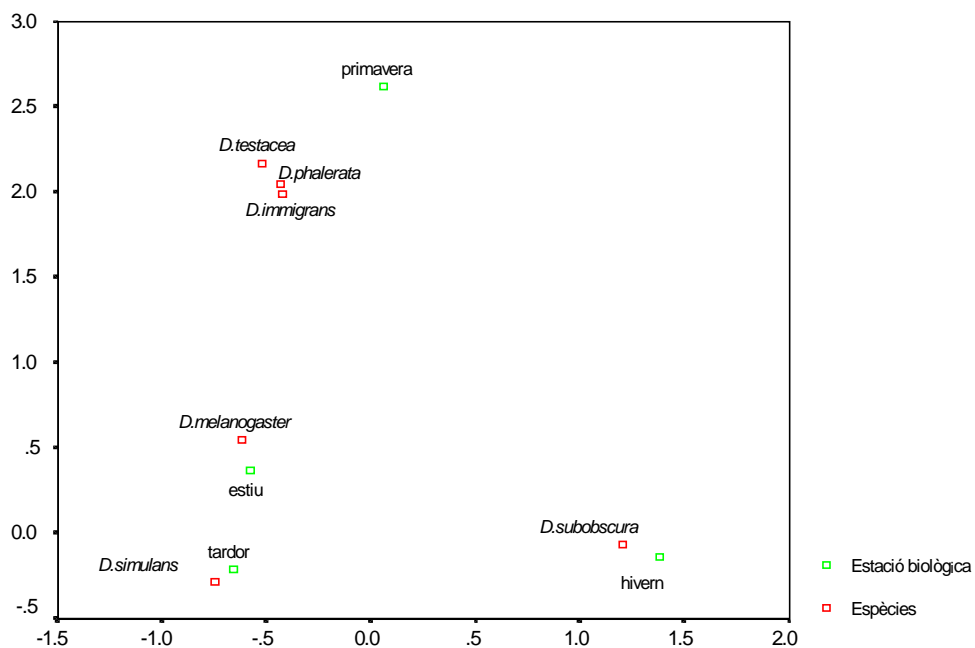
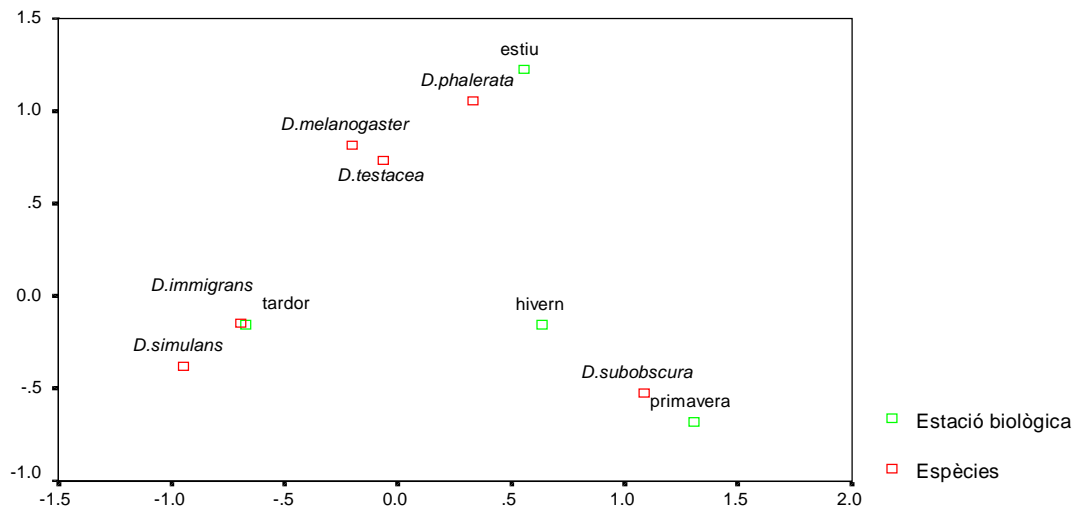
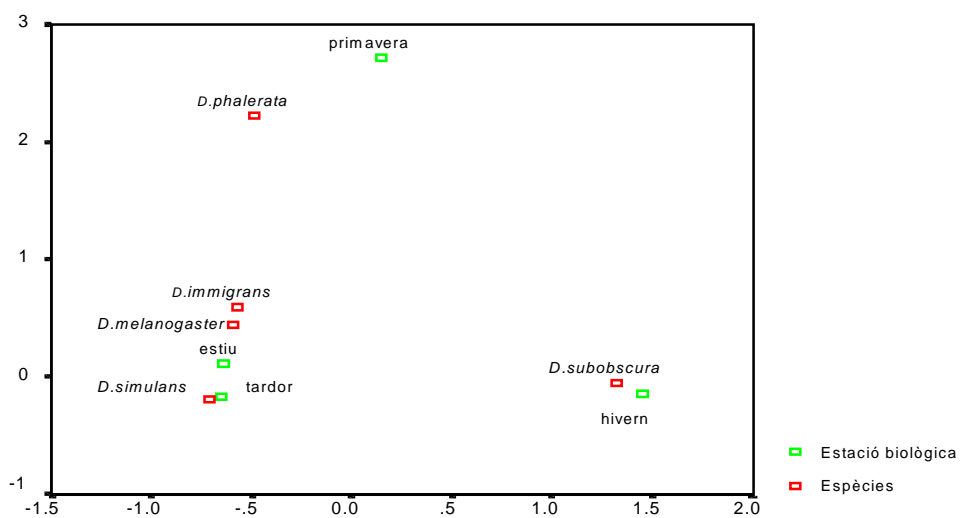


Figura V.1b. Anàlisi de correspondències entre les "estacions biològiques" i les femelles de les sis espècies de *Drosophila* més abundants en ambdós períodes.

1. període 1979-81



2. Període 1996-1997



Estudi d'una comunitat de Drosophilids (Drosophilidae; Diptera) a la localitat de Bordils (Girona)

Mercè Argemí, Maria Monclús, Francesc Mestres & Lluís Serra¹

¹ Departament de Genètica, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona
Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona. e-mail: lluis@bio.ub.es

Resum

En aquest treball s'ha estudiat la dinàmica microevolutiva de l'activitat dels individus adults de diferents espècies de *Drosophila* a la localitat de Bordils (Girona). Per aquest motiu s'ha analitzat la variació de la composició d'espècies segons el mètode de captura emprat i la ubicació de les trapes utilitzant les dades obtingudes en un primer període de captures (1979-1981). També s'ha estudiat la variació de la proporció de sexes per les espècies més abundants segons el mètode de captura emprat. Amb la finalitat d'estudiar com els canvis en l'habitat durant un període llarg de temps influeixen en la composició d'espècies d'aquesta comunitat, s'han analitzat també les captures obtingudes en un segon període (1996-97). En els dos períodes s'ha estudiat la component estacional dels ritmes d'activitat de les diferents espècies.

MOTS CLAU: *Drosophila*, microevolució, activitat estacional, proporció de sexes.

Abstract**Study of a community of Drosophilids (*Drosophilidae*; *Diptera*) at Bordils (Girona)**

In this work the microevolutionary dynamics of the activity of adult individuals of different *Drosophila* species at Bordils (Girona) has been studied. The variation of the species composition according to the collecting method and the location of the baits using the data obtained in a first period (1979-81) has been analysed. Furthermore the variation of the sex ratio for the most common species according to the collecting method used has been studied. To ascertain how the changes in

the habitat during a long period of time influence the species composition of this community, we have also analysed the collections obtained in a second period (1996-97) have also been analysed. Finally the seasonal component of the activity rhythms of different species in both periods has been studied.

KEYWORDS: *Drosophila*, microevolution, seasonal activity, sex ratio.

Resumen

Estudio de una comunidad de Drosophilidos (*Drosophilidae*; Díptera) en Bordils (Girona).

En este trabajo se ha estudiado la dinámica microevolutiva de la actividad de los individuos adultos de diferentes especies de *Drosophila* en la localidad de Bordils (Girona). Se ha analizado la variación de la composición de especies según el método de captura utilizado y la ubicación de las trampas utilizando los datos obtenidos en un primer periodo de capturas (1979-1981). También se ha estudiado la variación de la proporción de sexos de las especies más abundantes según el método de captura utilizado. Para estudiar la influencia que pueden tener los cambios en el habitat durante un periodo de tiempo largo en la composición de especies de esta comunidad, se han analizado también las capturas obtenidas en un segundo periodo (1996-97). En ambos periodos se ha estudiado la componente estacional de los ritmos de actividad de las diferentes especies.

PALABRAS CLAVE: *Drosophila*, microevolución, actividad estacional, proporción de sexos.

Introducció

El gènere *Drosophila* ha estat molt utilitzat en estudis genètics i evolutius (Codina & Pérez, 1980; Krimbas, 1993; Powell, 1997; Noor, 1997). Està distribuït per tot el món, incloent tan espècies cosmopolites com endèmiques. En aquest article es preten donar a conèixer les espècies trobades en la localitat de Bordils (Girona, Catalunya) així com alguns aspectes microevolutius de la seva activitat i dispersió en el àrea on s'han dut a terme les captures. S'ha analitzat com el diferent tipus de captura emprat (trampes de plàtan o sense trampa) i la diferent posició de les trampes (arran de terra o penjades als arbres) poden afectar a la diversitat d'espècies trobades. També estudiem el patró estacional de variació microevolutiva de les diferents espècies i el model de variació de la proporció de sexes per les més abundants. Finalment, l'estima del nombre esperat d'espècies en una mostra de 100 exemplars per cadascuna de les estacions, ens ha permès caracteritzar més acuradament aquesta comunitat de Drosofilids.

Material i mètodes

Les captures es varen realitzar en una plantació de *Populus nigra* a prop de Bordils (Girona) (Serra *et al.*, 1987; Argemí *et al.*, 1999). Els arbres estan alineats en files i columnes, separats uns dels altres per una distància d'uns 3 metres aproximadament, a més a més, es troba altra vegetació associada a aquest tipus

de plantació, com exemplars de *Datura stramonium*, *Arum maculatum* i *Arum italicum*, *Sambucus ebulus*, *Mercurialis agnua* i *Euphorbia peplus*. Degut a la proximitat del riu Ter hi ha un alt grau de humitat ambiental a primeres hores del matí i últimes de la tarda, moment en que els Drosophilids presenten pics d'activitat (Rocha Pité, 1978; Shorrocks, 1975; Shorrocks, 1982; Noor, 1997; Argemí *et al.*, 2000). La zona on s'ha realitzat la captura presenta un habitat bastant homogeni, tan sols afectat per la mà de l'home en el moment de la tallada dels arbres (cada 15 anys aproximadament) i plantació de nous exemplars.

Les mosques es varen capturar durant tot un dia de cada mes, en trampes de plàtan fermentat (Monclús, 1964) entre el setembre de 1979 i l'agost del 1981 en el primer període, i en octubre de 1996, febrer, maig i juliol de 1997 en el segon període. Cada vegada es varen col·locar 20 trampes sobre el terra i un nombre equivalent de trampes penjades en els arbres a una certa alçada. Les captures es duen a terme passant la mànega per sobre de les trampes a cada hora, des de la sortida del sol fins al capvespre. Anomenarem mètode 1 (M1) a passar la mànega per sobre les trampes de plàtan del terra, mètode 2 (M2) a la captura d'individus mitjançant un aparell xuclador en les trampes penjades en els arbres. A més a més, es passava sistemàticament la mànega per sobre de les herbes, en llocs una mica allunyats de les trampes de plàtan, aquest tipus de captura l'anomenarem mètode 3 (M3). Els exemplars capturats han estat classificats segons les claus taxonòmiques de Monclús (1964) i Bächli & Burla (1985).

En un primer anàlisi s'ha relacionat el nombre total de individus de cada espècie capturats segons els diferents mètodes utilitzant el coeficient de correlació de Pearson i el coeficient de relació τ de Kendall (Baev & Penev, 1985; Zaki &

Schmidt, 1972; Legendre & Legendre, 1983) aplicant el mètode de Bonferroni per comparacions múltiples (Simes, 1986; Rice, 1989; Montgomery & Peck, 1991). Per estudiar la proporció de sexes en les diferents espècies més abundants hem aplicat un test binomial suposant com H_0 la proporció 1 a 1. Degut a les múltiples comparacions també s'ha utilitzat el mètode de Bonferroni per tal de mantenir un nivell de significació global del 5%.

En un article anterior (Argemí *et al.*, 2002) s'havien establert les semblances entre les captures de diferents mesos mitjançant la distància de Prevosti (Prevosti, 1974), la qual cosa ens va permetre agrupar les diferents captures del primer període en "estacions biològiques" més que meteorològiques. Es van considerar "primavera" les captures de març i abril 1980 i 1981, i la de maig de 1980, "estiu" les captures de maig 1981, juny i juliol 1980 i 1981, "tardor" les captures d'agost 1980 i 1981, a més a més de les dels setembres i octubres, i per últim, es considerà "hivern" a la resta. Aquesta nomenclatura s'ha mantingut en aquest article quan s'analitza el comportament estacional. Per últim s'ha estimat el nombre esperat d'espècies en mostres de la mateixa grandària (100 individus) per les diferents "estacions biològiques" mitjançant el mètode de la "*rarefaction*" (Hurlbert, 1971; Baev & Penev, 1985; Krebs, 1989; Magurran, 1989) per tal de poder analitzar el comportament estacional d'aquesta comunitat de Drosòfilids.

Resultats i discussió

S'ha diferenciat en el període 1979-81 les captures globals efectuades amb trampes de plàtan col·locades a terra (M1) de les col·locades en els arbres a

mitjana altura (M2), i de les sense trampa només passant la xarxa per sobre de les herbes (M3). Els individus de les diferents espècies de *Drosophila* i *Scaptomyza* aconseguits en aquestes captures queden reflectits en la Taula 1. A més a més, en ella es donen les freqüències absolutes segons el sexe per cada espècie.

Es pot observar que en els mètodes de captura on s'utilitza trapes amb plàtan (M1 i M2), les espècies atretes són les mateixes i les diferències que s'observen són degudes a la quantitat de individus, amb una clara relació de proporcionalitat de les freqüències absolutes en les dues formes de captura (coeficient de correlació de Pearson 0,9968 ; τ de Kendall d'associació 0,753; tots dos significatius al 0,05). Fins i tot, si s'estimen els paràmetres d'una recta de regressió, es troba que $b_0 = 0$ i $b_1 = 2,8$ amb lo que es pot preveure que les freqüències del M1 són 2,8 vegades les freqüències de les espècies corresponents de M2. Ara bé, la gran variabilitat d'aquestes freqüències fa que no es compleixin les condicions bàsiques per testar el model de regressió. Realitzant una transformació arrel quadrada de les freqüències relatives, es troba que l'ajust de la recta de regressió és $b_0=0$ i $b_1=1$, amb un coeficient de correlació de 0,98. Aquest resultat era d'esperar ja que la distribució de les espècies presents en cada mètode és la mateixa, i el menor número en les captures del M2 pot ser deguda a la menor grandària de les trapes en els arbres.

Si comparem les freqüències en els mètodes M1 i M3, podem observar que les espècies més abundants de *Drosophila* en M1 també les trobem en M3 però en molt menor quantitat, excepte *D.andalusiaca* que, juntament amb les espècies de *Scaptomyza*, sembla que no són tant atretes per les trapes de plàtan

(Beardmore, 1967; Shorrocks, 1975; Bock & Parsons, 1978; Serra & Monclús, 1982). En el cas de *D.andalusiaca* la seva presència en M1 oscil·la dintre de l'interval [0,18% ; 0,35%] al 95% de significació, mentre que en M3 oscil·la dintre de l'interval [3,54% ; 4,69%], ambdós intervals són significativament diferents. Per altra banda, el nombre total de individus capturats en tot el període 1979-81 en les trampes de plàtan i els capturats passant la mànega per sobre de les herbes representen un percentatge totalment diferent: un 18% de les captures de *D.andalusiaca* en M1 front a un 82% en M3.

En el cas de les espècies de *Scaptomyza* es troben uns intervals de confiança al 95% per M1 de [0,05% ; 0,15%] per *S.graminum* i [2,54% ; 3,09%] per *S.pallida*. En canvi els intervals respectius per M3 són [0,28% ; 0,68%] i [92,31% ; 93,78%], clarament diferenciats. Si s'utilitza un test de comparació de proporcions (utilitzant la correcció de Bonferroni) entre M1 i M3, es troba que les proporcions en M1 estan per sota de M3 en les tres espècies. Aquest resultat coincideix amb l'obtingut per Serra & Monclús (1982).

En la Taula 2 es presenten les freqüències d'individus capturats de les diferents espècies en el període 1996-97. Cal tenir en compte que en aquest segon període només es varen realitzar captures cada hora durant un dia de cada estació per M1 i esporàdicament per M3. Entre les espècies capturades en les trampes de plàtan trobem una composició molt similar en els dos períodes. De nou existeix una proporcionalitat en el nombre de individus de cada espècie (coeficient de correlació de Pearson 0,85; τ de Kendall 0,606; tots dos significatius al 0,05). Cal fer notar que les espècies no trobades en aquest període 1996-97 com *D.picta* i

D.littoralis eren força abundants en el període 1979-81 . Probablement alguns factors ambientals poden haver propiciat la seva desaparició (Argemí *et al.*,1999, 2002). Respecte a les captures segons M3, degut a que no varen ser realitzades sistemàticament a cada hora, formen una mostra no comparable amb l'obtinguda en els anys 79-81. De totes formes amb la informació que es disposa ja es fa palès el diferent comportament de *D.andalusiaca*, *S.pallida* i *S.graminum* respecte a les trampes de plàtan.

Un altre detall que es pot observar en les Taules 1 i 2 és la freqüència absoluta de individus capturats de cada sexe per cada espècie i mètode. En la Taula 3a es mostra la correlació existent entre les freqüències dels dos sexes per cadascun dels mètodes i períodes obtenint una correlació significativa positiva, lo qual ens diu que tan mascles com femelles presenten nivells comparables d'activitat diària.

Estudiant cada espècie per separat (Taula 3b) es veu que *D.subobscura* presenta una proporció de mascles significativament superior a la de femelles en M1, M2 i M3. Curiosament en el període 1996-97 la relació s'inverteix i la proporció de femelles és major. Aquest canvi significatiu de la proporció de sexes de *D.subobscura* en els dos períodes podria ser conseqüència dels canvis que han tingut lloc en la zona de captura, ja que s'ha observat una progressiva sequera en aquest indret i també un increment de la acció humana (Argemí *et al.*, 1999).

Les espècies *D.immigrans* i *D.melanogaster* presenten una major proporció de femelles en les trampes a terra, en canvi en els arbres la proporció no difereix significativament del 50%. Per l'espècie *D.simulans* la proporció de mascles és

inferior a la de femelles en totes les situacions. En el cas de les espècies associades amb bolets: *D.phalerata*, *D.testacea* i *D.cameraria*, es troba una proporció de sexes del 50% en les trampes de plàtan, excepte per *D.testacea* en M1. En la Taula 3b es mostra un resum del comportament d'altres espècies no tan abundants, les quals també es diferencien en quan a la proporció de sexes respecte al cas de *D. subobscura* i es distribueixen de manera equivalent en M1 i M2.

En anteriors articles (Argemí *et al.*, 1999, 2000, 2002) s'ha analitzat el fort comportament estacional de les espècies estudiades, descrit ja per altres autors (Basden, 1953; Cooper & Dobzhansky, 1956; Rocha-Pité, 1978). En Argemí *et al.* (2002) es varen definir unes "estacions biològiques" agrupant les diferents captures del període 1979-81 en funció de les semblances en quan a presència en les captures de cada hora de les diferents espècies. Aquest agrupament ens va semblar més adient que no pas aquell basat tan sols en l'estació meteorològica. En la Taula 4 es presenten les freqüències d'individus capturats de les diferents espècies segons aquestes "estacions biològiques" i segons cadascun dels mètodes utilitzats. Es de destacar la forta presència de *D.subobscura* a la primavera del període 1979-81 i també en la mostra del Febrer 1997. Es troba una explosió de *D.simulans* a la tardor en ambdós períodes i la dominància de *S.pallida* en M3 a l'hivern. Respecte *D.phalerata* i *D.testacea* es troben tan a la primavera com a l'estiu i a la tardor en quantitats bastant constants en les trampes de plàtan. Una altre espècie associada amb bolets com *D.cameraria* presenta uns pics tan a la primavera com a la tardor a l'utilitzar M1. Per altre banda,

D.andalusiaca, que té un comportament més semblant a les *Scaptomyza* respecte les trapes de plàtan, es veu que a diferència d'elles es troba molt més a l'estiu (en M3), encara que estigui present a totes les estacions. Altres espècies poc abundants com *D.busckii* (en total 23 exemplars en M1 i 45 en M2) també són presents en les diferents estacions. *D.kuntzei* (8 exemplars en total) es troba tan a l'estiu com a la tardor i a l'hivern. L'espècie *D.obscura* només es va trobar a la tardor en les trapes penjades als arbres. En general, es pot observar la baixa activitat durant l'hivern, segurament degut a les poques hores d'insolació i els límits respecte l'activitat de les espècies que representa la baixa temperatura, sobre tot a primeres hores del matí.

Utilitzant el mètode de "rarefaction" (Baev & Penev, 1985; Magurran, 1989) podem estimar el número d'espècies de *Drosophila* esperat en una mostra de 100 exemplars pels dos mètodes de trapes de plàtan i per cada "estació biològica". El resultat obtingut per el període 1979-81 és:

	Primavera	Estiu	Tardor	Hivern
M1	6	10	8	7
M2	6	11	9	6

Es pot concloure que tan a l'hivern com a la primavera el nombre d'espècies esperat és molt similar (al voltant de 6 espècies en una mostra de 100 exemplars), tenint en compte que influeix molt la gran dominància de *D.subobscura* en aquestes estacions (Argemí *et al.*, 1999). A la tardor el nombre d'espècies esperat

augmenta, la qual cosa podria ser deguda a la clara component estacional del comportament de *D.simulans*, *D.melanogaster* i *D.immigrans*. Per últim a l'estiu es quan es troba la diversitat més alta, segurament degut a molts factors, tan de durada del dia com de rangs de temperatura i humitat favorables, així com de disponibilitat d'aliment.

Aplicant el mètode de "*rarefaction*" a les captures del període 1996-97, es troba que queden clarament per sota dels resultats obtinguts en el primer període de captura (2 espècies a la captura d'hivern, 5 a la de tardor, 7 a la d'estiu i excepcionalment 9 a la de la primavera). Ara bé, cal tenir en compte que tan sols es disposa de la mostra d'un dia per estació lo qual provoca un biaix considerable, i per altre banda, el comportament tan diferenciat en quan a riquesa biològica del maig-97 que s'assembla més al mes de setembre-80 del període anterior (Argemí *et al.*, 2002) que a un de primavera. També hi ha anomalies amb la captura del juliol-97 molt més semblant a la dels mesos de tardor. Respecte a la captura del febrer-97 es troba una gran dominància de *D.subobscura* que condiona l'estima del nombre esperat d'espècies trobades en una mostra de 100 exemplars pel mètode de "*rarefaction*".

Conclusions

Les espècies de *Drosophila* són atretes majoritàriament per les trampes de plàtan, ja estiguin situades a terra o bé penjades a una certa alçada en els arbres. Es troba l'excepció de *D.andalusiaca* que té un comportament més semblant a les

espècies de *Scaptomiza* (Serra & Monclús, 1982) capturant-se amb preferència al passar la mànega per les herbes.

S'ha trobat una correlació significativa entre les freqüències de les diferents espècies capturades en els dos mètodes que utilitzen trampes de plàtan (M1 i M2). Aproximadament la relació entre les freqüències absolutes del M1 respecte el M2 és de 3 a 1, mentre que entre les freqüències relatives la relació és 1 a 1. Per tant, encara que el nombre de individus capturats segons el M1 en el període 1979-81 (21111 exemplars) és molt superior al nombre capturat segons el M2 (7100 exemplars), els dos mètodes de captura es poden considerar equivalents. Respecte als dos períodes analitzats (1979-81 i 1996-97) s'ha trobat una composició d'espècies molt similar emprant M1, malgrat que alguna de les espècies trobades en el 1979-81 no han aparegut en el 1996-97.

En quan a la proporció de sexes cal destacar que la única espècie que presenta una proporció de mascles significativament superior a la de femelles és *D.subobscura* en el període 1979-81. En el grup d'espècies cosmopolites (*D.immigrans*, *D.melanogaster* i *D.simulans*) la proporció de femelles és generalment superior a la de mascles. En el període 1996-97, la proporció de sexes en el cas de *D.subobscura* és a l'inrevés, això pot ser degut a que la majoria de mascles es troba bàsicament a la "primavera" del 1979-81 i la captura realitzada en el maig de 1997 (segon període) no equival a una captura de "primavera" (Argemí *et al.* 2002).

En el nostre estudi també s'ha detectat que les espècies presenten una estacionalitat. Es troba una "primavera" dominada per la presència de

D.subobscura i una "tardor" dominada per les espècies cosmopolites (*D.simulans*, *D.melanogaster* i *D.inmigrans*). Aquesta realitat afecta els diferents índexs de diversitat. No és d'estranyar doncs que a l'estimar el nombre esperat d'espècies trobades corresponent a una mostra de 100 individus, es troba el mateix nombre d'espècies per la primavera i per l'hivern. Tanmateix l'estació amb més riquesa d'espècies és a l'estiu.

Així doncs, la dinàmica microevolutiva d'aquesta comunitat de Drosophilids presenta trajectòries similars pel que fa a la composició global d'espècies en ambdós períodes, però amb particularitats significatives respecte a la proporció de sexes, l'estacionalitat i la dominància de certes espècies.

Agraïments

Voldríem expressar el nostre agraïment a la Dra. Glòria Pegueroles per la seva contribució a la recollida de mostres i creació de la base de dades corresponent al període 1979-1981. Aquest treball s'inclou dins de l'ajut a la recerca 2001SGR 00207 de la Generalitat de Catalunya.

Bibliografia

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

ARGEMÍ, M.; BÄCHLI, G.; MESTRES, F.; SERRA, L. 2000. Analysis of the diurnal activity patterns of six species of *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) at Bordils (North East of Spain). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 73: 337-348.

ARGEMÍ, M.; MESTRES, F.; PREVOSTI, A. & SERRA, L. 2002. Microevolutionary dynamics of a community of Drosophilids. . *J. Zool. Syst. Evol. Res.* (en premsa)

BÄCHLI, G. & BURLA, H. 1985. *Drosophilidae. Insecta Helvetica, Fauna, 7 Diptera*. Fotorotar AG, Egg. Zürich.

BAEV, P.V. & PENEV, L.D., 1995. *BIODIV, Version 5.1*. Pensoft. Sofia-Moscow.

BASDEN, E. B. 1953. The autumn flush of *Drosophila* (Diptera). *Nature* ,172: 1155-1156

BEARDMORE, J. A. 1967. *Drosophila andalusiaca*, a polymorphic species new to Holland. *Archives Neerlandaises de Zoologie*, 17: 275-277.

BOCK, R. & PARSONS, P. A. 1978. The subgenus *Scaptodrosophila* (Diptera : Drosophilidae). *Syst. Ent.* , 3: 91-102.

CODINA, M. & PÉREZ, M. M. 1980. Primeros datos sobre la distribución estacional de las especies de *Drosophila* en Cataluña. *Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat.*, 78: 143-154.

COOPER, D. M. & DOBZHANSKY, T. 1956. The occurrence of species of *Drosophila* in different life zones and at different seasons. *Ecology*, 37: 526-533.

HULBERT, S.H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and a alternative parameters. *Ecology*, 52: 557-566.

KREBS, CH. J. 1989. *Ecological Methodology*. New York. Harper Collins.

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

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P. 1983. *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific Publications Co. Amsterdam.

MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princenton University Press. Princenton, NJ.

MONCLÚS, M. 1964. Distribución y Ecología de Drosophilidos en España (I). *Genét. Ibér.*, 16: 143-165.

MONTGOMERY, D. & PECK, E. 1991. *Introduction to Linear Regression Analysis*. Wiley-Interscience. New York.

NOOR, M. 1997. Diurnal activity patterns of *Drosophila subobscura* and *D. pseudoobscura* in sympatric populations. *Am. Midl. Nat.*, 140: 34-41.

POWELL, J. R. 1997. *Progress and prospects in Evolutionary Biology*. Oxford University Press. N. Y.

PREVOSTI, A. 1974. La distancia genética entre poblaciones. *Miscellanea Alcobé*, 109-118.

RICE, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43 (1): 223-225.

ROCHA-PITÉ, M. T. 1978. Rythmes d'activité journalière des populations naturelles des Drosophilidae dans la région de Sintra-Colares (Portugal). *Bolm. Soc. Port. Ciènc. Nat.*, 18: 69-90.

SHORROCKS, B. 1975. The distribution and abundance of woodland species of British *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *J. Anim. Ecol.*, 44: 851-864.

SHORROCKS, B. 1982. *The breeding sites of temperate woodland Drosophila*. The Genetics and Biology of *Drosophila*. Vol. 3b. Academic Press. London.

SERRA, L.; PEGUEROLES, G. & MESTRES, F. 1987. Capacity of dispersal of a colonizing species: *Drosophila subobscura*. *Genetica*, 73: 223-235.

SERRA, L. & MONCLÚS, M. 1982. Ecological relationship between *D.andalusiaca* and some species of *Scaptomyza*. *Dros. Inform. Serv.*, 58: 134.

SIMES, R. J. 1986. An improved Bonferroni procedure for múltiple tests of significance. *Biometrika*, 73: 751-754.

ZAKI, M. A. & SCHMIDT, V. M. 1972. On the systematical structure of the floras of the South Mediterranean countries. 1. Methods and analysis of the structure of the 5 regional and 11 local floras. *Vestnik Leningradskogo Gosudarstvennogo Universiteta*, 9: 57-69.

Taula 1.- Nombre d'individus capturats per cada mètode en el període 1979-81

Number of individuals collected according to each method in the period 1979-81

Espècie	Mètode 1			Mètode 2			Mètode 3		
	mascles	femelles	Total	mascles	femelles	Total	Mascles	femelles	Total
<i>D.ambigua</i>	39	41	80	8	6	14			
<i>D.helvetica</i>	6	3	9	2	1	3			
<i>D.busckii</i>	7	16	23	12	33	45		1	1
<i>D.histrío</i>	2	3	5	4	1	5			
<i>D.immigrans</i>	1012	1304	2316	435	393	828	11	12	23
<i>D.kuntzei</i>	3	5	8		3	3			
<i>D.melanogaster</i>	282	608	890	72	108	180	1		1
<i>D.obscura</i>			0	8	1	9			
<i>D.phalerata</i>	1822	1762	3584	566	567	1133	30	19	49
<i>D.simulans</i>	1749	2663	4412	639	867	1506	11	18	29
<i>D.subobscura</i>	5141	2761	7902	1802	1054	2856	15	8	23
<i>D.testacea</i>	263	369	632	67	84	151	6	8	14
<i>D.picta</i>	36	57	93	3	18	21	1	7	8
<i>D.deflexa</i>	5	1	6	1		1			
<i>D.hydei</i>	35	40	75	20	9	29			
<i>D.littoralis</i>	24	33	57	17	16	33			
grup victoria	16	18	34	58	54	112			
<i>D.cameraria</i>	177	135	312	88	80	168	8	6	14
grup repleta		1	1	2	1	3			
<i>D.funnebris</i>		1	1						
<i>D.andalusiaca</i>	26	30	56				150	132	282
<i>S.graminum</i>	15	6	21				10	23	33
<i>S.pallida</i>	276	318	594				2987	3393	6380
TOTAL	10936	10175	21111	3804	3296	7100	3230	3627	6857

Taula 2.- Nombre d'individus capturats en el període 1996-97

Number of individuals collected in the period 1996-97

Espècie	Mètode 1			Mètode 3		
	mascles	femelles	Total	Mascles	femelles	Total
<i>D.ambigua</i>	1	1	2			0
<i>D.helvetica</i>	4	3	7			0
<i>D.busckii</i>	4	5	9			0
<i>D.immigrans</i>	219	370	589			0
<i>D.melanogaster</i>	194	289	483			0
<i>D.phalerata</i>	65	66	131			0
<i>D.simulans</i>	2155	3236	5391			0
<i>D.subobscura</i>	1550	2054	3604	3		3
<i>D.testacea</i>	20	37	57			0
<i>D.deflexa</i>	1		1			0
<i>D.hydei</i>	13	47	60			0
grup victoria			0			0
grup repleta		1	1			0
<i>D.cameraria</i>	2	5	7		1	1
<i>D.andalusiaca</i>	2		2	4	1	5
<i>S.graminum</i>			0	8	1	9
<i>S.pallida</i>	4	3	7	28	22	50
<i>L.maculata</i>		1	1			0
TOTAL	4234	6118	10352	43	25	68

Taula 3.-

a) Correlació entre el nombre de mascles i femelles capturats en els dos períodes(coeficient de correlació de Pearson r i tau de Kendall)

Correlation between the number of males and females collected in both periods (Pearson's correlation coefficient and Kendall's tau)

Període 1979-81

	r	τ
Mètode 1	0,89*	0,926*
Mètode 2	0,93*	0,802*
Mètode 3	0,99*	0,698*

Període 1996-97

Mètode 1	0,99*	0,848*
----------	-------	--------

(* significatiu al 5%, aplicant el mètode de Bonferroni)

b) Anàlisi de la proporció de sexes en les diferents espècies més abundants (Test binomial amb ajust de Bonferroni):

Sex-ratio analysis for the most abundant species (Binomial Test with Bonferroni correction)

	M1	M2	M3	M1 96-97
<i>D.immigrans</i>	+	=		+
<i>D.melanogaster</i>	+	=		+
<i>D.simulans</i>	+	+		+
<i>D.phalerata</i>	=	=		=
<i>D.testacea</i>	+	=		=
<i>D.cameraria</i>	=	=		
<i>D.ambigua</i>	=			
<i>D.hydei</i>	=	=		+
<i>D.picta</i>	=			
<i>D.subobscura</i>	-	-		+
<i>D.andalusiaca</i>	=		=	
<i>S.pallida</i>	=		+	
<i>S.graminum</i>			=	

(+ : proporció de femelles significativament superior a la de mascles)

(- : proporció de mascles significativament superior a la de femelles)

(= : la proporció de sexes no difereix significativament de 1/2 :1/2)

Taula 4.- Captures corresponents a cada "estació biològica"
Collections within each "biological season"

a) Període 1979-81, mètodes 1 i 2

	Primavera		Estiu		Tardor		Hivern	
	M1	M2	M1	M2	M1	M2	M1	M2
<i>D.ambigua</i>	23	8	7		49	6	1	
<i>D.helvetica</i>			6	2	3	1		
<i>D.busckii</i>	2	8	12	31	5	3	4	3
<i>D.histrío</i>		1	2		3	2		2
<i>D.immigrans</i>	81	30	263	79	1959	705	13	14
<i>D.kuntzei</i>			3	2	2	1	3	
<i>D.melanogaster</i>	54	13	273	65	563	101		1
<i>D.obscura</i>						9		
<i>D.phalerata</i>	492	246	1782	382	1238	273	72	232
<i>D.simulans</i>	10	3	12	6	4328	1175	62	322
<i>D.subobscura</i>	5658	2190	848	270	1200	255	196	141
<i>D.testacea</i>	72	20	242	38	318	89		4
<i>D.picta</i>	23	18	62	3	7		1	
<i>D.deflexa</i>			3	1	3			
<i>D.hydei</i>	14		42	21	19	8		
<i>D.littoralis</i>			55	32	2	1		
grup victoria	6	1	11	56	17	55		
<i>D.cameraria</i>	149	88	29	19	133	56	1	5
grup repleta	1					3		
<i>D.funnebris</i>					1			
<i>D.andalusiaca</i>	24		18		4		10	
<i>S.graminum</i>	5		7		9			
<i>S.pallida</i>	163		67		265		99	

b) Període 1979-81, mètode 3

	Primavera	Estiu	Tardor	Hivern
<i>D.busckii</i>		1		
<i>D.immigrans</i>		4	19	
<i>D.melanogaster</i>			1	
<i>D.phalerata</i>	3	29	17	
<i>D.simulans</i>			29	
<i>D.subobscura</i>	8	13	2	
<i>D.testacea</i>		8	6	
<i>D.picta</i>	2	6		
<i>D.cameraria</i>	4	9	1	
<i>D.andalusiaca</i>	80	148	5	49
<i>S.graminum</i>	13	5	4	11
<i>S.pallida</i>	361	158	252	5609

c) Període 1996-97, mètode 1

	maig 1997	juliol 1997	octubre 1996	febrer 1997
<i>D.ambigua</i>	2			
<i>D.helvetica</i>	3		4	
<i>D.busckii</i>	5	2	2	
<i>D.immigrans</i>	103	106	362	18
<i>D.melanogaster</i>	47	74	353	9
<i>D.phalerata</i>	31	65	32	3
<i>D.simulans</i>	69	1076	4243	3
<i>D.subobscura</i>	147	98	330	3029
<i>D.testacea</i>	30	17	10	
<i>D.deflexa</i>	1			
<i>D.hydei</i>	11	47		2
grup victoria				
<i>D.cameraria</i>			1	6
grup repleta		1		
<i>D.andalusiaca</i>				2
<i>S.pallida</i>				7

DISCUSSIÓ GENERAL

1- COMPARACIÓ DE MÈTODES DE CAPTURA

Dels tres mètodes de captura dos d'ells eren amb esquer (plàtan fermentat amb llevat) i es diferenciaven però en la col·locació de les trampes. En el primer mètode M1 estaven situades en el terra, mentre que en el segon mètode M2 anaven penjades en els arbres a una certa altura que fos còmode d'aspirar els drosòfílids. Es pot veure la distribució de les trampes en el mètode 2 en la figura I.1. La composició d'espècies capturada és pràcticament la mateixa. En contra els drosòfílids es capturen en menor quantitat. Això pot ser degut a la mida més petita del recipient de la trampa. Les excepcions són *D.obscura* que els 9 exemplars s'han trobat en les trampes dels arbres i no en les de terra, i *D.funbris* que l'únic exemplar trobat és en les trampes de terra. En ambdós situacions es tracta d'espècies rares i per tant pot ser efecte de l'atzar.

Tal com s'analitza en el capítol V existeix una correlació significativa entre l'abundància d'espècies capturades segons els dos mètodes. Es suposa que es degut a l'atracció pels fruits fermentats en la majoria d'espècies de *Drosophila*.

Si es comparen els mètodes amb esquer del sense esquer M3, si que es troben diferències significatives en la composició d'espècies. Les del Gènere *Scaptomyza* no són atretes pels fruits fermentats i queda reflectit claríssimament en la taula I.2. Per exemple *S.pallida* es troba en les captures pel mètode 3 de forma molt abundant a diferència d'una altra espècie que es captura en gran número com és *D.immigrans* on la gran majoria d'exemplars es troben en les trampes amb esquer. És de destacar que hi ha una espècie de *Drosophila*, *D.andalusiaca*, que presenta un comportament més semblant a les *Scaptomyza* trobant-se freqüentment en les captures pel mètode 3. S'han detectat diferències significatives segons el mètode emprat entre les captures d'aquestes espècies (*D.andalusiaca*, *S.graminum* i *S.pallida*) en el període 1979-1981, del qual disposem de més informació,. En el període 1996-1997 podem observar la mateixa situació en la taula I.2. Aquesta

semblança de comportament entre les espècies citades ha estat estudiat ja anteriorment per Serra and Monclús (1982). En l'actualitat una línia d'investigació dels drosofilistes és conèixer quin és el tipus d'esquer preferit per les diferents espècies per tal de conèixer millor les etapes del cicle biològic d'aquests insectes en estat salvatge. Una de les finalitats és saber quina o quines etapes d'aquest cicle i en quines condicions poden subsistir durant l'hivern amb temperatures molt baixes i manca d'aliment.

Respecte a les diferències en la proporció de sexes capturats es troba una correlació significativa entre l'abundància dels dos sexes en els tres mètodes de captura, cosa que corrobora que quan abunden, els mascles i les femelles d'una espècie presenten un mateix comportament a nivell global.

Per tant els mètodes 1 i 2 atreuen les mateixes espècies, però el mètode 3 presenta diferències significatives.

2. LA DIVERSITAT

En una primera aproximació a la diversitat de la zona, el model matemàtic que més s'ajusta a la composició de l'abundància de les captures és el model logarítmic de Fisher, tant en el període 1979-81 com en el 1996-97, que es pot interpretar com un model de dominància intermedia, o sigui, en aquesta comunitat estudiada es troben dos o tres espècies molt abundants, un cert nombre d'espècies amb abundància intermedia i dos o tres espècies rares. Aquest resultat és a nivell d'abundància global del període i prové principalment de la predominància de *D.subobscura*, *D.simulans*, *D.melanogaster* i *D.immigrans*, seguit per la de *D.phalerata* i *D.testacea*. Com s'ha observat en la figura 1.4, l'abundància d'aquestes espècies no és per un igual durant tot l'any, sinó que presenta una clara component estacional, motiu que fa plantejar una anàlisi més estacional que global. Utilitzant el mètode de la "rarefaction" també es troba que la riquesa d'espècies és diferent segons l'estació i aquest fet queda corroborat al descomposar la diversitat (índex de Shannon) i observar la forta contribució de la

component estacional. Totes aquestes anàlisis realitzades "a priori" amb les captures del període 1979-1981 van portar a dissenyar el mostreig del període 1996-1997. És per això que es van reduir les captures a una per estació meteorològica, triant el mes que podia presentar més riquesa d'espècies segons el mètode de la "rarefaction".

Per tal de caracteritzar aquesta comunitat de drosòfílids i poder comparar els dos períodes de captura, es van calcular els índexs de diversitat H' de Shannon, d'uniformitat E de Pielou i G de Molinari, i l'índex de dominància d de Berger-Parker. Segons la taula 3 de l'article adjunt del capítol II, es poden caracteritzar les captures del període 1979-81 en cada estació meteorològica per uns intervals dels índexs H' , G i d :

- Primavera: $0.11 < H' < 1.27$
 $0.02 < G < 0.12$
 $0.65 < d < 0.98$

una diversitat no massa alta, una uniformitat molt baixa i una dominància forta que es pot atribuir a *D.subobscura*. Si es comparen els índexs corresponents a la captura del febrer de 1997 (hivern) es veu que estan dintre d'aquests intervals, i que la composició i diversitat d'aquesta captura s'assembla més a les captures de primavera que a les d'hivern. Això podria ser una indicació d'un avançament de les estacions meteorològiques. Aquesta situació també es pot observar al comparar les temperatures ambientals (taula I.3). Per contra, la captura de maig de 1997 (primavera) presenta uns índexs totalment diferents que els del període 1979-81, aquest fet es podria atribuir al mateix fenomen.

- Estiu : $1.24 < H' < 1.67$
 $0.13 < G < 0.31$
 $0.37 < d < 0.63$

una diversitat alta, una uniformitat intermèdia i una dominància menor que en el cas anterior (primavera). En aquestes captures s'observa la coexistència de tres espècies abundants: *D.subobscura*, *D.phalerata* i *D.testacea*. Les dues últimes

presenten semblances en el comportament que s'observen tant en el dendrograma del capítol II (figura 1 de l'article adjunt) com en el del capítol IV (figura 4 de l'article adjunt), utilitzant l'abundància global per cada captura o tenint en compte el comportament diari de les espècies respectivament.

Els índexs corresponents a la captura del juliol de 1997 (estiu) no pertanyen a aquests intervals, $H' = 1.07$, $G = 0.09$ i $d = 0.72$, i s'assemblen més a una captura de primavera, però amb la dominància de *D.simulans*, espècie que es pot trobar principalment a la tardor.

- Tardor : $1.31 < H' < 1.71$
 $0.20 < G < 0.40$
 $0.35 < d < 0.58$

la diversitat i la uniformitat són molt semblants a les d'estiu, però pot ser una mica més altes, i respecte la dominància, aquesta és pràcticament igual. En aquesta estació meteorològica també coexisteixen tres espècies principalment : *D.melanogaster*, *D.simulans* i *D.immigrans*, el comportament de les quals de nou és semblant segons el resultat dels dendrogrames dels articles adjunts als capítols II i IV. Respecte al valor dels índexs de la captura d'octubre de 1996 (tardor) coincideixen plenament amb els trobats en el període 1979-81.

En general es detecta un decreixement significatiu de la diversitat en el període 1996-97 respecte del 1979-81 que es pot atribuir tant a l'efecte humà com a un canvi climàtic, en el sentit de temperatures més altes combinat amb una humitat ambiental més baixa que provoca una certa sequera.

3- LES ESTACIONS BIOLÒGIQUES

Aquestes gradacions en els índexs segons les estacions van portar a buscar semblances entre els mesos de captura respecte l'abundància de les espècies presents. En el capítol II s'utilitza la mesura de similitud de Morisita-Horn amb el total d'abundància per cada espècie i mes de captura. Es pot trobar una primera

classificació d'aquestes captures en el dendrograma de la figura 2 de l'article adjunt del capítol II, que ens corrobora la semblança de la captura de febrer 1997 amb les de primavera del primer període, les semblances de maig de 1981 amb les captures d'estiu de 1979-81, les dels mesos d'agost del primer període i la de juliol de 1997 amb les de tardor de 1979-81, així com el comportament anòmal de la captura de maig 1997. Posteriorment, seguint amb el propòsit d'agrupar els mesos de captura respecte el comportament de les espècies, es va utilitzar la distància de Prevosti que permet considerar, a més a més, l'activitat diària de les espècies considerades, obtenint una segona classificació en la figura 2 de l'article adjunt del capítol IV. A partir d'aquests resultats definim unes estacions "biològiques" per la comunitat de drosòfílids de Bordils.

S'anomena "primavera" a les captures de març i abril de 1980 i 1981, i de maig de 1980. "Estiu" a les de juny i juliol de 1980 i 1981, i de maig de 1981. "Tardor" a les d'agost de 1980 i 1981, setembre i octubre de 1979 i 1980. Aquesta nova definició permet caracteritzar millor el comportament estacional de les espècies més abundants, així com, observar les diferències/semblances amb les captures del segon període.

És important observar les semblances en quan al factor temperatura d'aquests mesos de captura. En la figura 3 de l'article adjunt del capítol IV, es veu la similitud en quan a temperatura del febrer de 1997 amb l'abril de 1980, així com, la de maig de 1997 amb el juliol de 1980. Per contra, la temperatura del juliol de 1997 s'assembla a la de l'agost de 1980. Això porta a corroborar la classificació de la captura del febrer de 1997 com una captura de "primavera", i la del juliol de 1997 com una captura de "tardor". Una part de les diferències trobades amb la captura de maig de 1997 podrien ser explicades degut a aquestes temperatures tan d'estiu que presenta, però no es pot oblidar el canvi en l'equilibri de l'àrea estudiada degut a la tala dels arbres d'un camp veí i la possible influència en la comunitat de drosòfílids.

Per tant i encara que en el seu moment (primavera del 2000) va semblar molt agosarat, hi hauria un avançament de les estacions meteorològiques degut al canvi climàtic. Posteriorment aquest fet s'ha anat corroborant amb tota la literatura

trobadada sobre el tema (per una revisió complerta es recomana Gian-Reto *et al.*, 2002) i que concorda amb els resultats del present treball.

4- FACTORS AMBIENTALS: TEMPERATURA I HUMITAT

Un dels objectius és estudiar les relacions existents entre l'abundància de drosofilids i els factors ambientals. Les dades de les temperatures i humitats màximes i mínimes es poden observar en la taula I.3 i la figura I.5. Ee el present estudi es va analitzar l'efecte de la temperatura i humitat ambiental en l'activitat diària de les diferents espècies. Únicament es van considerar les sis espècies més abundants de *Drosophila*. Tal com es pot observar en la taula 1 de l'article adjunt al capítol III, existeix una relació inversa entre l'abundància i la temperatura, mentre que la relació és directa pel cas de la humitat. També en la taula 5 de l'article adjunt al capítol III s'observen quines són les temperatures i humitats màximes i mínimes en que es troben els individus de les diferents espècies. Per tal de caracteritzar cada espècie segons els intervals de temperatura i humitat més usuals en els que mostren activitat, es va realitzar un anàlisi factorial de correspondències per cada estació "biològica" i el resultat es pot observar en la taula 2 de l'article adjunt al capítol IV. Notablement l'espècie *D.subobscura* es captura a diferents intervals de temperatura però amb humitats altes, mentre que altres espècies, com *D.immigrans* prefereixen temperatures més regulars entre 16°C i 22°C .

5- ACTIVITAT DIÀRIA I ANGLE SOLAR

Els ritmes d'activitat diària de les espècies de drosofilids presenten dos pics d'abundància molt marcats, un al matí i un altre a la tarda. La major distància temporal entre els pics es troba en els mesos de juny (figura III.1) mentre que en els mesos de tardor les corbes d'abundància presenten pics més propers. Noor

(1997) va considerar l'angle solar com a factor que pot influir en aquest comportament. Una màxima variabilitat de l'angle solar a l'estiu es correspondria amb corbes que presenten una bimodalitat molt marcada, mentre que la mínima alçada de l'angle solar a l'hivern es correspondria amb corbes amb un únic pic d'abundància a migdia.

En un primer anàlisi no es van detectar diferències significatives entre les activitats diàries de les diferents espècies considerades i només van donar diferències significatives 2 comparacions d'un total de 31 (Aquest resultat es pot observar a la taula 2 de l'article adjunt al capítol III). És de remarcar la gran component de variabilitat explicada en l'ANOVA pel factor hora del dia (*factor bloc*) i això ens porta a considerar que existeix relació significativa entre la hora del dia i l'abundància de les diferents espècies. La hora del dia va ser caracteritzada mitjançant l'angle solar, i degut a la simetria de matí i tarda, es van considerar per separat les abundàncies del matí (fins a la 12 solars) i tarda (a partir de les 12 solars). Tal i com era de preveure el model quadràtic de regressió entre l'angle solar i l'abundància (AA) presenta millor ajust que el model lineal tal com es pot observar a la taula 3 de l'article adjunt al capítol III. Per tant es pot suposar que al matí, a mesura que creix l'angle solar, augmenta l'activitat dels drosòfílids fins arribar a un màxim i torna a decreixer cap a migdia quan l'angle solar és el més alt possible. A la tarda és repeteix la mateixa relació. S'ha observat que en els mesos d'estiu a la tarda encara que l'angle solar sigui ja molt baix, si la temperatura i humitat es mantenen altes, l'activitat dels drosòfílids no decreix tant com seria d'esperar per l'angle solar (o lluminositat). Igualment als matíns de l'hivern encara que l'angle ja superi un llindar determinat, si la temperatura és molt baixa l'activitat dels drosòfílids és nul·la. Així doncs, es pot concloure que l'activitat diària dels drosòfílids ve marcada per l'angle solar sempre que la temperatura i humitat ho permetin.

6- COMPARACIÓ DEL COMPORTAMENT DE MASCLES I FEMELLES

En una primera aproximació s'observa que l'abundància global de mascles i femelles pels diferents mètodes de captura és similar, com es mostra en la taula I.2. En canvi per cada espècie, notablement en el cas de les més abundants, s'aprecien diferències en la proporció. En el capítol V s'arriba a la conclusió (taula 3a de l'article adjunt) que *D.immigrans*, *D.melanogaster* i *D.simulans* presenten una proporció significativament superior de femelles que de mascles, mentre que *D.subobscura* en el primer període de captura presenta una proporció a l'inrevés (més mascles que femelles).

Si s'analitzen les diferències en quan a comportament estacional de mascles i femelles de les espècies més abundants mitjançant una anàlisi factorial de correspondències es troba un posicionament semblant per ambdós sexes en cadascuna de les estacions "biològiques" (figura V. 1 a i b).

Per últim en el capítol III es comparen els models d'activitat diària de mascles i femelles en els mesos i per les espècies de les que es disposa de prou informació. D'un total de 21 comparacions s'en troben 17 en les que els dos sexes no presenten diferències significatives en quan a comportament diari. En les 4 restants el model d'activitat de les femelles és més regular que la dels mascles, que presenten un moment àlgid d'activitat durant el dia i en proporció són menys abundants que les femelles en la resta d'hores del dia (*Flush* dels mascles).

En general es detecta una diferent proporció de sexes a favor de les femelles en *D.immigrans*, *D.melanogaster* i *D.simulans* i a l'inrevés en *D.subobscura* en el primer període de captura, però amb un model d'activitat diària semblant.

7- CARACTERITZACIÓ DE LES ESPÈCIES

Estudiades conjuntament les sis espècies de *Drosophila* més abundants tant en la figura 1 de l'article adjunt al capítol II, com en la figura 4 de l'article adjunt al capítol IV, es troben uns agrupaments molt marcats, per una banda *D.melanogaster*,

D.simulans i *D.immigrans*, i per altre *D.phalerata* i *D.testacea* (espècies associades amb bolets), i *D.subobscura* que queda propera als dos grups però aïllada. Aquestes associacions remarquen de nou l'estacionalitat d'aquestes espècies i concorden amb el resultat de l'anàlisi de correspondències de la figura V.1. A l'aplicar el test de Mantel per comparar les relacions entre espècies en els dos períodes (capítol IV) es troba una associació significativa entre les matrius de similitud de cada període de captura, per tant es pot afirmar que es manté el model d'activitat d'aquestes espècies en quan a coexistència temporal.

D.subobscura

Aquesta espècie presenta un model d'abundància semblant en els dos períodes de captura (figura 4 de l'article adjunt al capítol IV). Es situa entre hivern i primavera, tant per mascles com per femelles (figura V.1), fet que es pot observar també en la figura I.4. Hi ha un comportament irregular dels mascles durant les hores del dia que fa que presentin molta activitat en una hora concreta (taula 4, figura 4 de l'article adjunt al capítol III). Cal notar que el comportament de *D.subobscura* en relació a la proporció de sexes en el període 1996-97 és a l'inrevés de lo trobat en el primer període de captures (taula 3b de l'article adjunt al capítol V) la qual cosa pot ser deguda a la manca d'una captura autènticament de primavera. Es troba un canvi en l'amplada del nínxol ecològic que és més estret en el segon període. Aquest efecte pot ser degut a que la captura de febrer de 1997 és més de primavera que d'hivern i la de maig de 1997 és anòmala, tal com s'ha comentat abans. Si s'observa la figura I.4 es veu que aquesta captura de febrer del segon període representa la major part de l'abundància. A Bordils s'ha trobat aquesta espècie en el mes de gener a una temperatura de 8°C i una humitat alta (93 %), a les 15 hora solar amb un angle solar d'aproximadament 10°. En canvi a l'estiu es pot trobar a 32°C de temperatura i una humitat molt baixa del 40%. En aquesta estació és possible trobar-la en les hores més càlides del migdia, però amb una activitat molt reduïda. L'interval de temperatura preferent per aquesta espècie és molt ampli, des de 12°C fins a 28°C, però en quan a humitat prefereix

valors alts, superiors a un 80%. Per tant, presenta una grau d'adaptació molt alt a la temperatura.

D.phalerata

És una espècie que es troba a Bordils pràcticament en totes les captures excepte en les d'hivern, i amb un màxim en els mesos d'estiu. Probablement la seva presència ve associada amb l'existència de bolets en l'entorn. Tant mascles com femelles queden associats amb l'estiu "biològic" en el període 1979-81 com es pot observar a la figura V.1, i també en la figura I.4. En el període 1996-97 la captura de primavera (maig) té més semblances amb l'estiu, tal com s'ha citat abans i per tant es podria dir que queda associada també amb l'estiu. No es troben diferències en la proporció de sexes, ni en el seu comportament en quan a activitat diària (taula 4 de l'article adjunt al capítol III). L'única excepció és en la captura de maig de 1981 on s'observa el doble de mascles que de femelles a les 16 hora solar, mentre que la resta de captures del dia la proporció de sexes és molt similar. *D.phalerata* presenta una gran adaptació a temperatures extremes, s'ha capturat des de 9,5°C i un 93% d'humitat en el mes de novembre , fins a 33°C i un 44% d'humitat en un mes de juny (amb un angle solar alt de 59°). Durant les diferents estacions "biològiques" prefereix una temperatura mitjana-alta entre 16°C i 22°C i humitats elevades entre un 80% i un 95%. El seu nínxol ecològic (taula 5 de l'article adjunt al capítol II) no ha variat en els dos períodes, suposadament degut al tipus d'aliment preferent per aquesta espècie.

D.testacea

El comportament d'aquesta espècie queda molt proper a *D.phalerata* en el dos dendrogrames de semblança. Es pot observar que no apareix en les captures del març en el període 1979-81, ni en la del febrer de 1997, per tant la seva presència quedaria restringida d'abril a octubre. És molt menys abundant que *D.phalerata* (figura I.4), però també està associada amb bolets. A més a més, en l'anàlisi de

correspondències segons l'estació biològica queden posicionades molt properes les dues (figura V.1). Degut a la baixa abundància d'aquesta espècie no es va poder realitzar el contrast d'activitat diària entre mascles i femelles, però a nivell global la proporció de femelles és significativament superior a la de mascles en el període 1979-81 (taula 3b de l'article adjunt al capítol V). En el segon període sembla que es manté aquesta relació (figura I.4) , però el contrast no és significatiu a l'aplicar la correcció de Bonferroni per múltiples comparacions,. Aquesta espècie s'ha trobat des de 10°C i un 95% d'humitat, fins a 28°C i un 43% d'humitat. Sembla doncs que no soporta temperatures tan altes com *D.phalerata*. De totes maneres l'interval de temperatures preferent és molt ampli (de 12°C a 22°C), i també per la humitat (d'un 40% a un 95%). Igual que *D.phalerata* el seu nínxol ecològic no ha variat en el temps.

D.simulans

És una espècie cosmopolita que apareix en gran quantitat sobretot en els mesos de la tardor "biològica": agost, setembre, octubre i en menys quantitat al novembre (figura I.4). En els gràfics de l'anàlisi de correspondències presenta un clar posicionament a la tardor tant per mascles com femelles (figura V.1). La proporció de sexes es decanta significativament a favor de les femelles en els dos períodes de captura (taula 3b de l'article adjunt al capítol V). L'activitat diària no presenta diferències en el model de comportament de mascles i femelles segons les hores del dia, excepte en la captura de setembre de 1980 on la presència de femelles és més abundant en les hores en que es forma el pic d'abundància de la tarda (taula 4 de l'article adjunt al capítol III). Per exemple s'ha trobat des de una temperatura de 9.5°C i un 93% d'humitat a les 10 hora solar del matí, fins a 28.5°C i un 48% d'humitat amb un angle solar de 54° a les 13 hora solar del migdia. De totes maneres la seva temperatura preferent és càlida, entre 22°C i 28°C, amb una humitat no massa alta, entre un 60% i un 80%. La seva amplada de nínxol ecològic ha canviat en els dos períodes, fent-se més gran en el segon període de captura (taula 5b de l'article adjunt al capítol II).

D.melanogaster

Aquesta espècie apareix a Bordils des de maig fins a octubre, però és menys abundant que *D.simulans* en tots els mesos de captura. Tant els mascles com les femelles queden posicionats entre l'estiu i la tardor "biològiques" a diferència de *D.simulans* associada només amb la tardor (figura V.1). De forma semblant, la proporció de sexes es decanta significativament a favor de les femelles en ambdós períodes (taula 3b de l'article adjunt al capítol V). No es troben diferències significatives en quan a comportament diari dels dos sexes en els casos que ha estat possible aplicar el contrast (taula 4 de l'article adjunt al capítol III). Presenta una gran adaptació a temperatures molt altes. Per exemple s'han trobat individus a 33°C amb una humitat molt baixa del 40%, en canvi la temperatura mínima és 13°C amb una humitat del 95%. La seva temperatura preferent és càlida, superior als 22°C, mentre que no queda associada amb un interval concret d'humitat, com si fós capaç d'adaptar-se bé a la sequetat de l'ambient. Relacionat amb aquesta capacitat d'adaptació es troba un gran augment del nínxol ecològic en el segon període de captura respecte del primer.

D.immigrans

El comportament d'aquesta espècie cosmopolita queda molt proper a les del grup *melanogaster* en els dendrogrames de semblances (figura 1 de l'article adjunt al capítol II i figura 4a i 4b de l'article adjunt al capítol IV). La seva presència a Bordils va des del maig fins a octubre amb un pic als mesos de tardor (figura I.4). Semblant a *D.melanogaster*, tan mascles com femelles, queden posicionats entre l'estiu i la tardor "biològiques". De la mateixa forma es troba una proporció de femelles significativament superior a la de mascles en ambdós períodes de captura. L'activitat diària no difereix significativament entre sexes excepte en el mes de setembre de 1980, on és notable la presència de femelles front a mascles en les hores del pic d'abundància de la tarda com *D.simulans*. Aquesta espècie s'ha trobat amb temperatures baixes de 9.5°C com *D.simulans* i altes de 33°C com

D.melanogaster. El seu interval de temperatura preferent és de 16°C a 22°C i prefereix les humitats altes (més d'un 80%). A semblança de les espècies del grup *melanogaster* es detecta un augment del seu nínxol ecològic en el segon període de captura respecte del primer.

En conclusió s'observa un augment de nínxol ecològic per les espècies cosmopolites *D.simulans*, *D.melanogaster* i *D.immigrans*, espècies associades amb ambients més humanitzats, en detriment de *D.subobscura* que disminueix, la qual cosa pot suggerir una alteració humana de la zona estudiada, més que una possible alteració climàtica. Mentre que per les espècies que s'alimenten de bolets, on no s'aprecia canvi en l'amplada del nínxol ecològic, es pot suposar que es mantenen les característiques essencials dels seus "*breeding sites*".

En resum les condicions climàtiques estacionals determinen les fluctuacions de les poblacions de drosofilids. Els canvis en la temperatura i humitat afecten el creixement i la supervivència d'aquestes poblacions. A més a més, la temperatura i l'angle solar juntament amb l'humitat condicionen l'activitat diària dels especimens en la seva mobilitat i lògicament en l'atracció cap a les trampes. També la temperatura i humitat afecten la composició dels recursos necessaris per viure, la qual cosa determina el comportament estacional de les diferents espècies.

CONCLUSIONS

1. Per capturar drosofilids els mètodes 1 i 2 (trampes amb esquer) atreuen les mateixes espècies, però el mètode 3 (trampes sense esquer) presenta diferències significatives.

To collect drosophilids methods 1 and 2 (bait traps) attract the same species but method 3 (traps without bait) shows significant differences

2. Existeix un decreixement significatiu de la diversitat en el període 1996-97 respecte del 1979-81 que es pot atribuir tant a l'efecte humà com a un canvi climàtic, en el sentit de temperatures més altes combinat amb una humitat ambiental més baixa que provoca una certa sequera.

Diversity decreases significantly during the period 1996-97 in comparison with the period 1979-81 probably due to both, the climatic change and human action, that have produced a certain kind of drought through an increase of temperature combined with a lower environmental humidity.

3. Les observacions realitzades i els resultats del present treball semblant suggerir un avançament de les estacions meteorològiques degut al canvi climàtic, tal com proposen altres autors (Gian-Reto *et al.*, 2002).

The observations made and the results obtained in the analyses seem to suggest an advance of the meteorological seasons due to the climatic change, as suggested also by other authors (Gian-Reto *et al.*, 2002).

4. L'activitat diària dels drosofilids ve marcada per l'angle solar sempre que la temperatura i humitat ho permetin.

The daily activity of the drosophilids is mainly determined by the solar angle, within specific temperature and humidity ranges.

5. Malgrat que presenten un model d'activitat diària semblant, hi ha diferent proporció de sexes a favor de les femelles en *D.immigrans*, *D.melanogaster* i *D.simulans* i a l'inrevés en *D.subobscura* en el primer període de captura.

In spite of having a very similar daily activity pattern, the sex-ratio is biased to females in the species *D. immigrans*, *D. melanogaster* and *D. simulans*, and to males in *D. subobscura* during the first period.

6. Existeix un augment de nínxol per les espècies cosmopolites *D.simulans*, *D.melanogaster* i *D.immigrans* en detriment de *D.subobscura* que disminueix. Aquest fet pot suggerir una alteració humana de la zona estudiada, més que una possible alteració climàtica. No s'aprecia canvi en l'amplada del nínxol ecològic per les espècies que s'alimenten de bolets, per tant es pot suposar que en aquest cas es mantenen les característiques essencials dels "*breeding sites*".

The increase of the niche breath of the cosmopolitan species *D. immigrans*, *D. melanogaster* and *D. simulans* and the reduction of that of *D. subobscura* suggest a change or alteration of the habitat due to human activity rather than to a climatic change. No change in the niche breath is observed in the fungal species, which suggests that the main characteristics of their breeding sites have been maintained.

Alatalo, R.V. 1981. Problems in the measurement of evenness in Ecology
Oikos: 37,199-204.

Aluja, M., Lozada, N., Piñero, J., Birke, A.. 2001. Basic behavior of *Rhagoletis turpiniae* (Diptera: Tephritidae) with comparative notes on the sexual behavior of *R.pomonella* and *R.zoqui*. Annals of the Entomological Society of America: 94, 268-274.

Bächli, G. 1979. Quantitative methods for population analysis applied to a *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) collection. Aquilo Ser. Zool.: 20, 33-40.

Bächli, G. and Rocha Pité, M.T. 1981. Drosophilidae of the Palearctic Region
The Genetics and Biology of *Drosophila*: 3, 169-196. Ashburner, M. and Carson, H.L. eds. London.

Bächli, G. and Burla, H. 1985. Drosophilidae. Insecta Helvetica, Fauna, 7 Diptera.
Fotorotar AG, Egg. Zürich.

Bächli, G. 1986. Drosophilidae (Diptera) from the Hardangervidda and a survey of the family in Norway. Fauna of the Hardangervidda. 17. Zoological Museum. University of Bergen.

Bächli, G. 1998. Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera
Laszlo Papp and Béla Darvas eds. 3, 485-513. Science Herald. Budapest.

Baev, P.V. and Penev, L.D. 1995. BIODIV, Version 5.1. Pensoft. Sofia-Moscow.

Bairlein, F. and Winkel, W. 2001. In *Climate of the 21st Century: Changes and Risks* Wissenschaftliche Auswertungen. 278-282. Lozan, J. L., Grail, H. and Hupfer, P. Eds Hamburg.

Basden, E.B. 1953. The autumn flush of *Drosophila* (Diptera). *Nature*: 172, 1155-1156.

Beardmore, J.A. 1967. *Drosophila andalusiaca*, a polymorphic species new to Holland. *Archives Neeland aises de Zoologie*: 17, 275-277.

Berger, W.H. and Parker, F.L. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science*: 168, 1345-1347.

BIOMstat Version 3.20 .1996. Applied Biostatistics Inc. Exeter Software, Setanket, N.Y.

Bock, R. and Parsons, P.A. 1978. The subgenus *Scaptodrosophila* (Diptera : *Drosophilidae*). *Syst. Ent.*: 3, 91-102.

Booij, K. 1994. Diversity patterns in carabid assemblages in relation to crops and farming systems. In *Carabid beetles: ecology and evolution*. 425-431. Kluwer Academic Publ. Dordrecht (Holland).

Brcic, D., Budnik, M. and Guiñez, R. 1985. An analysis of a *Drosophilidae* community in Central Chile during a three years period. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*: 23, 90-100.

Brown, J.H., Valone, T.J. and Curtin, C.G. 1997. Reorganization of an arid

ecosystem in response to recent climate change. Proc. Natl. Acad. Sci. USA: 94, 9729-9733.

Burla, H. 1951. Systematik, Verbreitung und Oekologie der Drosophila-Arten der Schweiz. Rev. Suisse Zool.: 58, 23-175.

Burla, H. 1961. Jahreszeitliche Häufigkeitsänderungen bei einigen schweizerischen Drosophila-Arten. Rev. Suisse Zool.: 68, 173-182.

Burla, H. and Bächli, G. 1990. A search for pattern in faunistical records of drosophilid species in Switzerland. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.: 29, 176-200.

Carson, H.L. 1971. The ecology of Drosophila breeding sites. Harold L. Lyon Arboretum Lecture Number 2. University of Hawaii. Honolulu.

Castle, W.E. 1906. Inbreeding, cross-breeding and sterility in Drosophila. Science: 23, 153.

Climate change 2001. Third assessment report of the intergovernmental panel on climate change. IPCC (WG I & II). Cambridge Univ. Press. Cambridge.

Codina, M. and Pérez, M.M. 1980. Primeros datos sobre la distribución estacional de las especies de Drosophila en Cataluña. Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat.: 78, 143-154.

Cooper, D. M. and Dobzhansky, Th. 1956. The occurrence of species of Drosophila in different life zones and at different seasons. Ecology: 37, 526-533.

Cuadras, C. 1991. Métodos de análisis multivariante (2ª edición). 317-343. PPU S.A. Barcelona.

David, J., Bocquet, C. and Pla, E. 1976. New results on the genetics characteristics of the Far East race of *D.melanogaster*. Genet. Res.: 28, 253-260.

Dobzhansky, Th. 1937. Genetics and the Origin of Species. Columbia University Press. 5pp.

Dobzhansky, Th. and Epling, C. 1944. Contributions to the genetics, taxonomy and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. Publ. Carnegie Inst. Washington: 554, 1-183.

Duda, O. 1924a). Beitrag zur Systematik der Drosophiliden unter besonderer Berücksichtigung der paläarktischen u. Orientalischen Arten (Diptera). Arch. Naturgesch: 90(A) 3, 172-234.

Duda, O. 1924b). Revision der europäischen Arten der Gattung *Drosophila* Fallén (Diptera). Ent. Medd. :14, 246-313.

Duda, O. 1934-35. Drosophilidae. In die Fliegen der palaearktischen Region. 118 pp. (ed. E. Lindner), 6. Schweizerbart. Stuttgart.

Dyson-Hudson, V.R.D. 1956. The daily activity rhythm of *D.subobscura* and *D.obscura*. Ecology: 37, 562-567.

Fabricius, J.C. 1787. Mantissa Insectorum sistens species nuper detectas. 2381 pp. Hafniae.

Fallén, C.F. 1823. Diptera Sveciae: Geomyzides. 8 pp. Lundae.

Fisher, R.A., Corbet, A.S. and Williams, C.B. 1943. The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*: 12, 42-58.

Gian-Reto, W., Post, E., Convey, P. and Menzel, A., Parmesan, C, Beebee, T.J.C, Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. and Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*: 416, 389-395.

Goñi, B., Martinez, M. E. and Daguer, P. 1997. Studies of two *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) communities from urban Montevideo, Uruguay. *Revta. Bras. Ent* :41, 89-93.

Gray, J.S. 1988. Species abundants patterns in organisation of communities: Past and Present. Blackwell. Oxford.

Grimaldi, D.A. 1990. A phylogenetic revised classification of genera in the Drosophilidae (Diptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*: 197, 1-139.

Herting, B. 1955. Untersuchungen über die Ökologie der wildlebenden *Drosophila* Arten Westfalens. *Z. Morph. U. Ökol. Tiere*: 44, 1-42.

Horn, H.S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *Am. Nat.*: 100, 419-424.

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

Hughes, R.G. 1986. Theories and models of species abundance. *Amer. Nat.*: 128, 879-899.

Hulbert, S.H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and a alternative parameters. *Ecology* : 52, 557-566.

Hulbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*: 59, 67-77.

Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on Shannon formula. *J. Theor. Biol.*: 29, 151-154.

Ichijō, N., Kimura, M.T. and Beppu, K. 1982. Altitudinal distribution and seasonal cycles of drosophilids flies at Mt. Soranuma in Northern Japan. *Jap. J. Ecol.*: 32, 15-20.

Ishihara T., Momma E. and Makino S. 1953. Diurnal activity of some *Drosophila* species. *Dros. Inform. Serv.*: 27, 95.

Ivannikov, A.V. and Shchur, S.N. 2000. *Drosophila repleta*- the first record in Siberia. *Dros. Inform. Serv.*: 83, 158-159.

Kanedo, A. 1968. *Drosophila* survey of Hokkaido, XXV. Some observations on summer diurnal activity of *Drosophilid* flies in two localities of Southwestern. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*: 16 (Ser. 6, Zool.), 537-541.

Kempton, R.A. and Taylor, L.R. 1976. Models and statistics for species diversity.

Nature: 262, 818-820.

Kimura, M.T., Beppu, K., Ichijō, N. and Toda, M.J. 1978. Bionomics of Drosophilidae (Diptera) in Hokkaido. II *Drosophila testacea*. Kontyu: 46, 585-595.

Krebs, Ch. J. 1989. Ecological Methodology. Harper Collins. New York.

Krimbas, C. B. 1993. *D. subobscura*: Biology, genetics and inversion polymorphism. Verlag Dr. Kovac. Hamburg.

Legendre, L. and Legendre, P. 1983. Numerical Ecology. Elsevier Scientific Publ. Co. Amsterdam.

Leuthold, W. 1962. Vorzugstemperatur, Temperaturwahl und Temperaturabhaengigkeit der Bewegungsaktivitaet bei *D. subobscura* und *D. obscura*. Viertel. Natur. Ges. Zurich, Jahrgang: 107, 3, 147-154.

Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princenton Univ. Press. Princenton, N.J.

Linné, C. 1766. Systema naturae per regna tria naturae. 1, 1327 pp. Stockholm.

Lizcano, D. J. and Cavalier, J. 2000. Daily and seasonal activity of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*) in the Central Andes of Colombia. J. of Zool.: 252, 429-453.

Lumme, J. and Lakovaara, S. 1983. In the Genetics and Biology of *Drosophila* eds. Ashburner, M., Carson, H.L. and Thompson Jr., J.N. 171-220 pp. Academic Press.

Lumme, J., Lakovaara, S. and Muona, O. 1979. Structure of a boreal community of drosophilids (Díptera). *Aquilo Ser. Zool.*: 20, 65-73.

Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press. Princeton, N. J.

Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.*: 27, 209-220.

May, R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press. In Cody, M.L. and J.M. Diamond (eds). Cambridge.

McCarty, J.P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conserv. Biol.*: 15, 320-331.

Mc Kenzie, J.A. 1975. The influence of low temperature on survival and reproduction in populations of *D.melanogaster*. *Aust. J. Zool.*: 23, 237-247.

Menzel, A. and Estrella, N. 2001. In "Fingerprints of Climate Change – Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges". Kluwer Academic. 123-137 pp. eds Walther, G. and Burga, C.A. New York.

Mitchell, D. F. and Epling, C. 1953. The diurnal periodicity of *Drosophila pseudoobscura* in Southern California. *Ecology*: 32, 696-708.

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

Monclús, M. 1964. Distribución y Ecología de Drosophilidos en España (I). *Genét. Ibér.*: 16, 143-165.

Monclús, M. 1976. Distribución y Ecología de Drosophilidos en España.II. Especies de *Drosophila* de las Islas Canarias, con la descripción de una nueva. *Bol. R. Soc. española Hist. Nat. (Biol.)*: 74, 197-213.

Noor, M. 1997. Diurnal activity patterns of *D.subobscura* and *D.pseudoobscura* in sympatric populations. *Am. Midl. Nat.*: 140, 34-41.

Okada, T. 1989. A proposal for establishing tribes for the family Drosophilidae with keys to tribes and genera (Diptera). *Zool. Sci.*: 6, 391-399.

Ortiz, E. 1968. Drosophilidos de la Reserva de Doñana. *Bol. R. Soc. española Hist. Nat. (Biol.)*: 66, 11-16.

Pardo, L., Calvet, C. and Salicrú, M. 1992. Comparación de medidas de diversidad. *Historia Animalium*: 1, 3-13.

Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A. and Warren, M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*: 399, 579-583.

Parson P.A. and Stanley M.S. 1981. Domesticated and widespread species. *The Genetics and Biology of Drosophila*. 349-385 pp. Ashburner, M., Carson, H.L. and Thompson Jr., J.N. London, Academic

Parsons, P.A. 1977. Cosmopolitan, exotic and endemic *Drosophila*: their comparative evolutionary biology especially in Southern Australia. *Symp. Ecol. Soc. Aust.*:10, 62-75.

Parsons, P.A. 1979. Resistance of the sibling species *D.melanogaster* and *D.simulans* to high temperatures in relation to humidity: Evolutionary implications. *Evolution*: 33, 131-136.

Pascual, M. 1993 a. Distribució i Adaptació de *Drosophila subobscura* a Nord-Amèrica. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona.

Pascual, M., Ayala, F.J., Prevosti, A. and Serra, L. 1993. Colonization of North America by *Drosophila subobscura*. Ecological analysis of three communities of drosophilids in California. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*: 31, 216-226.

Pavan, C., Dobzhansky, Th. and Burla, H. 1950. Diurnal behavior of some neotropical species of *Drosophila*. *Ecology*: 31, 36-43.

Pesenko, Yu. A. 1982. Principles and methods of quantitative analyses in the faunistic investigations. Nauka. Moscow.

Pielou, E.C. 1984. Interpretation of Ecological Data. Wiley Ed. New York.

Pielou, E.C. 1975. Ecological Diversity. Wiley Ed. New York.

Pipkin, S.B. 1961. Taxonomic relationships within the *Drosophila victoria* species group, subgenus *Pholadoris* (Diptera: Drosophilidae). Proc. of Ent. Soc. Washington, USA: 63, 145-161.

Post, E. and Forchhammer, M.C. 2001. Pervasive influence of large-scale climate in the dynamics of a terrestrial vertebrate community. BMC Ecol.: 1, 5.

Pounds, J.A., Fogden, M.P.L. and Campbell, J. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. Nature: 398, 611-615.

Powell, J.R. 1997. Progress and prospects in Evolutionary Biology. Oxford University Press. N.Y.

Prevosti, A. 1974. La distancia genética entre poblaciones. Miscellanea Alcobé: 68, 109-118.

Prevosti, A., Ocaña, J. and Alonso, G. 1975. Distances between populations of *Drosophila subobscura*, based on chromosome arrangements frequencies. Theor. Appl. Genet.: 45, 231-241.

Prevosti, A., Serra, L., Aguadé, M., Ribó, G., Mestres, F., Balaña, J. and Monclús, M. 1989. Colonization and establishment of the paelartic species *D.subobscura* in North and South America. *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*. Springer Verlag. 114-129 pp.

Pyza, E. and Cymborowski, B. 2001. Circadian rhythms in behavior and in the visual system of the blow fly, *Calliphora vicina*. *J. of Insect Physiol.*: 47, 897-904.

Rocha Pité, M.T. 1977. Rythmes d'activité saisonnière des populations naturelles des Drosophilidae dans la région de Sintra-Colares (Portugal). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 463, Ecol. Génér.*: 38, 109-160.

Rocha-Pité, M.T. 1978. Rythmes d'activité journalière des populations naturelles des Drosophilidae dans la région de Sintra-Colares (Portugal). *Bolm. Soc. Port. Ciènc. Nat.*: 18, 69-90.

Rocha Pité, M.T. 1980. Strategies adaptatives et Biologie des populations de Drosophilides de quelques habitats typiques de Portugal. Thèse de Doctorat. Univ. de Paris VI.

Rocha Pité, M.T. and Da Costa Nicolau, M.H. 1978. Étude des rythmes d'activité des populations naturelles des Drosophilidae dans la région de Sintra-Colares (Portugal) par l'analyse factorielle de correspondances. *Arq. Mus. Boc. (2^a série)*: VI, 133-151.

Rocha Pité, M.T. and Tsacas, L. 1979. Nouvelles données sur la répartition des Drosophilides en France. *Rev. Fr. Ent.*: 1, 135-140.

Routledge, R.D. 1979. Diversity indices: which ones are admissible?. J. Theor. Biol.: 76, 503-515.

Saetre, G.P., Post, E. and Knal, M. 1999. Can environmental fluctuation prevent competitive exclusion in sympatric flycatchers?. Proc. R. Soc. Lond.: 266, 1247-1251.

Scopoli, J.A. 1763. Entomologia carniolica exhibens insecta carnioliae indigena et distributa in ordines, genera, species, varietatis methodo Linnaeana. 421 pp. Trattner. Vindobonae.

Semenov, Y., Ramousse, R. and Le-Berre, M. 2000. The effect of light and temperature on the rhythm of activity of the alpine marmot (*Marmota marmota*) in its natural environment. Canadian Journal of Zoology: 78, 1980-1986.

Serra, LL., Pegueroles, G. and Mestres, F. 1987. Capacity of dispersal of a colonizing species: *Drosophila subobscura*. Genetica: 73, 223-235.

Shorrocks, B. 1975. The distribution and abundance of woodland species of British *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). J. Anim. Ecol.: 44, 851-864.

Shorrocks, B. 1977. An ecological classification of European *Drosophila* species. Oecologia: 26, 335-345.

Shorrocks, B. 1982. The breeding sites of temperate woodland. In "Drosophila": 3, 385-428. Ashburner, M. and Carson, H.L. eds.

Siegel, S. 1980. Estadística no paramétrica. Biblioteca Técnica de Psicología 346

Ed. Trillas. México.

Smith, B. 1986. Evaluation of different similarity indices applied to data from the Rothamsted insect survey. Ph. D. Disertation. University of York.

Sobels, F.H., Vlijm, L. and Lever, J. 1954. The distribution of the genus *Drosophila* in the Netherlands. Arch. Nierl. Zool.: 10, 357-374.

Sokal, R.R. and Rohlf, F. J. 1995. Biometry. W.H. Freeman and Company. New York.

SPSS Version 10.0. 2000. SPSS Inc. Chicago, Illinois.

Stalker, H.D. 1976. Chromosome studies in wild population of *D.melanogaster*
Genetics: 82, 323-347.

Sturtevant, A.H. 1939. On the subdivision of the genus *Drosophila*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA: 3, 137-141.

Sturtevant, A.H. 1942. The classification of the genus *Drosophila*, with descriptions of nine new species. Univ. Texas Publ.: 4213, 6-51.

Sturtevant, A.H. 1921. The North American species of *Drosophila*. Carnegie Inst. Wash. Publ.: 301, 1-150.

Taylor, L.R. and Kalmus, H. 1954. Dawn and dusk flight of *Drosophila subobscura* Collin. Nature: 174, 221-222.

Taylor, L.R. 1978. Bates, Williams, Hutcheson – a variety of diversities. Diversity of insect faunas: 9th. Symposium of the Royal Entomological. 1-18. Blackwell. Oxford.

Toda, M.J. 1981. Daily activity of Drosophilid flies in the Arctic summer. Low Temp. Sci. (Ser. B, Biol. Sci.): 39, 41-44.

Toda, M.J. 1984. Seasonal activity and microdistribution of drosophilid flies in Misumai in Sapporo. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Serv. VI Zool.: 18, 532-550.

Tsacas, L. 1969. Étude sur *Drosophila picta* (Diptera: Drosophilidae). Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.): 5, 719-753.

Winne, C.T., Keck, M.B. and Stephen, F. 2000. Daily activity patterns in *Cnemidophorus inornatus* and *C.septemvittatus*: A programmed behavior? Am. Zool.: 40, 1264.

Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. Oecologia: 50, 296-302.

Wolda, H. 1983. Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. Oecologia: 58, 290-298.

Zaki, M.A. and Schmidt, V.M. 1972. On the systematical structure of the floras of the South Mediterranean countries. Methods and analysis of the structure of the 5 regional and 11 local floras. Vestnik Leningradskogo Gosudartvennogo Universiteta: 9, 57-69.

Zalewski, A. 2001. Seasonal and sexual variation in diet activity rhythms of pine marten *Martes martes* in the Bialowieza National Park (Poland). Acta Theriologica: 46, 295-304.