

Antoni Prevosti i Maria Monclús: dos naturalistes vocacionals

*Forse perché della fatal quiete
tu sei l'imgo a me si cara vieni, o sera!*

UGO FOSCOLO

*Dolç àngel de la Mort, si has de venir, més val
que vinguis ara.
Ara no temo gens el teu bes glacial,
i hi ha una veu que em crida en la tenebra clara
de més enllà del gual.*

MÀRIUS TORRES

En aquest article he pretès resumir la vocació naturalista d'Antoni Prevosti i Maria Monclús, comentant alguns dels seus treballs més rellevants en els camps de la genètica de poblacions naturals i de la sistemàtica de drosòfílids, abastant tot un ventall que va des de la gran influència que van tenir els treballs de Theodosius Gregorovich Dobzhansky en les línies de recerca d'Antoni Prevosti, fins a la descripció de noves espècies del grup de l'*obscura* per Maria Monclús.

Un dels principis bàsics del darwinisme és l'existència d'una enorme variabilitat genètica en les poblacions naturals; l'altre és el mecanisme de la selecció natural. La vocació naturalista del professor Antoni Prevosti i Pelegrín va fer que s'entusiasmes de seguida amb els treballs de genètica que Theodosius G. Dobzhansky (1900-1975) duia a terme aleshores en poblacions naturals de *Drosophila* de Sierra Nevada (Califòrnia). Dobzhansky, un naturalista ucraïnès interessat en els polimorfismes naturals dels èlitres de les marietes (*Coccinellidae*), va esdevenir un genetista de *Drosophila* al laboratori de Yuri Philipchenko (1882-1930), un entomòleg rus que havia instal·lat un laboratori de genètica a Leningrad (Sant Petersburg). Dobzhansky va treballar amb Philipchenko des del 1924, però el 1927 va deixar Rússia per anar al laboratori de Thomas Hunt Morgan (1866-1945) a la Universitat de Columbia (Nova York), com a becari (*Rockefeller fellow*). Poc després, tot l'equip es traslladà al California Institute of Technology a Pasadena, i és allà on

Dobzhansky va dur a terme els treballs que van entusiasmar Prevosti. Aquests treballs se centraren en l'estudi del polimorfisme cromosòmic per inversions (observades en els cromosomes politènics) de poblacions naturals de *Drosophila*.

Els cromosomes politènics són marcadors genètics molt útils i, juntament amb els mutants morfològics que s'anaven descobrint en les soques de *Drosophila melanogaster*, han constituït un dels motius de l'èxit d'aquestes mosques com a animals d'experimentació en genètica i evolució durant la primera meitat del segle xx. A mesura que la larva va creixent, les glàndules salivals mantenen el mateix nombre de cèl·lules però és necessari que es produeixi més producte genètic; a causa d'això, les cèl·lules es fan molt més grans i els cromosomes es divideixen moltes vegades, però les cromàtides no se separen i queden unides longitudinalment les unes amb les altres. Com a resultat s'obtenen uns cromosomes gegants, anomenats politènics ('amb moltes fibres'), els quals es poden visualitzar fàcilment al microscopi òptic. Aquests cromosomes presenten un model de bandes fosques i clares, semblant a un codi de barres, el qual és únic per a cada cromosoma (figura 1). Això vol dir que, si s'observa un fragment de cromosoma politènic, es pot

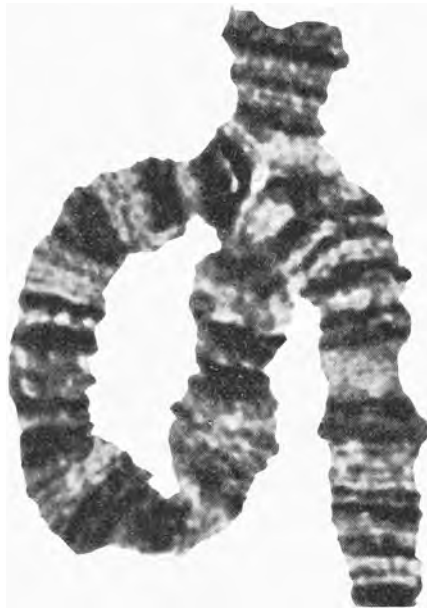


FIGURA 1. Els cromosomes gegants (politènics) de les glàndules salivals de les larves de *Drosophila* es poden observar fàcilment al microscopi òptic. Presenten un model de bandes fosques i clares, semblant a un codi de barres, el qual és únic per a cada cromosoma. En la figura es pot observar clarament la inversió anomenada O_{23} , ja que el nucli politènic correspon al d'una larva de cariotip $O_{3+4+23+6}/O_{3+4+6}$.

esbrinar de quina part i de quin cromosoma es tracta. També es poden identificar grans delecions i altres anomalies estructurals dels cromosomes, com les inversions. Actualment, mitjançant les tècniques d'hibridació *in situ* es pot localitzar la posició d'un gen concret en aquests cromosomes politènics.

Dobzhansky inicià un projecte d'estudi a llarg termini del polimorfisme cromosòmic per inversions (variabilitat i freqüència de les diferents inversions) de l'espècie *Drosophila pseudoobscura*, un representant nord-americà de les espècies del grup de l'*obscura*. Aquesta espècie nord-americana només presenta polimorfisme per inversions en el tercer cromosoma, i totes són paracèntriques (no inclouen el centròmer). Dobzhansky va demostrar que les variacions estacionals i geogràfiques que s'observaven en les freqüències de les esmentades inversions eren degudes a la selecció natural, la qual cosa va confirmar també en experiments de laboratori. En el cas de les poblacions naturals, cal destacar les seves publicacions dels anys 1943 i 1948. Per dur a terme els experiments de laboratori, va emprar unes «caixes de poblacions» dissenyades per L'Héritier i Teissier (1933) (figura 2) i va publicar un dels resultats més importants sobre aquest tema l'any 1948.

L'any 1823 Fallén va descriure una espècie de *Drosophila* de Suècia que va anomenar *Drosophila obscura* Fallén i, més tard, l'any 1921, Sturtevant va detectar l'existència d'una espècie de *Drosophila* a la costa del Pacífic dels Estats Units que va considerar idèntica a l'espècie europea *Drosophila obscura*. L'any 1929, Lancefield va publicar un article en el qual demostrava que els representants nord-americans de la suposada espècie *D. obscura* es podien agrupar en dues «races o espècies fisiològiques», que va anomenar «raça A» i «raça B». Els encreuaments entre aquestes dues races produïen descendents constituïts per femelles híbrides fèrtils i mascles híbrids estèrils. A més a més, les dues races es podien distingir per les configuracions dels cromosomes dels mascles: el cromosoma Y de la raça A tenia forma de J i el de la raça B, forma de V. Malgrat això, la morfologia externa de les dues races era idèntica.

El mateix any 1929, Frolova i Astaurov (1929) observaren que unes soques de *Drosophila obscura* procedents de femelles capturades a les rodalies de Moscou eren clarament diferents d'una soca nord-americana pretesament considerada de la mateixa espècie, tal com ho demostrava el complement cromosòmic, els *genitalia* dels mascles, el color i la grandària del cos i el comportament en els cultius. A més a més, els encreuaments entre els representants de la soca europea i de la soca nord-americana no produïen descendents. Era evident, doncs, que les races nord-americanes eren una espècie diferent de l'europea; aquesta espècie es va anomenar *Drosophila pseudoobscura* Frolova, la qual corresponia a la «raça A» descrita per Lancefield. La «raça B» s'anomenà *Drosophila persimilis* Dobzhansky and Epling.

En aquells moments, la sistemàtica de les espècies europees del grup de l'*obscura* era un desgavell. Les soques que Frolova i Astaurov tenien al seu laboratori de

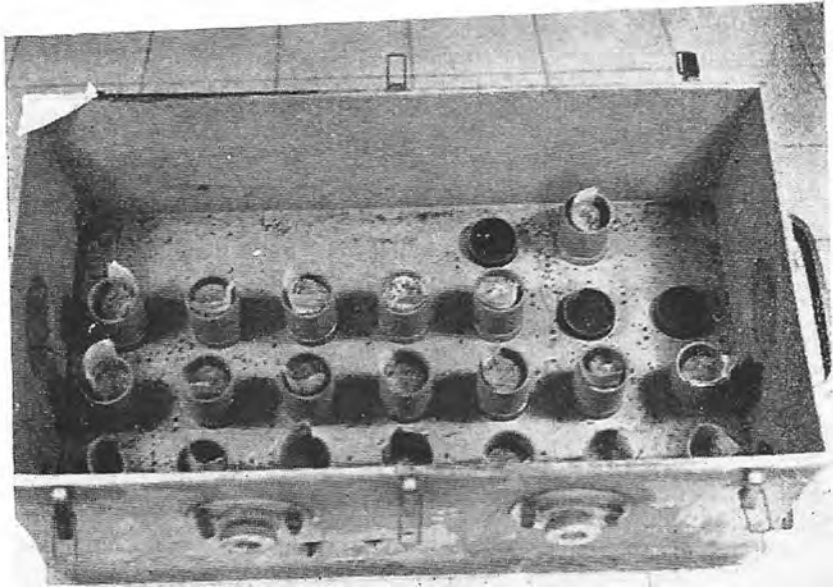
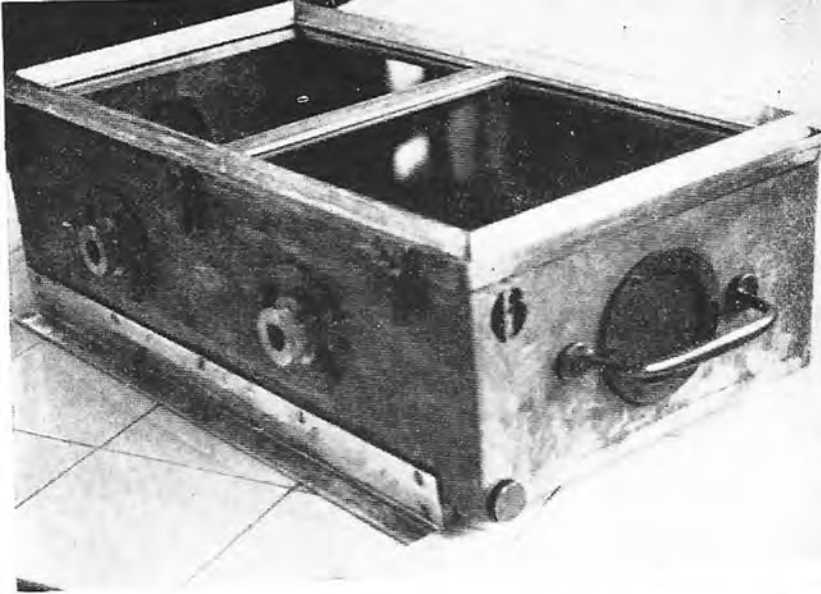


FIGURA 2. Caixes de poblacions per a *Drosophila*. Mitjançant unes obertures laterals (vegeu la imatge superior) es poden extreure mostres de la caixa periòdicament. A la base (vegeu la imatge inferior, en la qual es mostra una caixa oberta), hi ha unes obertures per on es poden col·locar nous flascons de medi de cultiu i extreure'n els vells i exhaurits (de L'Héretier i G. Teissier, 1933).

Moscou incloïen com a mínim dues espècies diferents entre si —*D. obscura* i alguna altra— i també diferents de l'espècie nord-americana (*D. pseudoobscura*); J. E. Collin va descriure l'espècie *D. subobscura* Collin a partir de soques angleses, la qual diferia clarament de l'espècie *D. obscura* Fallén per la morfologia de les pintes tarsals dels mascles (les de *D. subobscura* eren més grans i paral·leles a l'eix longitudinal del tars) i per tenir un color marró fosc uniforme, sense bandes, al tòrax d'ambdós sexes.

És dintre d'aquest estat de la qüestió respecte a la problemàtica de les espècies europees del grup de l'*obscura* i dels resultats espectaculars obtinguts per Dobzhansky amb les espècies nord-americanes on hem de situar el començament de l'activitat investigadora de Prevosti pel que fa referència a l'estudi dels polimorfismes cromosòmics per inversions. En aquesta època, a Europa hi ha un gran interès per dur a terme estudis de genètica de poblacions naturals en relació amb el polimorfisme cromosòmic per inversions en les espècies europees del grup de l'*obscura*; es pretén comprovar si els resultats obtinguts per Dobzhansky i col·laboradors amb les espècies nord-americanes d'aquest grup es poden generalitzar i ampliar. A més a més, a Europa, hi ha una espècie del grup que té un polimorfisme cromosòmic per inversions molt més ric que el de *D. pseudoobscura*; es tracta, evidentment, de *Drosophila subobscura*, que, a més a més, és una de les espècies més freqüents del grup a les poblacions naturals d'aquesta zona de la regió paleàrtica. Els objectius principals d'aquestes investigacions se centraven en: 1) obtenir un mapa, el més acurat possible, per situar els punts de trencament de les inversions en els cromosomes politènics de *Drosophila subobscura* i d'altres espècies paleàrtiques del mateix grup; 2) estudis *qualitatius* referents a la variabilitat d'inversions existents en isolínies (descendències de femelles fecundades capturades a la natura i col·locades en flascons individuals) procedents de diferents localitats geogràfiques d'arreu d'Europa; 3) estudis *quantitatius* referents a les freqüències d'inversions de *Drosophila subobscura* en diferents localitats arreu de la regió paleàrtica i, en els casos en què això fos possible, l'aïllament en homozigosi de diferents inversions mitjançant la tècnica dels encreuaments consanguinis; 4) experiments de competència entre soques amb diferents ordenaments cromosòmics (diferents conjunts d'inversions), fets en caixes de poblacions de *Drosophila*; a més a més, comparar els resultats obtinguts quan les soques que competeixen contenen inversions naturals i quan contenen inversions induïdes per les radiacions; 5) estudis d'hibridació entre diferents espècies del grup, i 6) cartografia de diferents marcadors genètics, determinant la seva localització en els cromosomes politènics. A la figura 3 es mostren els cromosomes politènics de *Drosophila subobscura*.

Poc després de doctorar-se (l'any 1948), Prevosti feu una estada de tres mesos a Roma, amb el professor Corrado Gini (1884-1965), per ampliar els seus coneixements d'estadística, i durant l'estiu de 1949 feu una altra estada a l'Istituto Italiano

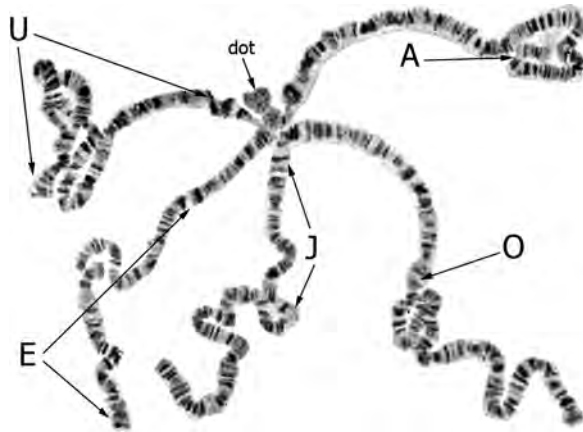


FIGURA 3. *Drosophila subobscura* té sis parells de cromosomes mitòtics, cinc parells en forma de bastó i un parell de cromosomes puntiformes molt petits (*dot*). Fèlix Mainx va identificar els cinc cromosomes grans en forma de bastó segons les vocals germàniques A, E, J, O i U. El cromosoma A és el cromosoma sexual. A la figura s'assenyalen amb fletxes algunes característiques morfològiques bàsiques dels cromosomes grans que permeten de reconèixer-los quan s'observen al microscopi.

di Idrobiologia de Pallanza (Itàlia), en el qual, sota la direcció del professor Adriano Buzzati-Traverso, va aprendre les tècniques de cultiu de *Drosophila*, alguns aspectes bàsics de la taxonomia del gènere i, sobretot, les tècniques d'extracció i tinció dels cromosomes politènics de les glàndules salivals de les larves, les quals resultaren decisives en els estudis de genètica evolutiva que duria a terme posteriorment.

En aquest Istituto Italiano di Idrobiologia de Pallanza, Prevosti inicià un estudi dels cromosomes politènics de les glàndules salivals de quatre espècies paleàrtiques de *Drosophila* pertanyents al grup de l'*obscura* (Prevosti, 1950). El material necessari l'hi va facilitar el director de la secció de genètica de l'esmentat institut —Adriano Buzzati-Traverso—, qui el 1941 havia descrit el cariotip de cinc espècies del mateix grup (Buzzati-Traverso, 1941), la sistemàtica de les quals havia completat el 1940 Francesco Pio Pomini basant-se en la morfologia externa: *D. obscura* (Fallén, 1949), *D. ambigua* (Pomini, 1940), *D. tristis* (Fallén, 1823), *D. bifasciata* (Pomini, 1940) i *D. subobscura* (Collin, 1936). En aquella època ja es coneixien també els cromosomes politènics de *D. subobscura* i G. Frizzi ja havia dibuixat un mapa molt provisional i encara inèdit d'aquests cromosomes gegants (Frizzi, 1950).

Una de les característiques interessants observades per Prevosti en els nuclis politènics de *D. subobscura* és l'absència d'un cromocentre ben diferenciat. Una altra característica de *D. subobscura*, la qual va resultar clau per als treballs posteriors que va dur a terme en aquesta espècie, és la gran freqüència d'inversions que

presenta, la qual cosa induïa a pensar en un estat d'heterozigosi permanent i general en els espècimens de *Drosophila subobscura*. En el treball del 1950, el qual he esmentat anteriorment, Prevosti fa un estudi comparatiu dels cromosomes politèncics de les glàndules salivals de les espècies *D. obscura*, *D. tristis*, *D. bifasciata* i *D. ambigua*, comprovant que tenen un cromocentre gran i ben desenvolupat; només *D. obscura* es distingeix per tenir tres cromosomes metacèntrics (en forma de V) i dos amb un únic braç, en lloc de quatre metacèntrics en forma de V, com succeeix en les altres tres espècies. En aquestes quatre espècies pràcticament no va detectar cap inversió cromosòmica, per la qual cosa es pot descartar la possibilitat d'una heterozigosi permanent com en el cas de *D. subobscura*.

Després del seu treball publicat el 1950, Prevosti es dedicà a ampliar els coneixements de la base genètica d'alguns caràcters morfològics de *Drosophila subobscura* (Prevosti, 1951). Concretament, analitzà la freqüència dels caràcters *vti* i *vli* d'una població de Barcelona; *vti* fa referència a venes transversals incompletes i *vli* a venes longitudinals interrompudes (vegeu la figura 4). L'expressivitat del caràcter *vti* és molt variable. Quan és màxima, consisteix en l'absència completa de les dues venes transversals en ambdues ales. Però la situació més freqüent en les soques analitzades era que només manqués, o fos incompleta, la vena transversal posterior. El caràcter *vli* té també una expressivitat molt variable. Consisteix en interrupcions de les venes longitudinals. El més freqüent és que la segona vena longitudinal no arribi fins a la costal.

Les femelles de *Drosophila subobscura* que es capturen a la natura solen estar fecundades, per la qual cosa aïllant-les individualment en flascons de cultiu es pot obtenir la descendència corresponent (F_1). Prevosti analitzà tant les femelles capturades a la natura com els individus de la F_1 , buscant possibles mutants; després va

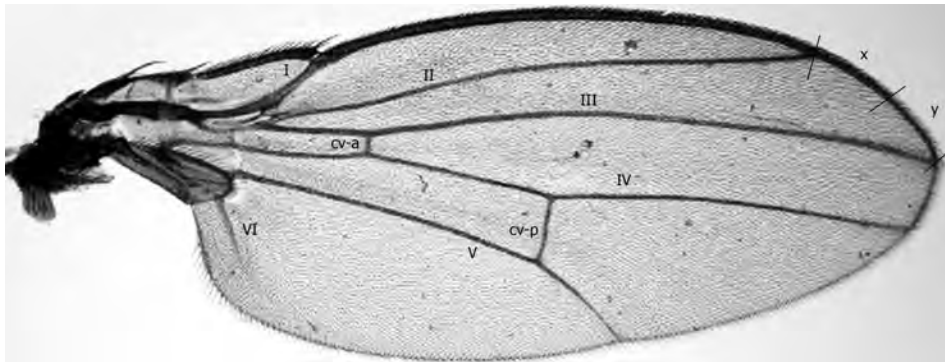


FIGURA 4. Ala d'un mascle de *Drosophila subobscura*. I-VI: venes longitudinals; *cv-a*: vena transversal anterior; *cv-p*: vena transversal posterior. L'índex de les quetes costals es determina mitjançant l'expressió $\frac{x}{x+y}$.

aïllar parelles de germans de la F_1 (cada parella en un flascó individual) per poder expressar fenotípicament les mutacions recessives a la F_2 . Va analitzar 21 parelles de la descendència de cada femella de la natura; d'aquesta manera, la probabilitat d'observar a la F_2 possibles mutacions recessives existents a la soca era superior al 99,73 %. Els mutants detectats a la F_2 els encreuà entre si per confirmar l'origen genètic de l'anomalia. La freqüència elevada dels caràcters *vti* i *vli* observada per Prevosti en aquesta població de Barcelona era deguda, en part, a l'elevada temperatura a la qual es van mantenir els cultius de la F_2 (de fet, l'expressió d'aquests caràcters depèn de la temperatura). No va poder decidir si ambdós caràcters estaven determinats per un gen principal amb factors modificadors que afecten la seva penetrància i expressivitat, o bé per un genotip polímer constituït per un conjunt de gens més o menys equivalents.

L'any següent (Prevosti, 1952) publicà un altre treball en el qual analitzà la descendència de 67 femelles de *Drosophila subobscura* capturades també a Barcelona. Va detectar més anomalies genètiques a la F_2 , agrupant-les en: *a*) caràcters monòmers recessius amb penetrància completa, com per exemple el caràcter *oo* (*ojos oscuros*), *pp* (*ojos poppy*: color escarlata brillant), *ma* (*maroon*), *ae* (*alas extendidas*) o també *ve* (*veinlet*: cap vena longitudinal arriba al contorn de l'ala); *b*) recessius amb penetrància inferior al 100 %, com per exemple *ey* (*eyeless*, sense ulls), que té una expressivitat molt variable; *c*) recessius semiletals o que condicionen formes estèrils, i *d*) caràcters polímers, molts dels quals els trobava amb una freqüència força elevada i presentaven una gradació de genotips amb una manifestació que depenia de l'ambient.

L'any 1951, Antoni Prevosti i Maria Monclús publiquen encara un article relacionat amb l'especialitat en la qual els dos van començar —l'antropologia física— titulat «Restos humanos procedentes de una necrópolis judaica de Montjuich (Barcelona)», el qual formava part d'una col·lecció d'articles publicats en els treballs de l'Instituto Bernardino de Sahagún de Antropología y Etnología, el volum XII de l'any 1951. És curiós que, en el cas de l'article d'Antoni Prevosti i Maria Monclús, els autors consten com Prevosti («María y Antonio»). És un article extens de 86 pàgines amb cinc figures i sis làmines. En el mateix volum hi ha també un article del doctor Josep Pons («Cráneos de época romana procedentes de la necrópolis de Son Taxequet (Mallorca)»), un article dels doctors Santiago Alcobé i Antoni Prevosti («Análisis alométrico de algunas relaciones bidimensionales del crecimiento diferencial en el hombre») i un article del doctor Miquel Fusté («Modificaciones del color del iris y del cabello con la edad en españoles»).

Però dos anys més tard, Maria Monclús —la qual s'havia llicenciat en ciències l'any 1944 i en aquells moments era ajudant d'investigació de l'Instituto Bernardino de Sahagún, del CSIC— ja publica sola un article a la revista *Genética Ibérica* (Monclús, 1953) dedicat exclusivament a una espècie de *Drosophila*, *Drosophila sub-*

obscura. Podríem afirmar que en aquests moments ja tenim el punt d'inflexió del canvi d'especialitat en Maria Monclús, que la portarà a ser una de les millors especialistes europees en la sistemàtica de drosòfilids. En la introducció d'aquest article, esmenta l'existència de dos subgrups ben diferenciats dintre de l'anomenat grup de l'*obscura*, els quals ja van ser establerts per Sturtevant, i un dels caràcters emprats per fer aquesta distinció és la presència d'una pinta tarsal *distal* (vegeu la figura 5) amb moltes dents (formes del subgrup de l'*obscura*) o amb una sola dent (formes del subgrup de l'*affinis*). A més a més, el nombre de dents de cadascuna de les pintes tarsals pot ser útil, en alguns casos, per caracteritzar les espècies; per exemple, *Drosophila helvetica* es distingeix de totes les altres espècies europees del grup de l'*obscura* pel reduït nombre de dents que té a cadascuna de les dues pintes tarsals, i Collin, en la descripció que fa de *Drosophila subobscura*, la caracteritza per les seves

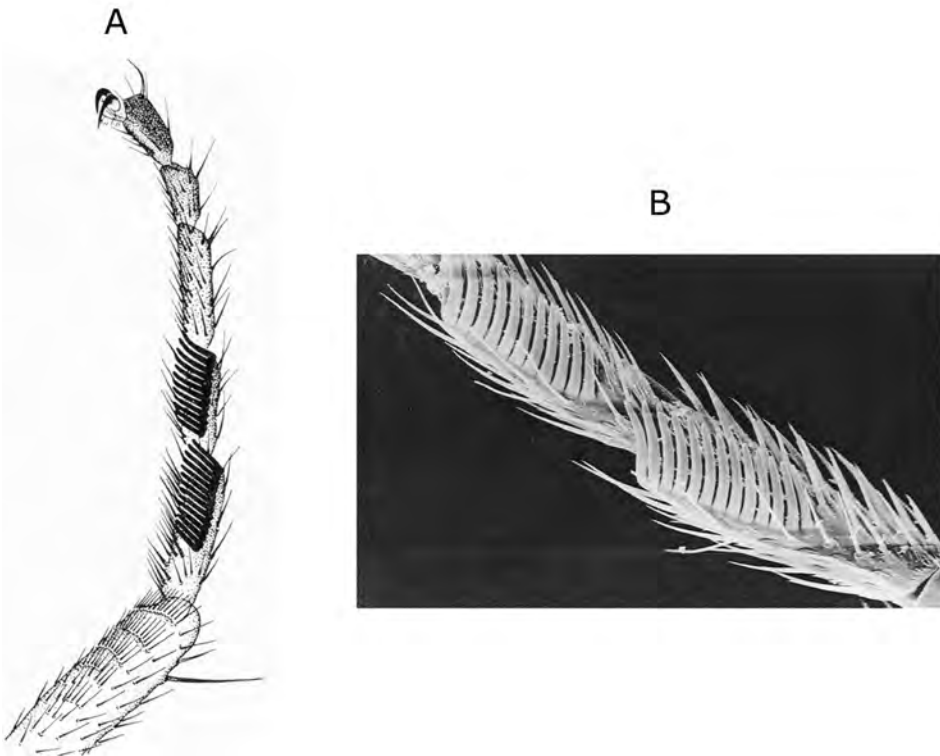


FIGURA 5. Pintes tarsals de *Drosophila subobscura*: una característica dels mascles de les espècies del grup de l'*obscura* és posseir una pinta sexual en cadascun dels dos primers artells tarsals de les potes anteriors (A). Aquest caràcter té importància sistemàtica dintre del grup. A B, la pinta del primer artell tarsal (proximal) té 13 dents i la del segon (distal) en té 11.

llargues pintes tarsals. En els casos de les espècies sinmòrfiques (o espècies bessones), com és el cas de les espècies nord-americanes *Drosophila pseudoobscura* i *Drosophila persimilis*, malgrat que no hi solen haver caràcters morfològics que permetin fer un diagnòstic individual, incloses les pintes tarsals, és possible una distinció estadística de les poblacions d'ambdues espècies utilitzant, entre altres característiques, les pintes tarsals dels mascles i comparant les mitjanes del caràcter (Mather i Dobzhansky, 1939). Dintre del grup de l'*obscura*, doncs, es detecten diferències quant a la morfologia de les pintes tarsals dels mascles a diferents nivells d'especiació. En aquest treball, Maria Monclús es planteja conèixer què succeeix a un nivell encara més baix, és a dir, al nivell de la diferenciació intraespecífica, i ho fa analitzant la variabilitat geogràfica d'aquest caràcter en diferents poblacions naturals de *Drosophila subobscura*. Dels resultats obtinguts, dedueix que existeix una clara diferenciació entre les poblacions estudiades respecte al nombre de dents de les pintes sexuals dels mascles, sobretot pel que fa referència a la pinta del primer artell. És difícil admetre una influència selectiva directa de l'ambient geogràfic sobre el nombre de dents de les pintes tarsals, però pot haver-hi una acció indirecta mitjançant algun factor fisiològic que actua en el seu desenvolupament, diu Maria Monclús.

Aquest mateix any, Prevosti (1953) detecta la introducció de dues espècies de *Drosophila* a Europa, la qual cosa demostra el seu interès per la sistemàtica, distribució i ecologia dels drosòfílids, a part dels seus treballs centrats en els polimorfismes cromosòmics per inversions i en l'estudi dels caràcters quantitius. En aquesta publicació, Prevosti descriu la detecció de dues espècies —*Drosophila ananassae* Doleschall i *Drosophila mercatorum* Patt. and Wheel.— en hàbitats domèstics de Barcelona. L'espècie cosmopolita *Drosophila ananassae* ja havia estat detectada a l'est de la regió paleàrtica, però no hi havia constància de la seva presència a Europa. *Drosophila mercatorum* semblava que era una espècie que estava esdevenint cosmopolita, ja que havia estat detectada a les regions neàrtica, neotropical i australiana. A Barcelona era força freqüent en els hàbitats domèstics. El seu cariotip corresponia al de *Drosophila mercatorum mercatorum* i no hi havia cap mena d'aïllament reproductor entre *D. m. mercatorum* i *D. m. pararepleta*.

Prevosti també s'interessà per l'anàlisi de la vessant genètica i evolutiva d'altres caràcters quantitius, com per exemple la variació geogràfica d'algunes mides de l'ala de *Drosophila subobscura* (Prevosti, 1954). Les diferències entre poblacions d'una mateixa espècie procedents de diferents àrees geogràfiques poden donar lloc a una variabilitat discontinua i atzarosa, relacionada amb l'aïllament geogràfic; en altres casos s'observa una gradació contínua d'un o diversos caràcters en una determinada direcció, però sense que això depengui d'un fenomen adaptatiu, sinó com a conseqüència de la dinàmica de les poblacions, que en el cas més senzill s'explica per l'expansió d'una forma des d'un centre d'origen determinat. Tanmateix, són força freqüents el casos, especialment en caràcters quantitius morfolò-

gics i fisiològics, en els quals es troba una estreta correlació entre la variabilitat geogràfica i la gradació climàtica, per ser aquella una conseqüència de l'adaptació a les diferents condicions ambientals. En aquest estudi publicat l'any 1954, Prevosti estudia, entre altres caràcters, la variació geogràfica de la longitud, de l'amplada i de l'índex ($\frac{\text{amplada} \times 100}{\text{longitud}}$) de l'ala a *Drosophila subobscura*. El nombre de dents de les pintes tarsals, del *clasper* i de les quetes en el contorn de la placa vaginal els estudia pel seu interès sistemàtic, ja que són uns dels caràcters més importants que permeten diferenciar les espècies del grup de l'*obscura*. En el cas de les mides de l'ala, sembla que la temperatura pot ser el factor ambiental que les determina, ja que la grandària de les mosques és major com més baixa és l'isoterma d'agost de la localitat a la qual pertany la població analitzada. Són molts els animals que presenten un gradient nord-sud de la disminució de la grandària del cos; en els homeoterms sembla constituir la regla general, però en els poiquiloterms no es pot generalitzar i la seva interpretació adaptativa és més problemàtica.

Durant el curs 1953-1954, Prevosti va fer una estada a l'Institute of Animal Genetics de la Universitat d'Edimburg. El seu objectiu era conèixer els sistemes genètics que controlen alguns caràcters quantitius —caràcters d'herència complexa, molt influïts per l'ambient—, com la grandària del cos, l'alçada o el pes. En aquest institut va col·laborar amb F. W. Robertson i E. Reeve, els quals investigaven els efectes de la selecció artificial en la longitud del tòrax i de l'ala de *Drosophila melanogaster*. Els resultats obtinguts per Prevosti en alguns d'aquests caràcters a *Drosophila subobscura*, com ja he esmentat abans, suggerien que aquests caràcters tenien possiblement un significat ecològic i evolutiu. Ja com a investigador reconegut internacionalment, va ser convidat per la Long Island Biological Association i presentà un dels seus treballs més rellevants d'aquesta línia de recerca en genètica quantitativa en els Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology (Prevosti, 1955a). D'aquest treball es deduïa que la variació geogràfica d'alguns caràcters quantitius a *Drosophila subobscura* tenia una base genètica, que aquesta variació era gradual i que podia estar relacionada amb les condicions ambientals.

Stalker i Carson (1949) observaren l'existència d'una variació estacional de les dimensions de l'ala de l'espècie *Drosophila robusta*, que semblava ser adaptativa, però no van detectar una variació equivalent de les freqüències dels ordenaments cromosòmics al llarg del cicle anual. Prevosti (1955b) analitzà la variació estacional de les dimensions de l'ala en una població natural de Dalkeith (Escòcia): des d'octubre de 1953 fins a setembre de 1954 va capturar vuit mostres de *Drosophila subobscura* al mateix lloc; totes les mostres contenien almenys deu femelles fecundades a la natura. Va recollir els ous postos per aquestes femelles, col·locant-ne setanta en cada flascó i va mantenir deu flascons per població, mesurant deu mascles i deu femelles de cada flascó. Va observar l'existència d'una clara variació esta-

cional: durant l'hivern, des d'octubre fins a març, aproximadament, no es detectaven canvis i la grandària de les mosques era la màxima de tot el cicle estacional; a final d'abril, o en algun moment entre març i abril, començava una clara disminució de la grandària que durava fins a juliol; l'agost i el setembre, la grandària tornava a augmentar. D'aquest cicle cal destacar que la variació estacional és paral·lela a la variació geogràfica, ja que en ambdós casos hi ha una correlació negativa entre la grandària de les mosques i la temperatura.

L'any 1957 Prevosti publica un treball en el qual investiga la viabilitat dels descendents dels encreuaments entre poblacions de *Drosophila subobscura* de procedència geogràfica diferent (Prevosti, 1957). En aquella època alguns treballs d'altres autors suggerien que en les poblacions naturals de les espècies amb reproducció sexual s'establí un complex genotípic equilibrat, susceptible de desintegració per encreuament i recombinació a la segona generació filial dels encreuaments entre individus de diferent procedència geogràfica. *Drosophila subobscura* constituïa un bon material per entendre el mecanisme genètic que determina la diferenciació geogràfica entre poblacions: s'havia comprovat que les poblacions d'aquesta espècie estaven clarament diferenciades genèticament, com ho demostraven, per exemple, els resultats obtinguts per Prevosti que he esmentat abans referents a les clines de les dimensions de l'ala, caràcter que és una expressió de la grandària general del cos. Prevosti va utilitzar quatre soques de *D. subobscura* obtingudes a quatre localitats diferents (Barcelona, Dalkeith [Escòcia], Küsnacht [Suïssa] i la Pobla de Lillet [província de Barcelona]). La soca de Küsnacht era la coneguda soca de laboratori homozigòtica pels ordenaments estàndard de cada cromosoma, obtinguda d'una població natural capturada en aquesta localitat suïssa. Amb aquestes quatre soques va realitzar els sis encreuaments possibles entre si, i en cada cas també va fer els encreuaments recíprocs; en total, doncs, dotze tipus d'encreuaments. En general, els híbrids de la F_1 entre poblacions no presentaven heterosi. Això demostrava que les noves combinacions heterocariotípiques formades en els descendents dels dotze encreuaments no eren millors que les combinacions heterocariotípiques paternes. Això sí, a la F_2 es manifestava clarament la integració (coadaptació, emprant el terme utilitzat per Dobzhansky) dels factors del mateix genoma. Les interaccions entre els gens no allelomorfs que resulten si existeix l'esmentada integració es trenquen a la F_2 dels encreuaments entre poblacions diferenciades.

Mentrestant, Maria Monclús continua el seu treball referent a la sistemàtica, distribució i ecologia dels drosòfílids, que combina amb la col·laboració en alguns treballs de Prevosti i col·laboradors (sempre en l'aspecte de les captures de camp i la classificació dels espècimens recollits). L'objectiu té, també, un rerefons genètic i evolutiu: els drosòfílids són dípters estesos per tot el planeta, amb algunes espècies cosmopolites i d'altres pròpies d'indrets molt concrets. La facilitat amb la qual po-

den ser capturats i mantinguts en cultiu, la velocitat amb la qual es multipliquen (de deu a trenta dies, un cicle complet, segons les espècies i la temperatura), la manipulació senzilla, etc., els converteix en el material ideal per treballar al laboratori. A més a més, tenen pocs cromosomes, els quals a les glàndules salivals de les larves, tal com ja he esmentat, esdevenen gegants (politènics), fàcils d'observar. Totes aquestes característiques els feien, aleshores, un material idoni per dur a terme estudis genètics i evolutius. L'any 1964 publica un treball molt exhaustiu referent a la distribució i ecologia dels drosòfílids a Catalunya (Monclús, 1964): hi dóna unes orientacions per a la recollecció i cultiu de *Drosophila* i les dades de les captures distribuïdes en zones: costera, interior, prepirinenca, pirinenca, boscos, jardins i hàbitats humanitzats. Les espècies detectades van ser: *D. busckii* Cocq., *D. camera-ria* Hal., *D. melanogaster* Meig., *D. simulans* Sturt., *D. ananassae* Doleschall, *D. subobscura* Coll., *D. obscura* Fall., *D. ambigua* Pom., *D. tristis* Fall., *D. bifasciata* Pom., *D. helvetica* Burla, *D. transversa* Fall., *D. phalerata* Meig., *D. kuntzei* Duda, *D. testacea* v. Ros., *D. histrio* Meig., *D. funebris* Fabr., *D. repleta* Woll., *D. hydei* Sturt., *D. buzzatii* Patt. and Wheel., *D. mercatorum* Patt. and Wheel., *D. immigrans* Sturt., *D. guyenoti* Burla, *D. nitens* Buzz. i *D. confusa* Staeg.; en total, vint-i-cinc espècies. Una característica important del treball és que Maria Monclús dóna una clau per classificar aquestes espècies que ha estat molt útil per als genetistes que en aquella època ens dedicàvem a l'anàlisi evolutiva de poblacions naturals de *Drosophila*.

Sense la selecció natural no es podria entendre l'evolució biològica. L'evolució per selecció natural es pot comparar amb un procés d'adquisició de característiques adaptatives, de complexitat i de diversificació biològica mitjançant provatures (Serra i Prevosti, 2000). Malgrat que l'exposició teòrica de l'evolució per selecció natural és clara i força senzilla, l'estudi d'aquest mecanisme a la natura presenta dificultats considerables. Un primer exemple d'aquest fet el tenim en el treball publicat per Prevosti on compara el polimorfisme cromosòmic per inversions de set poblacions mediterrànies amb el d'una població de referència d'Edimburg (Prevosti, 1966). Les set poblacions mediterrànies estan distribuïdes en un gradient nord-sud i situades en el mateix meridià que la població escocesa de referència; en aquestes poblacions mediterrànies alguns ordenaments cromosòmics presentaven clines latitudinals (alguns ordenaments eren més freqüents al nord i la seva freqüència anava disminuint cap al sud, i amb altres ordenaments succeïa al revés). Els Pirineus actuaven com una barrera ecològica molt important: la diversitat d'ordenaments cromosòmics variava molt a un costat i a l'altre d'aquesta serralada. Aquest resultat i l'existència de les clines latitudinals suggerien un possible valor adaptatiu del polimorfisme cromosòmic per inversions de *Drosophila subobscura*.

Un segon exemple el trobem al treball dut a terme per Prevosti i Monclús que formava part d'un estudi més ampli de la relació entre la longitud de l'ala i els components principals de l'aptitud a *Drosophila subobscura*. Estudiaren la relació

entre la velocitat d'aparellament i la longitud de l'ala, descobrint que els individus d'ales més llargues s'aparellaven més ràpidament que els altres, malgrat que tenien un coeficient de variabilitat menor per aquest caràcter. L'edat dels individus no tenia un efecte significatiu en la relació entre la longitud de l'ala i la velocitat d'aparellament (Monclús i Prevosti, 1971).

Aquest mateix any 1971, Prevosti publica dades referents al polimorfisme cromosòmic per inversions de poblacions naturals de *Drosophila subobscura* de les illes Canàries i Madeira (Prevosti, 1971a i 1971b). A les illes Canàries analitza el polimorfisme cromosòmic de vuit poblacions: els cromosomes A, J i O eren monomòrfics (no tenien inversions diferents) en la majoria de les poblacions analitzades (les seves ordenacions eren A₂, J₁ i O₃₊₄, respectivament). El cromosoma U presentava dues ordenacions en totes les poblacions (U₁₊₂ i U₁₊₂₊₈). El cromosoma E era l'únic que tenia diversos ordenaments diferents. Les dues poblacions de Madeira analitzades tenien un polimorfisme molt semblant al de les illes Canàries. Això exclouia que les peculiaritats d'aquest polimorfisme es poguessin explicar per l'acció d'un efecte fundador, el qual, en cas que s'hagués produït, hauria determinat una diferenciació més gran entre els polimorfismes de Canàries i Madeira.

Amb l'acumulació progressiva de dades referents al polimorfisme cromosòmic de *Drosophila subobscura*, i utilitzant també les dades obtingudes per altres investigadors, Prevosti, juntament amb dos col·laboradors de l'actual Departament d'Estadística de la Universitat de Barcelona (Prevosti *et al.*, 1975), decideix mesurar les distàncies genètiques entre poblacions basades en les diferències de les freqüències dels ordenaments cromosòmics; per dur a terme aquest estudi, utilitzen les dades de seixanta-cinc poblacions. Les distàncies genètiques les calculaven mitjançant la fórmula:

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

on r és el nombre de cromosomes (en el cas de *Drosophila subobscura*, 5), p_{1jk} és la freqüència de l'ordenament k en el cromosoma j a la primera població i p_{2jk} el valor corresponent a la segona població. La conclusió principal que es podia extreure d'aquest treball era que la distribució geogràfica dels ordenaments cromosòmics de *Drosophila subobscura* es podia explicar per factors històrics i també per fenòmens d'adaptació a l'ambient. Es detectà també un efecte important de les barreres geogràfiques en la distribució d'aquest polimorfisme.

Després de publicar l'estudi dels drosofilids de Catalunya, Maria Monclús va publicar les dades de les captures que ella mateixa i Antoni Prevosti van realitzar a les illes Canàries (Monclús, 1976). En aquest cas, el treball té una informació addicional que el fa molt valuós per als estudis del procés d'especiació dintre del grup

de l'*obscura*: la descripció d'una nova espècie del grup, *Drosophila guanche* Monclús. En aquest treball, Monclús dona les dades d'una sèrie de captures en àrees urbanes, àrees de conreu, de vegetació xeròfila, boscos de laurisilva, de pins i mixtos de laurisilva amb pins. Monclús i Prevosti hi troben divuit espècies, entre les quals, com ja he comentat, hi ha una espècie nova (*D. guanche* Monclús), sis espècies citades per primera vegada a les illes Canàries (*D. lebanonensis* Wheel., *D. simulans* Sturt., *D. virilis* Sturt., *D. buzzatii* Patt. and Wheel., *D. mercatorum* Patt. and Wheel. i *Zaprionus vittiger* Coq.) i altres onze espècies que ja havien estat citades en algunes de les illes.

L'espècie nova, *Drosophila guanche*, es pot considerar com un endemisme relacionat amb la laurisilva canària. Monclús i Prevosti la situen en el grup de l'*obscura*, dintre del subgènere *Sophophora*, malgrat que les espècies d'aquest grup solen tenir un color més fosc. Tanmateix, les potes groguenques són les que li donen un aspecte més clar a tot el cos, tal com succeeix amb una altra espècie del mateix grup, *Drosophila alpina*. Les pintes tarsals de *D. guanche* també tenen moltes dents (de 24 a 29 a l'artell proximal i de 18 a 26 a l'artell distal). L'espècie va ser capturada a l'illa de Tenerife: San Andrés (6 espècimens), Las Mercedes (30) i La Laguneta (5), i a l'illa de Gran Canària: Guía (5 espècimens). El paratip es troba dipositat a la col·lecció de la càtedra d'artròpodes de la Facultat de Ciències de la Universitat de Madrid. Prevosti (1976) publicà el cariotip d'aquesta espècie, juntament amb el de *Dettopsomya nigrovittata* Malloch; quan es comparen els cromosomes politènics de *Drosophila guanche* i *Drosophila subobscura*, s'observa que el model de bandes de les dues espècies presenta un grau molt elevat d'homologia, exceptuant el segment I del cromosoma sexual (cromosoma A). El model de bandes d'aquest segment a *Drosophila guanche* es podria haver originat a partir del model de *D. subobscura* mitjançant un grup d'inversions encavalcades que inclouria la inversió A₁ (Moltó *et al.*, 1987).

Motivats pel descobriment de la nova espècie, *Drosophila guanche*, a les illes Canàries, Monclús i Prevosti decideixen estudiar la distribució d'aquesta nova espècie a l'illa de Madeira i a l'arxipèlag de les Açores, on també es troben zones boscoses de laurisilva. A l'illa de Madeira, la primera captura la van fer el juliol de 1970; no van detectar *Drosophila guanche*, però sí una altra espècie nova, endèmica de Madeira, a la qual van anomenar *Drosophila madeirensis* Monclús. La nova espècie la descriu Maria Monclús en un treball publicat posteriorment (Monclús, 1984). Per poder fer la descripció taxonòmica de la nova espècie, Maria Monclús va aprofitar també altres espècimens de *Drosophila madeirensis* que hi havia entre els drosofilids que li van cedir gentilmente els doctors V. M. Cabrera i A. Matilla, de la Universitat de La Laguna, obtinguts en unes collectes que aquests investigadors van fer a Madeira els anys 1977 i 1978. En total, Maria Monclús va classificar 4.118 individus pertanyents a setze espècies de *Drosophila* i tres espècies de *Scaptomyza*.

Només nou d'aquestes espècies havien estat descrites abans a l'illa de Madeira; deu d'aquestes espècies eren cosmopolites o subcosmopolites. L'espècie nova, *Drosophila madeirensis*, es va trobar als boscos de laurisilva: Curral das Freiras (8 espècimens), Faja da Nogueira (140 espècimens), Ribeiro Frio (30 espècimens) i Terreiro da Luta (6 espècimens). Els holotips (mascle i femella) i dos paratips de cada sexe estan dipositats al Museu de Ciències Naturals de Barcelona.

La meitat proximal del cromosoma A de *Drosophila madeirensis* té un ordenament cromosòmic molt semblant al de les inversions A_1 o A_6 de *Drosophila subobscura*. Però l'anàlisi dels cromosomes politènics de les larves femella híbrides, obtingudes dels encreuaments entre femelles *D. madeirensis* i mascles *D. subobscura* procedents de soques homozigòtiques A_1 i A_{2+6} , respectivament, va demostrar que *D. madeirensis* té un ordenament diferent dels observats a *D. subobscura*. Sembla que el cromosoma A és l'únic que ha experimentat una variació estructural significativa durant el procés d'especiació que va separar ambdues espècies (Papaceit i Prevosti, 1989). De fet, dos anys més tard aquests mateixos autors (Papaceit i Prevosti, 1991) publiquen un mapa fotogràfic dels cromosomes politènics de *Drosophila madeirensis*, en el qual es mostren les homologies i diferències respecte als ordenaments estàndard de *Drosophila subobscura*; només dues inversions paracèntriques del cromosoma A i algunes petites diferències d'una o dues bandes en els autosomes són els trets que diferencien ambdues espècies. Com ja he comentat anteriorment, ambdues espècies es poden encreuar al laboratori, i a la descendència s'obtenen femelles híbrides fèrtils i mascles híbrids estèrils. Malgrat la semblança en els cromosomes politènics, els híbrids de la F_1 solen presentar algunes anomalies morfològiques, per exemple, l'aparició de pintes tarsals extra als artells del segon i tercer parell de potes (Papaceit *et al.*, 1991). Aquest caràcter és una transformació homeòtica de les potes mesotoràciques i metatoràciques en potes prototoràciques. L'anomalia s'observa quasi exclusivament en els mascles de la F_1 descendents de mares *D. madeirensis*. A la figura 6 es mostren les fotografies de les tres espècies del subgrup de la *subobscura*: *D. guanche* Monclús, *D. madeirensis* Monclús i *D. subobscura* Collin.

Maria Monclús i Antoni Prevosti també consideren el tema dels hàbitats dels cellers i les poblacions de *Drosophila* en un article publicat els anys 1978-1979 (Monclús i Prevosti, 1978-1979). Els cellers són ambients peculiars per a les poblacions de *Drosophila*. Els llevats existents en els processos de fermentació del vi i els productes d'aquesta fermentació constitueixen un hàbitat en el qual es desenvolupen algunes espècies de *Drosophila*. La presència de l'alcohol és la característica més rellevant d'aquest ambient i les espècies dels cellers necessiten estar adaptades a aquest component. Aquest és el cas, per exemple, de *Drosophila melanogaster*, que es troba en gran nombre en els cellers i és més tolerant a la presència de l'alcohol que cap altra de les espècies del seu grup. Tanmateix, aquest ambient no és gens adequat per als espè-

D. guanche



D. subobscura



D. madeirensis



FIGURA 6. Fotografies de *Drosophila guanche* Monclús, *Drosophila madeirensis* Monclús i *Drosophila subobscura* Collin. L'espècimen de *D. guanche* i el de *D. subobscura* han estat gentilmente cedits per la doctora Montserrat Papaceit del Departament de Genètica de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona; l'espècimen de *D. madeirensis*, pel doctor Mauro Santos i altres companys del Departament de Genètica i Microbiologia de la Universitat Autònoma de Barcelona. Les fotografies digitals han estat realitzades pel doctor Rafael Romero i el doctor Miquel Vila, amb la col·laboració de la doctora Montserrat Papaceit, del Departament de Genètica de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona.

cimens de *Drosophila simulans*, una espècie sinmòrfica (bessona) de *D. melanogaster*. Fins i tot a les àrees on aquella espècie és molt més freqüent que *D. melanogaster*, no es troba dintre dels cellers.

En aquest article, Monclús i Prevosti comparen mostres de *Drosophila* procedents de cellers amb mostres capturades a les mateixes àrees en habitatges humanitzats i exteriors. Van capturar un total de 4.170 espècimens en onze cellers, en els

quals van trobar un total de vuit espècies de *Drosophila* (*D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. lebanonensis*, *D. virilis*, *D. funebris*, *D. repleta*, *D. hydei* i *D. immigrans*). L'espècie dominant era *Drosophila melanogaster*; també era notable l'absència de *Drosophila simulans*, exceptuant uns pocs espècimens trobats al celler de Freixenet, a pesar que aquesta era l'espècie dominant a l'exterior d'aquests hàbitats. Una altra observació digna d'esment és la quasi constant presència als cellers de l'espècie *Drosophila lebanonensis*, amb freqüències al voltant del 10%. *Drosophila funebris* la van trobar a la meitat dels cellers, però amb unes freqüències a vegades molt considerables; també és curiós que *Drosophila virilis*, una espècie molt poc freqüent a Espanya, la van trobar a dos cellers, un d'ells a Elx, on aquesta espècie era força freqüent a l'exterior. En comparar aquestes mostres de cellers amb una mostra molt gran (32.678 espècimens) d'individus capturats a la natura (en ambients exteriors) en àrees geogràfiques equivalents, Monclús i Prevosti van comprovar que les espècies indígenes com *D. subobscura*, *D. phalerata* o *D. cameraria* no es troben als cellers; totes les espècies capturades en aquest hàbitat particular són cosmopolites o almenys tenen una distribució molt àmplia.

Maria Monclús i alguns dels seus col·laboradors vam dur a terme també un estudi a llarg termini de la dinàmica ecològica i microevolutiva d'una comunitat de drosòfílids a la localitat de Bordils (Girona). Les captures es van dur a terme en dos períodes, molt allunyats en el temps. Durant el primer període (setembre 1979 - agost 1981), s'efectuaren captures mensuals durant les quals es col·locaven vint trampes al lloc de captura (una plantació de *Populus nigra*, a prop del poble), i es feien captures successives al llarg del dia en intervals de trenta minuts. Durant el segon període, les captures s'efectuaren des del mes d'octubre de 1996 fins al mes de juliol de 1997.

Un dels objectius d'aquest estudi era comprovar si hi havia hagut una pèrdua de biodiversitat en el segon període, amb les corresponents implicacions microevolutives que això comportava. Com que durant el primer període es va detectar un fort component estacional de la biodiversitat mitjançant el mètode de la *rarefaction*, durant el segon període només es va efectuar una captura a cada estació de l'any. La diversitat s'analitzà fent una estimació de la riquesa d'espècies, utilitzant els índexs de diversitat de Shannon i Fisher, els índexs d'uniformitat de Pielou i Molinari i la mesura de dominància de Berger-Parker. Es va detectar una disminució significativa de la diversitat en el segon període (Argemí *et al.*, 1999). En aquest segon període també s'observà un increment de la dominància de l'espècie més freqüent en les captures, *Drosophila subobscura*. Sis espècies capturades durant el primer període no es van detectar en el segon, però cal esmentar que tres d'aquestes sis espècies eren poc freqüents i, per tant, la seva absència en el segon període pot ser deguda als efectes de mostratge. L'absència d'una de les altres tres espècies (*Drosophila picta*) es pot atribuir amb quasi tota seguretat a la seva desaparició del lloc de captura a causa de la dessecació d'unes zones d'aiguamolls.

També s'estudiaren els models d'activitat diària de sis espècies de *Drosophila* (*D. subobscura*, *D. simulans*, *D. melanogaster*, *D. immigrans*, *D. phalerata* i *D. testacea*) a la mateixa localitat de Bordils (Argemí *et al.*, 2000). Es detectà un model de distribució clarament bimodal, al llarg del dia, de totes les espècies, malgrat que aquest model variava segons l'estació: és clarament bimodal amb dos pics d'abundància molt ben separats des de l'abril fins a l'octubre, però els dos pics d'abundància tendeixen a desaparèixer durant els mesos d'hivern. Aquest model ha estat observat per altres autors en moltes altres espècies de *Drosophila*. En general, els mascles i les femelles de cada espècie presenten patrons d'activitat diària equivalents; en el cas de *Drosophila subobscura*, tanmateix, les diferències detectades entre mascles i femelles podrien ser degudes al fet que els mascles es mostren particularment actius durant algunes hores extremes del dia, en les quals presenten un màxim d'abundància. Maria Monclús també participà en un altre treball en el qual s'estudiava la dinàmica microevolutiva de l'activitat dels individus adults de diferents espècies de *Drosophila* a Bordils, analitzant la variació de la composició d'espècies segons el mètode de captura emprat i la ubicació de les trapes. També s'estudià la variació de la proporció de sexes de les espècies més abundants segons el mètode de captura emprat (Argemí *et al.*, 2002), i Prevosti participà en un últim treball en el qual es comparaven les activitat diàries i estacionals de les nou espècies més abundants capturades a la localitat de Bordils (*D. subobscura*, *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, *D. phalerata*, *D. testacea*, *D. cameraria*, *D. hydei* i *D. picta*) en dos períodes molt separats en el temps (ja esmentats anteriorment) (Argemí *et al.*, 2003).

Però la nostra estimada espècie paleàrtica *Drosophila subobscura* ens tenia reservada una sorpresa que ni Antoni Prevosti, ni Maria Monclús ni cap dels seus col·laboradors ens podíem imaginar: l'any 1978 l'espècie va colonitzar el continent americà. Concretament va ser detectada per primera vegada a la localitat de Puerto Montt, a Xile. Les dues primeres publicacions referents a aquest procés colonitzador van aparèixer l'any 1981: el primer treball va ser en forma de dues comunicacions en el V Congreso Latinoamericano de Genética organitzat per la Sociedad de Genética de Chile, en la seva xiv reunió anual celebrada del 25 al 31 d'octubre de 1981 a Viña del Mar (Brncic *et al.*, 1981a, i Prevosti *et al.*, 1981). La segona publicació va ser un article aparegut a la revista *Genetica* (Brncic *et al.*, 1981b).

En una de les comunicacions a l'esmentat congrés es donen les primeres dades del polimorfisme cromosòmic de les poblacions colonitzadores del Nou Món. En el Vell Món l'espècie és polimòrfica per més de vuitanta ordenaments cromosòmics que resulten d'inversions simples o de combinacions entre elles. Brncic, Budnik i Prevosti van considerar interessant conèixer quina part d'aquest polimorfisme havia estat transportada a Amèrica pels primers colonitzadors i quina fracció d'aquest s'havia mantingut fins a aquell moment en les poblacions xilenes. En

aquestes poblacions colonitzadores van detectar els següents ordenaments cromosòmics: A_{st} i A_2 del cromosoma A; J_{st} i J_1 del cromosoma J; E_{st} , E_{1+2} , E_{1+2+9} , $E_{1+2+9+12}$, $E_{1+2+9+3}$ i E_{16} (aquesta última inversió era una inversió nova) del cromosoma E; U_{st} , U_{1+2} i U_{1+2+8} del cromosoma U, i O_{st} , O_5 (la qual inicialment Prevosti fa confondre amb la inversió O_{22} , molt semblant a la O_5 ; l'error, que ell mateix va detectar, era comprensible, ja que ambdues inversions són molt poc freqüents a Europa), O_{3+4} , O_{3+4+8} , O_{3+4+7} , O_{3+4+2} i O_7 del cromosoma O. Aquest polimorfisme cromosòmic detectat al Nou Món recordava el de les poblacions de l'est i sud-oest d'Espanya. Conclouen que els individus colonitzadors probablement procedien d'aquestes regions del Vell Món. A la segona comunicació del primer treball, Prevosti i col·laboradors (entre ells Maria Monclús) donen les primeres dades referents al polimorfisme cromosòmic i al·loenzimàtic de quatre poblacions xilenes de *Drosophila subobscura* (Valdivia, Laja, Chillán i Santiago de Xile). Tant pel que fa al polimorfisme cromosòmic com a l'enzimàtic, no es van detectar diferències entre les quatre poblacions colonitzadores estudiades; tanmateix, aquestes es diferenciaven clarament de les poblacions europees d'origen. Les associacions entre al·lels al·loenzimàtics i alguns ordenaments cromosòmics es reforçaven notablement en les poblacions colonitzadores a causa de l'efecte fundador i apareixien noves associacions.

En el treball de Brncic i col·laboradors (Brncic *et al.*, 1981b), els autors comenten que l'expansió de l'espècie a Xile ha estat molt ràpida, i que, fins aquella data, s'havia detectat al llarg d'una distància d'uns dos mil quilòmetres nord-sud. Les noves poblacions colonitzadores s'havien establert molt bé en els nous hàbitats i tenien un polimorfisme cromosòmic força elevat. Basant-se en els ordenaments existents en les poblacions xilenes, Brncic i col·laboradors (entre ells, Antoni Prevosti i Maria Monclús) formularen i provaren una hipòtesi respecte a l'origen i les característiques del grup d'individus colonitzadors, i van deduir que, possiblement, aquests procedien de l'est o del sud-est d'Espanya, i que eren un grup constituït per deu o més individus. En aquest treball és on s'indica que *Drosophila subobscura* es va detectar per primera vegada a Amèrica, a Puerto Montt, el mes de febrer de 1978 (l'estiu austral); l'espècie es va capturar al jardí d'una casa particular dins la ciutat, on cada any a la mateixa època els membres del Departament de Biologia Cel·lular i Genètica de la Universitat de Xile recollien mostres de *Drosophila*, sense que mai abans haguessin detectat la presència de *Drosophila subobscura*.

Durant el mateix estiu immediatament després de ser capturada a Puerto Montt l'espècie no va ser detectada a la part central de Xile, però al final de 1978 (la següent primavera austral) l'espècie ja va ser detectada en quantitats apreciables en una àrea bastant extensa i, encara que amb una freqüència molt petita, l'estiu de 1979 es va trobar molt cap al nord del país, arribant fins a La Serena. Durant l'octubre de 1981, en una expedició que Antoni Prevosti, Maria Monclús i jo ma-

teix, Lluís Serra, vam fer per detectar la presència de l'espècie colonitzadora al sud de Xile, vam decidir conèixer si l'espècie havia pogut travessar la barrera dels Andes, barrera ecològica natural que separa Xile de l'Argentina. Vam triar la localitat argentina de San Carlos de Bariloche, situada a prop del llac Nahuel Huapi; en aquesta latitud hi ha un pas natural des de Xile fins a Bariloche, amb molts llacs i amb una arboreda contínua. La mostra es va capturar a les rodalies del poble, a prop del llac. Es van obtenir 998 espècimens de drosòfílids, dels quals 987 pertanyien a l'espècie *Drosophila subobscura* (Prevosti *et al.*, 1983). A la taula 1 s'indiquen les proporcions de *Drosophila subobscura* detectades en les captures realitzades per Antoni Prevosti, Maria Monclús i Lluís Serra els anys 1979, 1980 i 1981 a Xile i a l'Argentina.

Però, com si no n'hi hagués prou amb això, l'any 1982 *Drosophila subobscura* es va detectar també per primera vegada a l'Amèrica del Nord. Andrew Beckenbach la va descobrir a la localitat de Port Townsend (48° N), una localitat costanera de l'estat de Washington, als Estats Units, propera a la frontera amb el Canadà. El mateix Beckenbach la va detectar poc després en altres localitats de l'estat de Washington i també a l'estat d'Oregon i al Canadà, a les rodalies de Vancouver (Beckenbach i Prevosti, 1986). Durant la tardor de l'any 1983, Monclús i Prevosti detectaren *D. subobscura* a les localitats de Davis i El Río, a Califòrnia, i la tardor de l'any següent (1984) la van tornar a capturar a Califòrnia en diferents localitats (vegeu la taula 2). En totes aquestes captures, la freqüència de *Drosophila subobscura* era molt baixa. Les màximes freqüències les trobaren a Davis i Gilroy (vegeu la taula 2), però fins i tot en aquestes dues localitats van necessitar capturar un gran nombre de drosòfiles per obtenir una mostra suficient que permetés fer una anàlisi dels polimorfismes cromosòmic i enzimàtic d'aquestes poblacions. Aquests resultats contrasten amb els obtinguts per Lluís Serra i Francesc Mestres durant la primavera de l'any 1985, els quals van dur a terme captures massives de *D. subobscura* a Davis i Eureka, i també en van capturar moltes a Gilroy; fins i tot van trobar també l'espècie al sud de Califòrnia, a Ojai, amb una freqüència molt baixa i semblant a la detectada per Monclús i Prevosti la tardor anterior (taula 2).

El conjunt de dades obtingudes a l'Amèrica del Nord demostrava, doncs, que allà també s'havia establert l'espècie colonitzadora *Drosophila subobscura*, igual que succeïa a l'Amèrica del Sud. Des de l'any 1982 l'espècie s'ha anat capturant en un àrea molt extensa, des de la Colúmbia Britànica, al Canadà, fins a prop de Los Angeles, a Califòrnia. Mentre que a l'Amèrica del Sud hi ha moltes raons que permeten afirmar que la colonització no podia haver començat molt abans de 1978, la data en què es va iniciar a l'Amèrica del Nord és menys segura. A l'àrea on la va detectar Andrew Beckenbach feia molt de temps que no s'estudiaven les poblacions de drosòfílids. A més a més, mentre que a Xile no existeix cap espècie autòctona del grup de l'*obscura* (els subgrups del qual es descriuen a

TAULA 1
Captures realitzades a l'Amèrica del Sud
els anys 1979, 1980 i 1981

Localitat	Proporció de D. subobscura
La Serena 29° 55' S N = 1.447	1,3 %
Los Vilos 31° 54' S N = 414	1,2 %
La Campana 32° 58' S N = 577	20,8 %
Viña del Mar 33° 01' S N = 869	68,5 %
Santiago 33° 30' S N = 1.725	4,1 %
Melocotón 35° 39' S N = 113	17,7 %
Chillán 36° 36' S N = 729	60,5 %
Laja 37° 10' S N = 1.600	99,1 %
Temuco 38° 46' S N = 226	96,9 %
Valdivia 39° 48' S N = 1.360	87,8 %
Puerto Montt 41° 28' S N = 1.178	42,9 %
Castro (Xile) 42° 30' S N = 282	96,1 %
Coihaique 45° 35' S N = 1.284	47,5 %
San Carlos de Bariloche (Argentina) 41° 11' S N = 998	98,9 %

TAULA 2
Captures realitzades a l'Amèrica del Nord
els anys 1983, 1984 i 1985

Localitat	Proporció de D. subobscura
Davis (1983) 38° 33' N N = 4.466	1,3 %
Davis (1984) 38° 33' N N = 789	1,0 %
Gilroy (1984) 37° 00' N N = 12.302	1,1 %
Sta. Margarita (1984) 35° 22' N N = 513	1,2 %
Ojai (1984) 34° 28' N N = 821	0,2 %
Corona (1984) 33° 52' N N = 48	0,0 %
Escondido (1984) 33° 07' N N = 707	0,0 %
Placerville (1984) 38° 43' N N = 2.223	0,04 %
Friant (1984) 36° 58' N N = 6.086	0,0 %
Eureka (1985) 40° 49' N N = 1.562	69,4 %
Davis (1985) 38° 33' N N = 1.206	45,5 %
Gilroy (1985) 37° 00' N N = 909	13,8 %
Ojai (1985) 34° 28' N N = 934	0,5 %

Regne:	<i>Animalia</i>
Fílum:	<i>Arthropoda</i>
Classe:	<i>Insecta</i>
Ordre:	<i>Diptera</i>
Família:	<i>Drosophilidae</i>
Subfamília:	<i>Drosophilinae</i>
Gènere:	<i>Drosophila</i>
Subgènere:	<i>Sophophora</i>
Grup d'espècies:	<i>Obscura</i>

Subgrups d'espècies:



affinis
microlabis
obscura
pseudoobscura
sinobscura
subobscura

Subgrup *subobscura*:
D. guanche (Monclús, 1976)
D. madeirensis (Monclús, 1984)
D. subobscura (Collin, 1936)

FIGURA 7. Classificació actualitzada del grup de l'*obscura*, amb les espècies que integren el subgrup de la *subobscura*.

la figura 7), ni tan sols espècies de color molt fosc semblants a les d'aquest grup amb les quals es pugui confondre *D. subobscura*, a l'àrea colonitzada de l'oest de l'Amèrica del Nord es troben algunes espècies del grup de l'*obscura* com *Drosophila pseudoobscura*, *Drosophila persimilis*, *Drosophila miranda*, *Drosophila athabasca* o *Drosophila azteca*. Observades a simple vista, totes es poden confondre amb *Drosophila subobscura*, la qual pot passar desapercebuda si no es busca expressament o s'analitza amb molta cura la composició d'espècies del material capturat (Prevosti *et al.*, 1987). Això sí, almenys a Califòrnia, a l'àrea de Davis, es pot afirmar que l'espècie colonitzadora no s'hi trobava abans de 1975, ja que durant aquest any Dobzhansky i Ayala feren captures periòdiques de *Drosophila* en aquella zona per estudiar els polimorfismes cromosòmics i alloenzimàtics de *Drosophila pseudoobscura*; per tant, si a les mostres capturades hi hagués hagut algun espècimen de *Drosophila subobscura*, de ben segur que l'haurien detectat,

ja que ambdues espècies es diferenciaven molt bé tant pel polimorfisme cromosòmic com per l'al·loenzimàtic.

Un altre aspecte interessant a tenir en compte és si la colonització de l'Amèrica del Sud i la de l'Amèrica del Nord estan relacionades. Fins i tot amb les dades que Prevosti, Monclús i els seus col·laboradors teníem en aquell moment, es podia afirmar sense cap mena de dubte que sí. La doble colonització d'Amèrica per *Drosophila subobscura* ha ofert, doncs, una oportunitat única per dur a terme estudis evolutius. Es pot comparar amb un gran experiment evolutiu a escala intercontinental, amb dues rèpliques (una a l'Amèrica del Sud i l'altra a l'Amèrica del Nord). Això ha permès al grup del professor Prevosti obtenir resultats molt importants i significatius que s'han publicat a les millors revistes internacionals de l'especialitat, però aquesta és una altra història que no puc comentar en aquest article. De ben segur que si Antoni Prevosti i Maria Monclús no haguessin tingut aquesta vocació naturalista, molts dels processos evolutius que he esmentat no s'haurien arribat a conèixer.

AGRAÏMENTS

Vull agrair en primer lloc a la doctora Mercè Durfort, del Departament de Biologia Cel·lular de la Universitat de Barcelona, la proposta que em va fer d'escriure aquest treball i les seves revisions i comentaris del manuscrit i de les figures; també al doctor Francesc Mestres, del Departament de Genètica de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona, la seva col·laboració amb la recerca bibliogràfica, la revisió del manuscrit i de les figures i els seus comentaris referents a la redacció d'alguns aspectes del treball; també a la doctora Montserrat Papaceit, del mateix departament, qui gentilment em va cedir els exemplars de *D. guanche*, els seus comentaris referents al manuscrit i les figures, així com la seva col·laboració en l'obtenció de les fotografies digitals de les tres espècies, *D. subobscura*, *D. guanche* i *D. madeirensis*, que van ser fetes pels doctors Rafael Romero i Miquel Vila, també del Departament de Genètica, als quals agraeixo sincerament la feina realitzada. Finalment, vull donar les gràcies al doctor Mauro Santos i als altres companys del Departament de Genètica i Microbiologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, que van cedir-me gentilment els exemplars de *D. madeirensis*.

LLUÍS SERRA I CAMÓ
Catedràtic de genètica de la Universitat de Barcelona
Professor emèrit de la Universitat de Barcelona
Membre de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona
lserra@ub.edu

BIBLIOGRAFIA

- 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*, vol. 73, p. 337-348.
- ARGEMÍ, M.; MESTRES, F.; PREVOSTI, A.; SERRA, L. (2003). «Microevolutionary dynamics of a community of Drosophilids». *J. Zool. Sys. Evol. Res.*, núm. 41, p. 57-63.
- 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. Sys. Evol. Res.*, núm. 37, p. 203-210.
- (2002). «Estudi d'una comunitat de drosofilids (*Drosophilidae*; Diptera) a la localitat de Bordils (Girona)». *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, núm. 70, p. 79-89.
- BECKENBACH, A.; PREVOSTI, A. (1986). «Colonization of North America by the European species *Drosophila subobscura* and *Drosophila ambigua*». *Am. Mid. Nat.*, núm. 115, p. 10-18.
- BRNCIC, D.; BUDNIK, M.; PREVOSTI, A. (1981a). «Polimorfismo cromosómico en poblaciones chilenas de *Drosophila subobscura* (Chromosomal polymorphism in Chilean populations of *Drosophila subobscura*)». *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, núm. 14, p. 46.
- BRNCIC, D.; PREVOSTI, A.; BUDNIK, M.; MONCLÚS, M.; OCAÑA, J. (1981b). «Colonization of *Drosophila subobscura* in Chile. I. First population and cytogenetic studies». *Genetica*, núm. 56, p. 3-9.
- BUZZATI-TRAVERSO, A. (1941). «Genetica di popolazioni in *Drosophila*. II. I cromosomi di 5 specie del "gruppo obscura" e la incrociabilità di varie razze geografiche». *Scientia Genetica*, núm. 2 (XIX), fasc. 2, p. 1-18.
- DOBZHANSKY, Th. (1943). «Genetics of Natural Populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*». *Genetics*, núm. 28, p. 162-186.
- (1948). «Genetics of Natural Populations. XVIII. Experiments on chromosomes of *Drosophila pseudoobscura* from different geographical regions». *Genetics*, núm. 33, p. 588-602.
- DOBZHANSKY, Th.; LEVENE, H. (1948). «Genetics of Natural Populations. XVII. Proof of operation of natural selection in wild populations of *Drosophila pseudoobscura*». *Genetics*, núm. 33, p. 537-547.
- FRIZZI, G. (1950). «I cromosomi delle ghiandole salivari di *Drosophila subobscura* Collin». *Scientia Genetica*, núm. 3, p. 205-214.
- FROLOVA, S. L.; ASTAUROV, B. L. (1929). «Die chromosomengarnitur als systematisches Merkmal (eine vergleichende Untersuchung der russischen und amerikanischen *Drosophila obscura* Fall.)». *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, núm. 10, p. 201-213.
- L'HÉRITIER, Ph.; TEISSIER, G. (1933). «Étude d'une population de Drosophiles en équilibre». *C. R. Acad. Sci.*, núm. 197, p. 1765-1767.
- MATHER, K.; DOBZHANSKY, Th. (1939). «Morphological differences between the «races» of *D. pseudoobscura*». *Amer. Nat.*, núm. 73, p. 5-25.
- MOLTÓ, M. D.; FRUTOS, R. DE; MARTÍNEZ SEBASTIÁN, M. J. (1987). «The banding pattern

- of polytene chromosomes of *Drosophila guanche* compared with that of *Drosophila subobscura*». *Genetica*, núm. 75, p. 55-70.
- MONCLÚS, M. (1953). «Variación geográfica de los peines tarsales de los machos de *Drosophila subobscura*». *Genét. Ibér.*, núm. 5, p. 101-114.
- (1964). «Distribución y ecología de drosofilidos en España. I. Especies de *Drosophila* de la región catalana». *Genét. Ibér.*, núm. 16, p. 143-165.
- (1976). «Distribución y ecología de drosofilidos en España. II. Especies de *Drosophila* de las islas Canarias, con la descripción de una nueva especie». *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Sec. Biol.*, núm. 74, p. 197-213.
- (1984). «Drosophilidae of Madeira, with the description of *Drosophila madeirensis*, n. sp.». *Sonderdruck aus Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*, núm. 22, quadern 2, p. 94-103.
- MONCLÚS, M.; PREVOSTI, A. (1971). «The relationship between mating speed and wing length in *Drosophila subobscura*». *Evolution*, núm. 25 (1), p. 214-217.
- (1978-1979). «Cellars habitat and *Drosophila* populations». *Genét. Ibér.*, núm. 30-31, p. 189-201.
- PAPACEIT, M.; PREVOSTI, A. (1989). «Differences in chromosome A arrangement between *Drosophila madeirensis* and *Drosophila subobscura*». *Experientia*, núm. 45, p. 310-312.
- (1991). «A photographic map of *Drosophila madeirensis* polytene chromosomes». *J. Hered.*, núm. 82, p. 471-478.
- PAPACEIT, M.; SAN ANTONIO, J.; PREVOSTI, A. (1991). «Genetic analysis of extra sex combs in the hybrids between *Drosophila subobscura* and *D. madeirensis*». *Genetica*, núm. 84, p. 107-114.
- PREVOSTI, A. (1950). «Cromosomas gigantes de las glándulas salivales de cuatro especies europeas de *Drosophila* pertenecientes al grupo de la *obscura*». *Genét. Ibér.*, núm. 2, p. 185-192.
- (1951). «Datos de los caracteres *vti* y *vli* en una población natural de *Drosophila subobscura* Collin». *Genét. Ibér.*, núm. 3, p. 37-46.
- (1952). «Variabilidad genética en una población natural de *Drosophila subobscura*». *Genét. Ibér.*, núm. 4, p. 95-128.
- (1953). «Two newly introduced species of *Drosophila* found in Europe». *Dros. Inform. Serv.*, núm. 27, p. 110.
- (1954). «Variación geográfica de varios caracteres cuantitativos en poblaciones catalanas de *Drosophila subobscura*». *Genét. Ibér.*, núm. 6, p. 33-68.
- (1955a). «Geographical variability in quantitative traits in populations of *Drosophila subobscura*». *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, núm. 20, p. 294-299.
- (1955b). «Variación estacional en las dimensiones del ala de *Drosophila subobscura*». *Genét. Ibér.*, núm. 7, p. 45-54.
- (1957). «Viabilidad en cruces entre poblaciones de *Drosophila subobscura* de distinta procedencia geográfica». *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, núm. 26, p. 53-60.
- (1966). «Chromosomal polymorphism in Western Mediterranean populations of *Drosophila subobscura*». *Genet. Res.*, núm. 7, p. 149-158.
- (1971a). «Chromosomal polymorphism in *Drosophila subobscura* Coll. populations from the Canary Islands». *Genét. Ibér.*, núm. 23, p. 69-84.
- (1971b). «Chromosomal polymorphism in *Drosophila subobscura* populations from the Island of Madeira». *Genet. Res.*, núm. 2, p. 27-38.

- PREVOSTI, A. (1976). «Cariotipo de *Drosophila guancho* Monclús y *Dettosomya nigrovittata* Malloch». *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Sec. Biol.*, núm. 74, p. 215-217.
- PREVOSTI, A.; OCAÑA, J.; ALONSO, G. (1975). «Distances between populations of *Drosophila subobscura* based on chromosome arrangement frequencies». *Theor. Appl. Genet.*, núm. 45, p. 231-241.
- PREVOSTI, A.; RIBÓ, G.; GARCÍA, M. P.; SAGARRA, E.; AGUADÉ, M.; SERRA, L.; MONCLÚS, M. (1981). «Los polimorfismos cromosómico y aloenzimático en las poblaciones de *Drosophila subobscura* colonizadoras de Chile». *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, núm. 14, p. 20.
- PREVOSTI, A.; SERRA, L.; MONCLÚS, M. (1983). «*Drosophila subobscura* has been found in Argentina». *Dros. Infor. Serv.*, núm. 59, p. 103.
- PREVOSTI, A.; SERRA, L.; MONCLÚS, M.; MESTRES, F.; LATORRE, A.; RIBÓ, G.; AGUADÉ, M. (1987). «Colonización de América por *Drosophila subobscura*». *Evolución Biológica*, núm. 1, p. 1-24.
- SERRA, L.; PREVOSTI, A. (2000). «La evolución biológica, su ritmo y predicción». *Investigación y Ciencia*, núm. 291, p. 4-12.
- STALKER, H. D.; CARSON, H. L. (1949). «Seasonal variation in the morphology of *Drosophila robusta* Sturtevant». *Evolution*, núm. 3, p. 330-343.