

Grigor Vartanian

**Variabilidade Genética de Populações
Naturais de *Drosophila Melanogaster***



1910000254



ERRATA

INTRODUÇÃO

Pág. 6, 9ª linha, leia-se:... portadores de uma viabilidade entre...

Pág. 16, 4ª linha, leia-se:... ao alelo selvagem de T. confusum...

Pág. 24, 14ª linha, leia-se:...El-Natroun e Nubaria (...)

RESULTADOS

Pág. 68, da 11ª a 13ª linhas, leia-se:... aproximadamente um sétimo da viabilidade normal ($86,40 \pm 2,21$).

Pág. 87, 8ª e 9ª linhas, leia-se:..., os cromossomos II das populações do tipo III foram recolocados...

Pág. 87, 18ª linha, leia-se:... P menor que 0,001), 15 ($X^2 = 17,71$, para 6 g.l., P menor que 0,01) e 24 (...)

Pág. 105, 14ª linha, leia-se:... de cada linhagem homozigota fica...

Pág. 107, tabela 30, linha correspondente ao cromossomo n^2 24, leia-se:... 1,53...2,35*

Pág. 120, 6ª linha, leia-se:... g.l., P menor que 0,01 e t_{bi} omassa...

DISCUSSÃO

Pág. 127, 7ª linha, leia-se:... os dois trabalhos; para obtenção...

Pág. 127, 19ª linha, leia-se:... diferenças, constatamos...

Pág. 128, 2ª linha, leia-se:... 8 dias de idade corresponde...

Pág. 128, 5ª linha, leia-se:... supor que ao 3º período...

Pág. 131, 4ª linha, leia-se:... ($+1/+2$) e CyL/Pm.

Pág. 131, 22ª linha, leia-se:... demais classes reunidas,...

Pág. 132, quadro, leia-se: Classes de F_3 (%)

Pág. 133, antepenúltima linha, leia-se:... em relação à classe selvagem homozigota

Pág. 138, 13ª linha, leia-se:... (inbred Oregon)...

Pág. 138, 24ª linha, leia-se:..., Cavalcanti (1950),...

Pág. 139, 5ª linha, leia-se:... cujo percentual foi ao redor de 16,1...

Pág. 140, 4ª linha, leia-se:... seja, 45,6%; as doze populações...

- Pág. 140, antepenúltima linha, leia-se:... (Dawood, 1961)...
- Pág. 141, penúltima linha, leia-se:... verificados em nosso caso (...)
- Pág. 144, 7ª linha, leia-se:... longo de 7 anos (de 1959 a 1965),...
- Pág. 152, 6ª linha, leia-se:... de desenvolvimento lento, 5 eram...
- Pág. 153, 8ª linha, leia-se:..., usadas em genética de ...
- Pág. 153, 18ª linha, leia-se:... e o tamanho da população quanto entre...
- Pág. 160, 18ª linha, leia-se:... à eliminação...
- Pág. 162, 10ª linha, leia-se:... valores de $F_{2,33}(1,142;...$
- Pág. 163, 19ª linha, leia-se: $t_{IXII}=3,282$, para 22 g.l., P menor que 0,01; $t_{IIIXIII}=3,576$, para 22 g.l., P menor que 0,01 e $t_{IXIII}=0,936$, para 22 g.l., P maior que 0,05 - cf. Resultados, item 3.10. ...
- Pág. 163, 8ª linha de baixo para cima, leia-se:... constatou - se diferenças não significativas ($t_{IXII}=2,258$, para 4 g.l., P maior que 0,05; $t_{IXIII}=1,828$, para 4 g.l., P maior que 0,05; $t_{IIIXIII}=1,220$, para 4 g.l., P maior que 0,05 - cf. Resultados, item 3.10).
- Pág. 163, penúltima linha, leia-se:... x 400 D. pseudoobscura)....
- Pág. 165, 8ª linha de baixo para cima, leia-se:... mais que três vezes...
- Pág. 166, 3º§, esse período deve ser substituído por: Consta-
tamos (cf. Resultados, item 3.7., tabela 24) o
surgimento de letais nas réplicas da reextração
dos cromossomos 18 e 19 e na réplica 10C do cromos-
somo 10 e um semi-letal extremo na réplica 10B do
cromossomo 10.
- Pág. 166, 4ª linha de baixo para cima, leia-se:... nas popu-
lações mais do.....
- Pág. 168, 3ª linha, leia-se:... das 35 linhas de reextração
da carga genética, 7(10B,C;...

*Doação
autor.*

VARIABILIDADE GENÉTICA DE POPULAÇÕES NATURAIS DE Drosophila
melanogaster.

Grigor Vartanian

GRIGOR VARTANIAN



Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de
São José do Rio Preto, para obtenção do grau de Doutor em Ciên-
cias.

São José do Rio Preto. - 1973

BIBLIOTECA
- DA -
fac. de Filosofia, Ciências e Letras

254/84



Este trabalho foi realizado no Laboratório de Genética do Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de São José do Rio Preto, sob a orientação dos Professores Doutores Aluísio José Gallo e Celso Abbade Mourão.

Devo a realização deste trabalho à felicidade que tenho no meu lar e no laboratório, o que me faz grato à minha esposa, a meus orientadores. Dedico, pois, este trabalho à Lucy Lacerda de Souza e José Sauerbronn de Souza, que me deram tal esposa e ao Professor Doutor Warwick Estevam Kerr, que formou tais orientadores.

Índice

1. Introdução	1
1.1. Conceito e medida da carga genética	2
1.2. Conceito e medida do estado de equilíbrio	3
1.3. Conceito e medida da aptidão competitiva	11
1.4. Conceito e medida da aptidão darwiniana	12
1.5. Variações da carga genética	14
1.5.1. Quanto às etapas de vida	17
1.5.2. Quanto às condições ecológicas	20
1.5.3. Quanto às diferentes populações naturais	22
1.5.4. Quanto à distribuição geográfica da espécie..	23
1.6. Variação da carga genética	24

Este trabalho foi realizado no Laboratório de Genética do Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de São José do Rio Preto, sob a orientação dos Professores Doutores Aluísio José Gallo e Celso Abbade Mourão.

2.1. Métodos de cultura	25
2.2. Técnicas de cruzamentos para detecção da carga genética	26
2.3. As populações experimentais	30
2.3.1. Grupos de populações experimentais	40
2.3.2. Tempo de manutenção das populações	41
2.3.3. Reconhecimento das populações	42
2.4. Modelos matemáticos empregados	42
2.4.1. Modelo para o cálculo dos equivalentes letais	43
2.4.2. Modelo para o cálculo da aptidão competitiva	45
2.4.3. Modelo para o cálculo da aptidão darwiniana	46
3. Resultados	52
3.1. Carga R_0 por período de exposição, por dia de	52

ÍNDICE

1. Introdução	1
1.1. Conceito e medida da carga genética	2
1.2. Conceito e medida do estado-de-ser-adaptado	8
1.3. Conceito e medida da aptidão competitiva	11
1.4. Conceito e medida da aptidão darwiniana	13
1.5. Variações de carga genética	16
1.5.1. Quanto às estações do ano	17
1.5.2. Quanto às condições ecológicas	20
1.5.3. Quanto às diferentes populações naturais	22
1.5.4. Quanto à distribuição geográfica da espécie..	25
1.6. Variações de parâmetros de populações experimen- tais	29
2. Materiais e Métodos	33
2.1. Coleta e identificação de amostras da natureza	33
2.2. As linhagens de laboratório	34
2.3. Meios de Cultura	35
2.4. Técnica de cruzamentos para detecção da carga ge- nética	36
2.5. As populações experimentais	38
2.5.1. Grupos de populações experimentais	40
2.5.2. Tempo de manutenção das populações	41
2.5.3. Recenseamento das populações	42
2.6. Modelos matemáticos empregados	42
2.6.1. Modelo para o cálculo dos equivalentes le- tais	43
2.6.2. Modelo para o cálculo da aptidão competitiva..	45
2.6.3. Modelo para o cálculo da aptidão darwiniana..	48
3. Resultados	52
3.1. Geração F_3 por período de oviposição, por dia de	

emergência dos adultos e por sexo	52
3.2. Viabilidade dos cromossomos Pm e CyL na geração F_3 do experimento de extração de cromossomos II selva gens	63
3.3. Carga genética	64
3.4. Natureza da carga genética	70
3.5. Proporções sexuais das classes de viabilidade	75
3.6. Velocidade do desenvolvimento	75
3.7. Reextração da carga genética	87
3.8. Estado-de-ser-adaptado de populações homo e hetero- zigotas	89
3.9. Aptidão competitiva de populações homo e heterozi- gotas	97
3.10. Interferência na produção de progênie de popula- ções homo e heterozigotas	108
3.11. Aptidão darwiniana de populações homo e heterozi- gotas	111
3.12. Diferenças de variação entre culturas homo e hete- rozigotas	117
4. Discussão	126
5. Conclusões	172
6. Sumário	175
7. Summary	177
8. Bibliografia	179
9. Agradecimentos	190

1. INTRODUÇÃO

Populações naturais exocruzantes são conhecidas como portadores de um "gene pool" consideravelmente diversificado, pela existência, para uma grande proporção dos locos gênicos, de dois ou mais alelos, em sua maioria recessivos, representando uma quantidade apreciável de variabilidade oculta nessas populações mendelianas.

Conforme Dobzhansky (1939, 1955), Chetverikov em 1926 foi o primeiro a referir-se à necessidade de análise genética das populações naturais para a detecção dessa variabilidade oculta, sendo pioneiro também na investigação experimental desse problema, em Drosophila melanogaster, no que foi seguido por seu discípulo Timofeeff-Ressovsky em 1927 e Dubinin e colaboradores em 1934 e 1936.

A partir dessa época, o estudo da variabilidade genética de populações naturais de Drosophila tem sido realizado de modo a detectar variações do material hereditário nos níveis gênico e cromossômico. No nível gênico pelo estudo da carga genética e, mais recentemente, de variantes eletroforéticas. No nível cromossômico pelo estudo de inversões e de linhagens homozigotas para cromossomos selvagens, com base no seu comportamento em populações experimentais.

Muitas são as técnicas utilizadas para a medida da variabilidade genética. No presente trabalho investigamos a variabilidade genética do cromossomo II de populações naturais de Drosophila melanogaster, através de medidas da carga genética, do estado-de-ser-adaptado, da aptidão competitiva e da aptidão darwiniana. Procuramos apresentar, de maneira sucinta nesta introdução, a conceituação desses parâmetros e dos processos

de sua análise.

1.1. Conceito e medida da carga genética

Os termos carga genética e carga de mutação foram utilizados pela primeira vez por Muller (1950), com o intuito de chamar a atenção para o perigo das deficiências hereditárias humanas devidas à exposição às radiações (cf. Wallace, 1968). O termo carga genética tem recebido várias definições, das quais a mais discutida, e que por isso recebeu maior atenção neste trabalho, foi dada por Crow em 1958. Esse autor definiu a carga genética como a proporção pela qual a aptidão de uma população é diminuída em relação a um genótipo ótimo. Essa definição aparece reestruturada pelo próprio autor em Crow e Kimura (1963), com a substituição da expressão "genótipo ótimo" por "melhor genótipo".

A primeira definição de Crow recebeu de Wright (1960) se vera crítica: "Se admitimos que há um genótipo melhor e que es te genótipo é homozigoto para todos os tipos de genes, segue-se que todas as modificações mutacionais desse genótipo são prejudiciais e selecionadas negativamente".

A nosso vêr essa crítica é percuciente, embora a definição de Crow não estipule condições de homozigose para o "genótipo ótimo", nem tão pouco condições de superespecialização ao ambiente (condições estas em que qualquer mudança, mutacional ou ambiente, não seria provavelmente favorável).

Dobzhansky (1970), por outro lado, indaga: "Como se pode (dado que dois indivíduos quaisquer, exceto os gêmeos idênticos, têm genótipos diferentes) encontrar o indivíduo que tem o genótipo ótimo?". E destaca: "é discutível que esse melhor ge-

nótipo conserve suas qualidades incomparáveis em todos os ambientes em que a espécie vive".

Fraser em 1962 (cf. Dobzhansky, 1970) acrescenta que esse conceito de Crow seria mais realista se se tomasse como padrão a aptidão média e não a ótima. Por outro lado, de acordo com o Dr. W.E.Kerr (comunicação pessoal), faltou à Crow complementar o seu antigo conceito de carga genética com a especificação "genótipo ótimo para determinado nicho ecológico".

A carga genética tem sido conceituada também em termos de parcela da variabilidade; assim, Freire-Maia (1963) refere-se a carga genética como sub-produto da variabilidade, e Dobzhansky (1964) fundamenta sua definição de carga genética com base na aptidão média, em termos de norma adaptativa da população dos indivíduos heterozigotos dessa população: aqueles indivíduos cuja aptidão (=viabilidade) fica dois desvios padrão abaixo da média dos heterozigotos são considerados portadores de carga genética.

A definição de Freire-Maia (1963) pode ser enfeixada com a de Dobzhansky (1964) pois a norma adaptativa de uma população esta separada de forma flexível, da carga genética e da elite genética, por até dois desvios padrão abaixo e acima da média dos heterozigotos; desse modo, um determinado genótipo pode passar de uma categoria a outra em resposta a possíveis mudanças do ambiente. Essa pode ser tida como uma das razões que destacam a natureza eminentemente teórica e não operacional do conceito formal de Crow.

Entende-se de maneira geral a carga genética como qualquer redução no valor adaptativo, atual ou potencial, resultante da presença de genes ou complexos gênicos recessivos que, em homozigose, causam a morte, a esterilidade, diminuem a via-

bilidade, provocam mal formações (veja-se, por exemplo, Kerr 1965 e Mettler e Gregg 1969).

De acordo com Dobzhansky (1955), Timofeeff-Ressovsky demonstrou, em 1934, que os valores de adaptação de alguns mutantes de Drosophila dependem tanto do meio externo ao indivíduo como do meio interno genético. Conforme Cunha (1957, 1963) o valor adaptativo de um gene ou de um cromossomo depende tanto do meio interno, genético, como do meio externo em que o indivíduo se encontra. Segundo Freire-Maia (1963), a carga genética é a resultante da atuação de vários fatores, num ambiente determinado.

Podemos entender então que, assim como o valor adaptativo, a carga genética deve ter sua conceituação relacionada não só ao "background" genético, como ao ambiente em que o indivíduo se encontre.

Muitas técnicas para detecção da carga genética de espécies do gênero Drosophila foram desenvolvidas, desde os trabalhos pioneiros de Chetverikov de 1927 e 1928 (cf. Spencer, 1947), todas elas baseadas na obtenção de homozigose cromossômica, dado que a maior parte das mutações das populações naturais são recessivas.

O princípio básico dessas técnicas consiste em cruzar machos da natureza ou indivíduos da primeira progênie de fêmeas fecundadas na natureza com linhagens de laboratório portadoras de mutantes marcadores e inversões supressoras de permuta genética que asseguram a integralidade dos cromossomos à serem testados. Uma revisão cuidadosa dessas técnicas pode ser encontrada em Spencer (op.cit.).

Duas técnicas de análise são encontradas na literatura para descrição da distribuição de frequência de cromossomos sel



vagens, testados em condições de homozigose.

a) A primeira distribue os cromossomos em classes de viabilidade de acôrdo com a frequência da classe selvagem homozigota em relação à frequência da classe selvagem heterozigota do controle (veja-se por exemplo, Cavalcanti 1950). Essa técnica, enriquecida com as contribuições de Wallace e Madden (1953) e Dobzhansky e Spassky (1953), permite agrupar os cromossomos em cinco classes de viabilidade, que resultam numa distribuição frequentemente bimodal.

Assim, a viabilidade de cada cultura, tanto do experimento como do controle, é determinada dividindo-se a porcentagem da classe selvagem de cada cultura pela porcentagem média da classe selvagem do controle e o resultado multiplicado por 100 (Cavalcanti 1950, Dawood 1961, Hoenigsberg e Navas 1965).

Com este procedimento são identificadas as culturas usualmente designadas como letais, semi-letais e quase-normais. Os cromossomos colocados em homozigose são agrupados em função de suas viabilidades relativas a de um controle heterozigoto. Essas categorias variam um pouco quanto aos seus limites conforme poderá ser observado a seguir, o que todavia não impede a confrontação de resultados. Por essa razão, são conhecidas seis categorias de viabilidade: letais, semi-letais extremos, semi-letais, subvitais, normais e super-normais.

De acordo com Dobzhansky e cols. (1942), Cavalcanti(1950), Spassky e cols. (1960), Dawood (1961) e Band (1964), cromossomos letais são aqueles que acarretam a seus portadores uma viabilidade de 0%. Já Pavan e cols. (1951) e Hoenigsberg e Navas (1965) atribuem à mesma categoria letal uma viabilidade entre 0 e 5%. Dobzhansky e Spassky (1953) limitam essa classe entre 0 e 10%. Dobzhansky, Holz e Spassky (1942) e Gallo (1970) deno



minam essa categoria com limites acima de 0 e até 5%, de semi-letais extremos, admitindo também que esses cromossomos podem pertencer, mais propriamente, à classe dos cromossomos letais completos. Dawood (1961) salienta a impossibilidade de distinção significativa entre as categorias letal e semi-letal extremo, para as quais atribue, respectivamente, 0% e acima de 0 até 10%.

A classe dos semi-letais, segundo Pavan e cols. (1951) e Hoenigsberg e Navas (1965) é aquela que condiciona à seus portadores uma variabilidade entre 5 e 50% em relação à viabilidade de do controle, considerada como normal.

Conforme Dobzhansky e cols. (1942), a distinção entre letais e semi-letais não é segura, pois raramente alguns semi-letais sobrevivem até a produção de descendentes, simulando assim genes letais. Para esses autores a combinação das frequências de letais mais semi-letais oferece maior segurança.

De acordo com Greenberg e Crow (1960), os letais e semi-letais podem ser agrupados como detrimentais e segundo Band (1964), como drásticos.

As outras três categorias, ou seja, subvitalis, normais e super-normais são agrupadas, segundo Spassky e cols. (1960) de forma mais ampla, como quase-normais; entretanto Wallace (1970) faz restrição à designação quase-normais porque esses cromossomos, quando colocados em homozigose, não produzem a mesma proporção de moscas do tipo selvagem que a observada nos controles heterozigotos.

Segundo Dobzhansky e Spassky (1953), os quase-normais exibem uma viabilidade acima de 50% da normal; os subvitalis são os cromossomos que mostram uma viabilidade menor que 100%, isto é, menor que a viabilidade média dos heterozigotos tomada

como 100, por definição; aos super-normais corresponde uma viabilidade acima de 100% dos heterozigotos. Conforme Dawood (1961), os cromossomos normais apresentam uma viabilidade entre 90 e 100% da viabilidade dos heterozigotos.

Wallace e Madden (1953) propõem uma técnica para estimativa das frequências das classes subvital, normal e super-normal, dentre os quase-normais, baseada na variância observada (S^2_{ges}), na variância do meio e do erro da amostra (S^2_{es}), na variância genética ou real (S^2_g) e no desvio padrão (s) da viabilidade dos heterozigotos para o tipo selvagem. Desse modo, os cromossomos situados abaixo de dois desvios padrão ($2s$) da média das viabilidades dos heterozigotos ($\bar{Y}$) são subvitalis e os situados acima de dois desvios são super-normais; aqueles, cuja viabilidade esta entre esses dois limites, são os normais.

b) A segunda técnica de análise dos cromossomos postos em homozigose estima o número de equivalentes letais. Morton, Crow e Muller (1956) desenvolveram um método para estimar o número médio de equivalentes letais por indivíduo na espécie humana. Segundo esses autores, em organismos diplóides com exocruzamento, apenas uma parte das mutações deletérias transportadas pela população se expressa em cada geração, restando uma considerável parcela oculta pela heterozigose por alelos mais favoráveis. Todavia, a carga total transportada por uma população pode ser estimada indiretamente, pelos efeitos detrimen-tais dos casamentos consaguíneos. Assim, um equivalente letal é um grupo de genes cujo número, se disperso em diferentes indivíduos, pode causar uma morte em média, podendo ser um gene letal com 100% de probabilidade de causar morte, ou dois cada um com 50%, ou ainda três genes cada um com 33% de probabilidade

de e assim por diante.

Freire-Maia e Freire-Maia (1961) desenvolveram uma fórmula para estimar equivalentes letais, por indivíduo, na espécie humana, que permite distinguir letais embriônicos e fetais, letais com ação na última fase da gestação e letais com ação post-natal.

Greenberg e Crow (1960) desenvolveram um modelo teórico para estimar a carga genética em Drosophila. Esse modelo utiliza a razão das frequências médias da classe selvagem nas condições homo e heterozigota. Assim, pode-se detectar o equivalente letal, ou seja, a frequência de cromossomos letais necessárias para reduzir a razão de um valor normal ao valor observado. Esse modelo utiliza a frequência média das classes de F_3 do controle e do experimento e a distribuição discreta de probabilidade de Poisson (veja-se, para detalhes, Materiais e Métodos pag. 43)

1.2. Conceito e medida do estado-de-ser-adaptado (adaptedness)

O termo "adaptedness", muito provavelmente criado pelo Professor Dobzhansky, aparece em português, pela primeira vez, na tradução de Dobzhansky (1967) realizada pelo Professor Dr. Kerr, onde é traduzido como "aptidão adaptativa" e que, segundo o tradutor, melhor seria se existisse em nossa língua o vocábulo "adaptidade". Utilizamos a substituição do termo "adaptedness" por sua conceituação do original inglês (Adaptedness is a state of being adapted), "estado-de-ser-adaptado", como figura em Mourão e Ayala (1971 a).

O estado-de-ser-adaptado é a capacidade dos portadores de um genótipo ou grupo de genótipos de sobreviver e reprodu-

zir-se num ambiente determinado. Desse modo, a medida do estado-de-ser-adaptado ao ambiente em que a população vive é dada pela capacidade da população de transformar o alimento e a energia disponíveis em matéria viva (veja-se, por exemplo, Ayala 1969a, Mourão e Ayala 1972).

Por outro lado, o termo adaptação tem sido usado frequentemente para descrever dois processos distintos ou seja, o processo de vir-a-ser-adaptado e o estado-de-ser-adaptado, consoante Ayala (1969a).

Dobzhansky (1967, 1968 a, 1968 b) distingue três conceitos diferentes: estado-de-ser-adaptado (*adaptedness*), adaptação (*adaptation*) e adaptabilidade (*adaptability*). Assim, "*adaptedness*" nos seres vivos é o estado-de-ser-adaptado; é, conforme Dobzhansky (1970), a convergência para a sobrevivência individual, a reprodução e a consequente manutenção da espécie. Assim, "o perfeito '*adaptedness*' individual pode capacitar o indivíduo à viver para sempre". Adaptação refere-se ao processo de tornar-se adaptado. Adaptabilidade é a capacidade de um determinado organismo ou população permanecer ou vir-a-ser fisiológica ou geneticamente adaptada a uma série de ambientes.

De acôrdo com Dobzhansky (1968 b) há necessidade de distinguir-se "*adaptedness*" (que não é, segundo esse autor, uma tautologia, pois nenhum organismo vivente está adaptado ao abstrato) de adaptabilidade ou plasticidade evolutiva.

O "*adaptedness*" de um genótipo é uma função de sua norma de reação e da gama de ambientes em que ele ocorre, e somente existe em relação a um ambiente ou a ambientes.

Plasticidade evolutiva ou adaptabilidade genética ocorre pela mudança da norma de reação para produzir um "*adaptedness*" superior no novo ambiente, através de novos genótipos produzi-

dos por recombinação.

O "adptedness" quando restrito a um ambiente, conduz a uma super-especialização, desvantajosa à longo prazo; daí a importância da plasticidade evolutiva quando esse ambiente sofre flutuações (veja-se Dobzhansky 1968 b).

Um alto grau de "adaptedness" confere a seus portadores a capacidade de reações homeostáticas adaptativas quando o ambiente sofre flutuações e, por outro lado, um alto grau de plasticidade evolutiva confere à população capacidade de, por recombinação do material hereditário, sobreviver às flutuações do ambiente.

É necessário quantificar o "adaptedness" para medir o efeito da seleção natural sobre uma população ou para comparar diferentes populações (veja-se, por exemplo, Ayala 1970 a).

Nas populações experimentais de Drosophila mantidas pela técnica da transferência seriada ("serial transfer"), a seleção atua severamente nos estágios imaturos do desenvolvimento -segundo Ayala (1969a), a quantidade de alimento é suficiente provavelmente para menos que 1% dos ovos postos-e no estágio adulto pois as moscas adultas competem intensamente, em culturas repletas, por espaço e alimento. No entanto, a quantificação do "adaptedness" é difícil. Conforme Mourão e Ayala (1972) e Ayala (1970 a), para estimar o "adaptedness" de uma dada população é necessário conhecer a produtividade e o tamanho da população. A produtividade é o número ou a biomassa dos indivíduos que nascem na população, por unidade de tempo. O tamanho da população é dado pelo número ou biomassa dos indivíduos que compõem a população, depois do equilíbrio desta com o meio ambiente.

Todavia, a estatística r_m , capacidade inata de crescimenen



to em número, de Andrewartha e Birch (1954), foi utilizada por Birch e cols. (1963) para estudar populações de Drosophila ser
rata de diferentes origens geográficas e por Dobzhansky e cols. (1964) para comparar populações mono e polimórficas de D. pseu
doobscura. Tanto a técnica descrita por Mourão e Ayala (1972), como a estatística r_m , têm sido usadas para medir a aptidão de populações de diferentes espécies a um ou mais ambientes.

1.3. Conceito e medida da aptidão competitiva ("Competitive fitness")

Um importante componente do ambiente de uma espécie é a presença de uma outra espécie, com o mesmo tipo básico de alimentação; desse modo, o "adaptedness" de uma das espécies dependerá de sua habilidade competitiva (pelos recursos disponíveis de alimento e espaço) em relação à outra espécie. Uma abordagem mais completa desse problema pode ser encontrada em Ayala (1970 b).

A eficiência de uma população em explorar o ambiente pode ser medida, conforme Ayala (1969 a), de duas maneiras: em culturas de uma única espécie ("adaptedness" absoluto) e em culturas mistas ("adaptedness" relativo).

Desse modo, o desempenho de populações de uma espécie em competição com outras espécies tem sido usado para medir o "adaptedness" relativo (aptidão competitiva) em Drosophila, Tri
bolium, como em outros gêneros (veja-se, por exemplo, Mourão e Ayala 1971 b).

Strickberger (1963), por exemplo, utilizou o desempenho em competição interespecífica para medir a aptidão de populações de Drosophila. Esse autor realizou competição de uma linhagem homozigota para a inversão CH (Chiricahua) do cromosso-



mo III e outra polimórfica para as inversões AR (Arrowhead) e CH do mesmo cromossomo de Drosophila pseudoobscura, em populações distintas, com uma linhagem de D. melanogaster homozigota para genes ligados ao sexo (scute, crossveinless, vermilion e forked).

A competição no reino animal ocorre, segundo Birch (1957, cf. Ayala, 1970 b), quando um número de animais da mesma espécie ou de espécies diferentes utiliza-se de um suprimento alimentar não suficiente para todos ou quando o alimento, sendo suficiente, uma das espécies o utiliza de forma prejudicial à outra espécie.

De acordo com Park (1954, cf. Ayala, 1970 b), devem ser distinguidos dois aspectos da competição: exploração e interferência. O primeiro componente da competição, a exploração, refere-se ao uso de recursos limitados pelos indivíduos competidores. O segundo, a interferência, se aplica quando os recursos são explorados menos eficientemente em culturas mistas de duas espécies ou genótipos do que quando em culturas puras de uma única espécie ou genótipo.

Nas condições de alimento e espaço restritos, a existência da competição interespecífica é evidenciada por uma relação inversa entre os números das duas espécies. Dessa forma, quando o número de indivíduos de uma espécie aumenta, o da outra espécie diminui (veja-se, à esse respeito, Ayala, 1970 b e Mourão e Ayala, 1971b).

Em numerosos estudos de populações experimentais de Drosophila e outros organismos tem-se demonstrado, segundo Barker (1971), que quando duas espécies são colocadas em competição, em ambiente restrito, uma das espécies é eliminada. O tempo de eliminação, curto ou longo, depende da constituição genética

das estirpes competidoras e das condições ambientais. Entretanto, alguns autores têm apresentado argumentos contrários ao princípio de exclusão competitiva, entre os quais, destacam-se Ayala (1968, 1969 c, 1970 b, 1972) e Levin (1967, cf. Ayala, 1970 b).

Nos últimos anos dois métodos de medida foram desenvolvidos para inferências à respeito da aptidão relativa ou competitiva. Claringbold e Barker (1961) descreveram um método para comparar a aptidão de uma população de Drosophila melanogaster por meio do desempenho (aptidão competitiva) dessa população em relação a uma população de D. simulans. Barker (1967), em outro experimento com essas mesmas espécies, utilizou esse mesmo modelo de cálculo.

Ayala (1969 d) desenvolveu um modelo aplicável quando o número das duas espécies competidoras são comparadas em curtos intervalos de tempo (uma semana). Por esse método é estimada a aptidão de uma espécie pelo seu desempenho em condições de competição interespecífica.

O modelo referido acima leva a uma super-estimação da aptidão competitiva. Essa super-estimação fica corrigida com uma alternativa sugerida pelo autor no mesmo trabalho. Essa alternativa é o coeficiente de regressão em que uma das variáveis é o tempo e a outra é o logaritmo natural da fração cujos membros são os números totais das duas espécies competidoras, em cada tempo (veja-se, para mais detalhes, Materiais e Métodos pág. 45).

1.4. Conceito e medida da aptidão darwiniana ("Darwinian fitness")

São encontradas na literatura, como sinônimos de aptidão darwiniana, as expressões: aptidão relativa, valor adaptativo e valor seletivo (veja-se, à esse respeito, Ayala 1969 a e Anderson 1969).

É notório, conforme salienta Dobzhansky (1955), o fato de que a concepção de seleção natural de Darwin estava baseada na idéia de Malthus de que, mesmo os organismos menos fecundos produzem maior descendência do que a que pode sobreviver em função do alimento existente; e o fato de que a mortalidade diferencial das progênies dos portadores de diferentes genótipos realiza a seleção natural através da contribuição diferencial desses genótipos ao "gene pool" das gerações seguintes.

Segundo Dobzhansky (op. cit.), a aptidão darwiniana é um conceito estatístico que mede a eficiência de um dado genótipo em reproduzir-se num determinado meio. Assim, a reprodução diferencial dos genótipos conduz a um aumento de frequência de alguns e a diminuição da frequência de outros (cf. Ayala 1969 a).

A medida comparativa do sucesso reprodutivo dos portadores de um determinado genótipo, em relação ao dos portadores de outro genótipo, numa situação em que as populações dos dois genótipos estejam coexistindo no mesmo ambiente, é denominada aptidão darwiniana (cf. Dobzhansky 1955, 1968 b, 1970 e Mourão e Ayala 1972).

Há pois seleção natural quando há reprodução diferencial entre indivíduos, entre genótipos, ou entre classes de indivíduos ou genótipos.

Conforme Dobzhansky (1968 b), como o "adaptedness", a aptidão darwiniana é uma função do genótipo e do ambiente.

A aptidão darwiniana e o estado-de-ser-adaptado são con-

ceitos correlatos, conforme Mourão e Ayala (1972), porém distintos. Dobzhansky (1968 b, 1970) e Ayala (1969 a) têm enfatizado a diferença entre os dois conceitos: "são medidas de propriedades ou qualidades diferentes de vida". Segundo Ayala (1969 a), o estado-de-ser-adaptado, de uma população ou de um genótipo, a um determinado ambiente é a medida da capacidade dos organismos dos portadores de um dado genótipo ou de uma população de sobreviver e reproduzir-se nesse ambiente; desse modo, enquanto o estado-de-ser-adaptado é uma medida absoluta, a aptidão darwiniana é uma medida relativa. O conhecimento do estado-de-ser-adaptado de populações polimórficas para determinar dos genótipos pode ou não possibilitar a previsão de aptidão darwiniana desses genótipos em populações monomórficas e vice-versa (veja-se, para mais detalhes, Dobzhansky 1970, capítulo 5).

Conforme Mourão e Ayala (1972) os dois parâmetros, estado-de-ser-adaptado e aptidão darwiniana, podem ocasionalmente não coincidir. Segundo esses autores, genótipos com alta aptidão darwiniana não possuem, necessariamente, um alto "adaptedness". Um exemplo recente dessa situação, aparentemente paradoxal, é o de Dawson (1968), que observou na competição entre duas espécies de coleópteros do gênero Tribolium (T. castaneum e T. confusum) o surgimento de um mutante para cor de olhos na primeira espécie, no início do experimento. Enquanto aumentava gradualmente em número a frequência desse mutante, o número de indivíduos de T. castaneum gradualmente decrescia, até sua completa eliminação. A explicação, conforme Ayala (1969 a), é que o mutante apresentava uma alta aptidão darwiniana em relação ao alelo selvagem (competição intraespecífica); todavia, a aptidão competitiva da população de T. castaneum ou o seu "ada-

ptedness" ao ambiente experimental decrescia. A mais clara explicação desse fenômeno, segundo Ayala (1970 b), é que o alelo mutante de T. castaneum tem alta aptidão darwiniana em relação ao seu alelo selvagem mas é inferior ao alelo selvagem T. confusum na competição interespecífica (aptidão competitiva).

Mourão e Ayala (1972) postulam, de acordo com seus resultados, que certas medidas de populações como a carga genética e a aptidão darwiniana média não possibilitam, necessariamente, indicação de quão bem uma população está adaptada ao seu ambiente.

Inúmeras técnicas de medida da aptidão darwiniana ou de análise da seleção em populações experimentais têm sido descritas desde o trabalho de L'Héritier e Teissier (1934, cf. Anderson, 1969).

Para se estimar a aptidão darwiniana há o modelo descrito por Sved e Ayala (1970), que é, segundo eles, essencialmente o mesmo considerado por Prout (1965), ou seja, um modelo de geração discreta para análise da seleção. Por esse modelo pode-se estimar os componentes viabilidade e fertilidade da aptidão (veja-se, para mais detalhes, Materiais e Métodos pág. 48).

1.5. Variações da carga genética:

A vista da literatura existente, e que não se pretende esgotar neste trabalho, a carga genética autossômica de algumas espécies do gênero Drosophila apresenta variações na magnitude de seus valores quando se considera uma ou mais localidades geográficas. Assim, os dados existentes na bibliografia especializada, evidenciam uma nítida flutuação da carga genética do cromossomo II de Drosophila melanogaster quando, numa mesma localidade, consideram-se as variações climáticas devidas às

estações do ano e também quando são consideradas regiões biogeográficas diferentes. Neste último caso torna-se bastante difícil distinguir-se se as variações da carga genética entre as localidades consideradas são devidas a fatores ecológicos ou às diferenças de latitude e longitude.

Pretendemos, nesta Introdução, considerar tão separadamente quanto possível, variações da carga genética relacionadas às estações do ano, às condições ecológicas, às diferentes populações naturais e à distribuição geográfica da espécie.

1.5.1. Quanto às estações do ano:

Informações sobre o impacto das estações do ano na estrutura genética das populações naturais de Drosophila, sob a forma de flutuações de genes ou complexos gênicos, tanto em relação à variabilidade gênica (carga genética e bandas eletroforéticas) como em relação às inversões cromossômicas, não são raras na literatura especializada.

Dubinín (1946) e Postnikova (1948, cf. Dobzhansky, 1955) acreditavam que os genes letais são relativamente raros na primavera, frequentes no verão e outono e de frequência reduzida no inverno.

Olenov e cols. (1939, cf. Dubinín, 1946) observaram, pela primeira vez, variação da carga genética em relação às estações do ano, ao constatarem um aumento de 8% na frequência de cromossomos II letais de D. melanogaster nas populações de Uman (URSS), de agosto à setembro de 1937 e um aumento de 8,1% de agosto à setembro de 1938, na mesma população.

Dubinín (1946) comparando as frequências de letais em doze populações amostradas em julho, setembro, outubro e novembro, de 1932, em diferentes localidades da Rússia, verificou

que as frequências desses genes aumentaram sucessivamente de 14% em julho para 25,1% em setembro, 26,1% em outubro e 38,9% em novembro. Dubinin (op. cit.) procurou então explicar as variações da carga genética, tanto quantitativa como qualitativamente. Assim, atribuiu a discrepância na concentração de letais à rápida eliminação desses genes numa parte do ciclo das estações e à acumulação dos mesmos em outra parte do ciclo, havendo um claro aumento na concentração com a vinda do verão. Por outro lado, quando o tamanho da população era grande, havia extenso conjunto de genes recessivos detrimenais, cada um com baixa frequência; porém, quando diminui o tamanho da população, diminui a variedade desses genes (cf. Pavan, 1951). Entretanto, quando a população recomeça a crescer em número, há poucos genes diferentes, porém cada um com alta frequência.

Segundo Ives (informação pessoal à Pavan e cols. 1951), as frequências de letais das populações de Drosophila melanogaster de Amherst (E.E.U.U.) diminuíram significativamente nos períodos de 1938 - 1946 à 1947 - 1949; assim, a frequência de cromossomos II transportando letais ou semi-letais foi de 48% no primeiro período e de 35,6% no segundo. De acordo com Spassky e cols. (1960), Ives faz referência a ocorrência de variações temporais da carga genética do cromossomo II de D. melanogaster.

Hiraizumi e Crow (1960) encontraram, para os meses de setembro e outubro respectivamente, 24,7% e 29,4% de letais mais semi-letais, no cromossomo II de D. melanogaster de populações de Madison, Wisconsin. Segundo esses autores a razão dessa alteração não está clara; contudo sugerem três hipóteses para explicar o fenômeno: 1ª) ausência de equilíbrio entre pressão de mutação e pressão de seleção; 2ª) migração de indiví-

duos de uma população vizinha com alta frequência de letais; e 3ª) possibilidade de redução extrema do tamanho da população no inverno, com eliminação de muitos letais por homozigose e, no verão, aumento e estabilização da frequência. Greenberg e Crow (1960) analisaram 231 cromossomos de uma população natural de Madison, Wisconsin, encontrando 26% de letais. Crumpacker (1967) acha que Greenberg e Crow (1960) e Hiraizumi e Crow (1960) podem ter estudado a mesma população, dado que coletaram suas amostras na mesma localidade.

Minamori e Saito (1964, cf. Crumpacker, 1967) estudaram populações naturais de D. melanogaster de cinco localidades do Japão, durante o verão e o outono de dois anos sucessivos. Verificaram que a frequência de cromossomos II letais e semi-letais variou entre 2% e 21%, de estação para estação, de ano para ano e entre as cinco localidades.

Paik (1960, cf. Crumpacker, 1967) chegou à idênticas conclusões para três populações de D. melanogaster da Coréia, encontrando uma variação entre 7% e 15% de letais mais semi-letais.

Hoenigsberg, Granobles e Castro (1969) observaram mudanças cíclicas nas frequências de letais e semi-letais, em doze amostras coletadas em épocas diferentes em Fusagasugá na Colômbia, que estariam correlacionadas com as características do clima; as frequências de letais mais semi-letais variaram de 35% a cerca de 70%.

Hoenigsberg e Navas (1965), constataram que a predominância de esterilidade entre fêmeas ou entre machos varia de uma localidade para outra e que, conforme sugerem seus dados, há uma flutuação da frequência de esterilidade de acordo com as estações.

1.5.2. Quanto às condições ecológicas

Conforme Cunha (1955) existe uma relação muito definida entre a ecologia da região que as moscas habitam e o seu grau de variabilidade em relação ao polimorfismo cromossômico; assim, populações que vivem em regiões ecológicamente pobres têm menor variabilidade que as suas congêneres de regiões ecológicamente ricas. Cunha (op.cit.) encontrou 9,4 inversões heterozigotas por fêmea de D. willistoni em regiões de savanas e florestas e apenas 0,8 nas caatingas do nordeste brasileiro.

Brncic (1966 e 1967) analisou e procurou estabelecer possíveis relações entre fatores ecológicos e diferenças geográficas, altitudinais e estacionais e a variação do polimorfismo cromossômico em D. flavopilosa do Chile

Em relação à carga genética, Cordeiro (1954) afirma: "cada mutação em Drosophila terá de coadaptar-se simultaneamente ao ambiente fisiológico interno, condicionado pelo genótipo, e ao complexo de fatores externos, físicos e biológicos".

Band (1963) sugere que uma grande diversidade genética estaria associada com um ambiente favorável e que uma reduzida diversidade genética estaria associada com um ambiente mais rigoroso. Sugere ainda que ambientes desfavoráveis podem diminuir a frequência de cromossomos letais e semi-letais, pela redução da aptidão dos heterozigotos e pelo aumento da homozigose, devido à redução do tamanho da população. Esse autor encontrou correlação negativa entre as variações de temperatura nos sete dias antecedentes às coletas e as alterações nas frequências de letais e semi-letais do cromossomo II de D. melanogaster.

Band e Ives (1968) realizaram uma análise comparativa de



dados sôbre a incidência média de letais e semi-letais em populações naturais de D. melanogaster de South Amherst, Massachusetts, dados êsses obtidos nos períodos de 1938 - 1946 e 1947 - 1964 e verificaram as seguintes associações: a frequência de letais mais semi-letais diminui de 48,8% no primeiro período a 34% no segundo período e o índice de chuvas de verão diminuiu de 50 mm do primeiro para o segundo período. Por outro lado, constataram que às maiores variações da temperatura corresponderam menores frequências de letais mais semi-letais. De acordo com esses autores, a redução da precipitação pluviométrica no verão diminuiu a frequência de letais e semi-letais, pela ação seletiva direta sobre os heterozigotos que são portadores de variantes drásticos ou indiretamente sobre a quantidade de alimento e o tamanho da população,

Hoenigsberg, Castro, Granobles e Idrobo (1969) analisaram a influência de quatro fatores ambientais - água, alimento, predadores e habitat - na magnitude da carga genética do cromossomo II de D. melanogaster, considerando a influência do biota europeu e do ambiente neotropical em que essa espécie vive. As moscas analisadas provieram de três locais nos arredores de Budapeste, na Hungria, e cinco localidades da Colômbia. Encontraram frequências de cromossomos drásticos (letais e semi-letais) variando entre 7,22% e 14,64% para a Hungria e de 25,42% a 42,58% para a Colômbia; concluíram então, que os seus resultados evidenciam diferenças suficientes entre as populações das duas localidades de modo que as características genéticas de uma população refletem a sua situação ecológica. A hipótese desses autores é que as regiões do norte produzem menor carga genética e maior norma genética, pelo fato de que a zona temperada do norte possui menor variedade de oportunidades eco

lógicas para grandes populações, ao contrário do que ocorre nos trópicos. Assim, comparando os dados de Hungria II (280 cromossomos analisados) e San Agustin I (275 cromossomos testados), constataram na primeira localidade serem letais 36 cromossomos, semi-letais 8 e quase-normais 236; na amostra da Colômbia 77 cromossomos eram letais, 39 semi-letais e 109 quase-normais.

Berg (1941-1942, cf. Dobzhansky, 1955) sugere que a taxa de mutação e a vantagem seletiva estão correlacionadas à ecologia da população. Assim, a frequência de letais nas populações naturais de D. melanogaster, que no estado heterozigoto são de trimentais, neutros ou vantajosos, depende das condições ecológicas em que a população se encontra.

Dobzhansky (1970), referindo-se ao trabalho de Pavan e cols. (1951), comenta: "Foram estudadas três populações de Drosophila willistoni: a taxa de mutação mais baixa foi para uma população do Brasil equatorial (Belém) e as populações da região sul do Brasil (São Paulo) apresentaram taxas mais altas. Parece que as taxas de mutação são ajustadas às condições climáticas e ecológicas dos habitats em que esses insetos vivem."

1.5.3. Quanto às diferentes populações naturais

Ives (1945) foi o primeiro a chamar a atenção para variações da carga genética de ordem geográfica. Analisou, de 1938 a 1942, populações naturais de Drosophila melanogaster de cinco localidades dos EEUU, desde o extremo norte (Maine) até o extremo sul (Flórida) do país. Encontrou as seguintes frequências de letais mais semi-letais: Maine 42,9%, Massachusetts 51%, Ohio 49,7%, Novo México 62,1% e Flórida 65,3%. Sugeriu então que as proporções de genes que prejudicam a viabilidade

são mais altas nas regiões em que o clima favorece cruzamentos durante todo o ano.

Hoenigsberg e cols. (1964) encontraram frequências de genes letais variando de 4,28% (Medellin) a 25,31% (Caracolisito), em cinco localidades da Colômbia.

Hoenigsberg e Navas (1965) encontraram frequências de detrimenais de 25,34% em Bogotá, 29,16% em Altiplano, 38,17% em Duitama, 48,09% em Caracolisito III e 45,55% em Caracolisito IV. Esses autores verificaram que as populações das regiões quentes produzem maior biomassa e possuem maior número de letais que as populações das regiões mais altas e frias dos Andes. Por outro lado, observamos no trabalho desses autores que as regiões mais altas, Bogotá e Altiplano, com cerca de 2.600 m, apresentam uma frequência média de letais mais semi-letais de 27,25% e as regiões mais baixas, Duitama, Caracolisito III e IV, com altitude inferior à 2.000 m, apresentam uma frequência média de detrimenais de 43,93%. Hoenigsberg e Navas (op. cit.) concluíram que as populações neotropicais por eles estudadas possuem menor carga letal que as da América do Norte.

Segundo Ives (1945), as populações de Drosophila melanogaster dos EEUU são comparativamente grandes em relação às da URSS e contínuas no tempo, tanto nas áreas tropicais e subtropicais como na zona temperada do norte dos EEUU, o que explicaria as diferenças na magnitude da carga genética do cromossomo II dessa espécie, quando se compara os dados obtidos para populações da URSS com aqueles de populações dos EEUU.

Pelos resultados dos trabalhos de Ives (1945), Dubinin (1946), Hiraizumi e Crow (1960), Greenberg e Crow (1960), Minamori e Saito (1964, cf. Crumpacker, 1967), Paik (1960, cf. Crumpacker, 1967), Hoenigsberg e cols. (1964), Hoenigsberg e Navas

(1965) e Hoenigsberg, Granobles e Castro (1969), entre outros, parece existir uma variação de ordem geográfica da carga genética do cromossomo II de Drosophila melanogaster, resultante da influência do ambiente na estrutura genética das diferentes populações naturais dessa espécie.

Assim, interessantes associações podem ser estabelecidas entre as populações amostradas por Ives (1945), Dawood (1961), Paik (1960, cf. Crumpacker, 1967), Goldshmidt (1951, cf. Dawood, 1961), Goldshmidt e cols. (1955, cf. Dawood, 1961) e Minamori e Saito (1964, cf. Crumpacker, 1967) e as coordenadas geográficas.

Comparando as populações amostradas por Dawood (1961), da região do baixo Egito, respectivamente Mehala El-Kubra, Wadi El-Natroun e Bubaria (lat. Norte aprox. 31°), com as da Flórida (Winter Park - lat. Norte aprox. 28°), encontramos uma redução de 36% da frequência de detrimenais para as populações do baixo Egito, em relação às da Flórida. Seguindo o mesmo raciocínio, comparando as frequências de detrimenais do Novo México (62,1%, lat. Norte aprox. 35°) com as encontradas por Goldshmidt em 1951 e Goldshmidt e cols. em 1955 para Israel (39,1%, lat. Norte aprox. 32°), constatamos uma redução de cerca de 23% na frequência de drásticos.

Comparando os dados de Ives (1945) para Ohio (Massillon, 49,7%, lat. Norte aprox. 41°) com os dados de Paik (1960, cf. Crumpacker, 1967) para a Coreia (de 7 a 15%, lat. Norte, aprox. estimada para Seoul, de 37°), constatamos uma redução entre 42,7% e 34,7% na frequência de letais mais semi-letais.

Quando comparamos as frequências de letais mais semi-letais assinaladas por Minamori e Saito para o Japão (2 a 21%) e as da Coreia, com a frequência encontrada para Israel, veri-

ficamos uma redução de aproximadamente 24% na frequência de cromossomos detrimenais entre Israel e Coréia e uma redução de cerca de 18% entre Israel e Japão; a essas reduções corresponde um aumento de Longitude Este de Greenwich da ordem de mais ou menos 100°.

Pode-se constatar, tanto em longitude Oeste como Este de Greenwich, que a frequência de letais mais semi-letais, diminui com o aumento da latitude Norte, pelo menos em relação aos dados analisados; assim, entre o Maine (Belfast-lat. Norte aprox. de 44°) e a Flórida (Winter Park-lat. Norte aprox. de 28°), há uma diminuição de 22% na frequência de detrimenais; e, entre o Egito e a Coréia, a uma diferença de aproximadamente 6° de lat. Norte corresponde uma diminuição média de 20% da carga genética detrimenais.

A diferença entre Egito e Coréia é mais acentuada que a verificada para Flórida e Maine, provavelmente devido a grande diferença de longitude: cerca de 96° Este entre as duas primeiras localidades para apenas 12° Oeste entre Flórida e Maine.

Por outro lado, podemos observar que a redução da carga genética do cromossomo II de Drosophila melanogaster é muito mais acentuada no sentido long. Oeste para long. Este de Greenwich do que a redução do Equador para os Pólos.

1.5.4. Quanto à distribuição geográfica da espécie

Drosophila melanogaster é uma espécie cosmopolita, de habitat doméstico e, de acordo com Patterson e Stone (1952), essa espécie ocorre nas seis regiões zoogeográficas do mundo.

Patterson e Wagner (1943) atribuíram à essa espécie a designação doméstica, pelo fato de viver em habitats associados a habitações humanas; todavia, para o Brasil, é relatada a ocor

rência dessa espécie em campos cerrados (cf. Pavan, 1959).

Segundo Crumpacker (1967) os dados sobre a carga genética autossômica das populações da região temperada norte (Coreia, Japão e URSS) reforçam a hipótese de Ives (1945 e 1954, cf. Crumpacker, 1967), de que a frequência de cromossomos II letais e semi-letais decresce do Equador para o Norte. De acordo com este último autor, desde que se admite que Drosophila melanogaster tenha surgido nas regiões tropicais ou subtropicais, as populações das regiões mais setentrionais são pequenas, marginais e altamente especializadas. Minamori e Saito (1964, cf. Crumpacker, 1967) verificaram, por testes de alelismo, que as cinco populações por eles estudadas tinham um tamanho geneticamente ativo pequeno, com homozigose relativamente alta e uma baixa frequência de genes deletérios alelos.

Pavan e cols. (1951) encontraram, para as populações de D. willistoni da região central (tropical) do Brasil, uma frequência de 41,2% de letais e semi-letais para o cromossomo II e Cordeiro (1954) encontrou, para esse mesmo cromossomo, uma frequência de 28,4% de letais, para a região subtropical do Brasil (Rio Grande do Sul).

Segundo Crumpacker (1967), os resultados de D. willistoni, obtidos por Townsend em 1952 e Cordeiro e cols., em 1958, mostraram que as populações marginais contêm menor frequência de cromossomos letais e semi-letais que as populações da parte central da distribuição dessa espécie, onde a diversidade de habitats, ou seja, oportunidades ecológicas variadas, é muito maior.

Recentemente (1972) Mourão, Gallo e Bicudo (comunicação pessoal), confirmaram os resultados de Pavan e cols. (1951), para a região tipicamente tropical de São José do Rio Preto

(SP), ao encontrarem 42,3% de cromossomos II de D. willistoni, letais e semi-letais.

O mesmo fenômeno assinalado por Ives (1945) para D. melanogaster e para D. willistoni por Pavan e cols. (1951) repete-se, conforme este último autor, para D. pseudoobscura (espécie típica da zona temperada), quando se compara a frequência de $30 \pm 4,2\%$ de letais e semi-letais de cromossomos III dessa espécie, nas populações do México e Guatemala, a $13,9 \pm 1\%$ nas populações que habitam as montanhas da Califórnia.

Uma interessante relação pode ser estabelecida entre o conteúdo de letais e semi-letais do cromossomo II de D. melanogaster e a idade, em escala geológica, das regiões bioclimáticas que essa mosca habita. Assim, nas regiões atingidas pela última glaciação pleistocênica, que ocorreu entre aproximadamente 35 e 40 mil anos atrás, e que atingiu extensa áreas da América do Norte, Eurásia e Argentina, a carga genética é significativamente menor que nas zonas não atingidas por essa glaciação, como por exemplo, Flórida, Colômbia e Brasil.

As diferenças entre as regiões atingidas e não atingidas pela glaciação pleistocênica, comentadas por Pavan (1951), em sua tese de Livre-Docência, são sumarizadas abaixo: 1ª) a zona tropical possui uma biosfera com uma história mais longa e menos conturbada e sofreu "mudanças menos drásticas para as condições de vida"; e 2ª) "a maior parte dos organismos que hoje habitam a zona temperada ou frígida é composta de organismos recém-chegados (em linguagem geológica) e que sofreram um processo especial de evolução.....".

Brieger (1961) parece ter também ponto de vista semelhante ao de Pavan (1951) ao afirmar: "sendo assim, o histórico geológico das duas zonas, profundamente diferentes, podemos es

perar que a marcha da evolução também tenha se desenvolvido de forma diversa em ambas as zonas."

A redução da carga genética, como um subproduto da variabilidade, do Equador para os Pólos, talvez possa representar uma diminuição da flexibilidade ou plasticidade evolutiva, em troca de uma vantagem adaptativa temporária, pela conquista de novos territórios pelas espécies que invadiram as terras despovoadas do após glaciação.

Pela bibliografia apresentada e que não se pretendeu esgotar, parece-nos não restarem dúvidas quanto a heterogeneidade dos valores da carga genética do cromossomo II de Drosophila melanogaster detectados nas diversas regiões do globo. Há por outro lado indícios de que essa variabilidade seja de caráter adaptativo.

Assim, Hoëhigsberg, Castro e Granobles (1969), ao estudarem populações de D. melanogaster de Fusagasugá, sugeriram que as flutuações estacionais dos genes para a esterilidade diferencial de machos e fêmeas constituem-se num importante agente de manutenção da capacidade genética de adaptação dessas populações de Fusagasugá (Colômbia).

Dubinín (1946) relacionou a quantidade de mutabilidade à adaptação das populações naturais quando essa quantidade de mutabilidade, expressando as transformações evolutivas das populações, altera-se com a evolução das espécies e é diferente de uma população à outra.

Dobzhansky (1970) enfeixa a contribuição da mutação à diversidade genética da seguinte maneira: "Básicamente, a diversidade genética não é mantida por novos mutantes, mas pelas vantagens da heterozigose de genes alelos e complexos gênicos que são mantidos por seleção natural e também por flutuações

ambientais no espaço e no tempo, que alteram os sinais e as grandezas das vantagens e desvantagens seletivas. Com uma estrutura de população deste tipo, a supressão total do processo de mutação provavelmente não conseguiria alterar a plasticidade evolutiva das espécies, durante muitas gerações."

1.6. Variações de parâmetros de populações experimentais

Neste tópico pretendemos comentar sumariamente as variações dos valores das medidas realizadas em populações experimentais de Drosophila, quando se considera a variabilidade genética presente nessas populações.

A teoria de Darwin, segundo a qual a evolução se processa pela seleção natural, serviu de suporte para a hipótese de Ayala (1969 a) de que "um aumento na variabilidade genética pode resultar no aumento da taxa de adaptação de uma população ao seu ambiente", dado que variantes genéticas que aumentam o estado-de-ser-adaptado de seus portadores ao ambiente, são diferencialmente multiplicados pela seleção natural. Essa hipótese foi considerada pelo autor promovendo um aumento da variabilidade genética de populações experimentais de dois modos diferentes: por hibridação e por irradiação.

Na primeira situação, isto é, aumento da variabilidade genética por hibridação, Ayala (1965 a) estudou seis populações experimentais de Drosophila serrata de modo a detectar a influência da quantidade de variabilidade genética no estado-de-ser-adaptado. Das seis populações, duas foram fundadas com moscas provenientes de uma linhagem de Popondetta (Nova Guiné), duas com indivíduos de uma linhagem de Sidney (Austrália), e duas com indivíduos híbridos F_1 das duas linhagens de Popondetta e Sidney. Constatou que, em duas temperaturas diferentes

(19º e 25º), as duas populações híbridas possuíam tamanho médio (número de adultos sobreviventes) e produtividade superiores às duas populações da linhagem parental de Popondetta. Os resultados encontrados concordam com a hipótese proposta pois a recombinação do material hereditário de Popondetta e Sidney nas populações fundadas com híbridos teria originado novos genótipos com alta capacidade de sobrevivência nas condições do experimento.

Na segunda situação, isto é, aumento da quantidade de variabilidade genética por irradiação, Ayala (1969 b) constatou, em três populações irradiadas e três populações controle não irradiadas, de Drosophila birchii, que o tamanho médio e produtividade semanal eram maiores nas primeiras; concluiu então que a taxa de adaptação era maior nas populações irradiadas, nas quais a variabilidade genética induzida por radiação, associada à ação da seleção natural, teria originado novos genótipos com alta capacidade de sobrevivência nas condições do experimento.

Ayala (op. cit.) afirma então que as altas taxas de evolução verificadas nas populações hibridizadas e irradiadas é devida a forte pressão de seleção atuando numa direção constante; a maior quantidade de variabilidade genética de que essas populações são portadoras resulta na produção de genótipos com alta capacidade de sobrevivência nas condições dos experimentos (veja-se também, a esse respeito, Ayala, 1968).

Continuando o raciocínio podemos pois concluir:

a) que o teorema fundamental da seleção natural de Fisher (a taxa de aumento da aptidão de uma população de organismos, num dado tempo, é igual à sua variância genética na aptidão, nesse tempo), referindo-se à aptidão média dos genótipos

nas populações, pode ser estendido, no mínimo numa forma qualitativa, à evolução do estado-de-ser-adaptado de uma população a um certo ambiente, pois este aumenta numa taxa proporcional à variabilidade genética presente na população (cf. Ayala, 1969 a); e

b) que, como mostram experimentos de laboratório com Drosophila, que populações com grande variabilidade genética possuam grande tamanho e que a taxa de evolução do estado-de-ser-adaptado de uma população a um novo ambiente está positivamente relacionada com a soma inicial de variabilidade genética (cf. Ayala, 1968).

Carson (1961 a) estudou a aptidão relativa de duas linhagens de Drosophila robusta, sendo uma de Missouri e outra de Nebraska, regiões respectivamente central e marginal da área de distribuição dessa espécie. Segundo esse autor, a alta aptidão relativa da linhagem de Missouri, nas condições do experimento, parece estar relacionada com o alto grau de polimorfismo cromossômico que ela contém; seu desempenho é superior ao da linhagem estruturalmente homozigota da região marginal, quanto à produtividade e quanto ao tamanho das populações. Além disso, populações fundadas com híbridos F_1 de Nebraska e Missouri tiveram desempenho, que não ultrapassou o das populações parentais de Missouri, mas foi superior ao das populações de Nebraska.

Os resultados de Ayala e Carson discutidos acima e associados aos de outros pesquisadores (e.g. Carson 1958 e 1961 b, Strickberger 1965, Ohba 1967 cf. Ayala 1968, Mourão e Ayala 1971 a, Sperlich e Karlik 1970 e 1972), submetendo espécies diferentes a técnicas de trabalho diferentes, são todos concordantes com a idéia de que a taxa de evolução do estado-de-ser

-adaptado de uma população a um novo ambiente, está positivamente relacionada à quantidade inicial de variabilidade genética.

O estudo da heterogeneidade dos elementos experimentais, em relação a medidas de parâmetros populacionais, tem sido realizado isoladamente para cada tipo de medida, com vistas ao controle da variabilidade genética dos elementos experimentais e da própria segurança do experimento. São relativamente escassos estudos simultâneos de duas ou mais medidas usuais da Genética de Populações, utilizando os mesmos elementos experimentais.

Considerando que certas medidas de populações, como a carga genética, não quantificam necessariamente (como foi dito na pág. 16) a adaptabilidade de uma população ao seu ambiente, pretendeu-se, na presente contribuição, estudar o desempenho, em laboratório, de uma parcela do genoma selvagem de Drosophila melanogaster, representada pelo cromossomo II, em situação homo e heterozigótica, simultaneamente quanto a medidas essencialmente numéricas, como é o caso da carga genética, e quanto a medidas principalmente adaptativas, como é o caso dos parâmetros estimados através das populações experimentais.

Admitindo que a Evolução seja, em última análise, mudanças adaptativas nos genótipos das populações e, por outro lado, que as potencialidades evolutivas das espécies estejam representadas pelos seus recursos adaptativos, torna-se de importância fundamental conhecer os sinais e as grandezas adaptativas dos genótipos, a fim de estimar-se as vantagens e desvantagens ou mesmo a neutralidade adaptativa dessas grandezas.



2. MATERIAIS E MÉTODOS

Foram utilizadas na execução do presente trabalho, duas espécies de moscas: Drosophila melanogaster Meigen (moscas capturadas na natureza e a linhagem CyL/Pm) e Drosophila pseudoobscura Frolowa (linhagem 211).

2.1. Coleta e identificação de amostras da natureza

As coletas de D. melanogaster foram realizadas em um pomar de jabuticabeiras que ocupa uma área de cerca de 100 x 80 m, na chácara Felicidade, situada nas proximidades do cruzamento da Rodovia Washington Luiz com a Avenida Alberto Andaló, no perímetro suburbano da cidade de São José do Rio Preto (SP).

Ao todo foram feitas 17 coletas, entre janeiro de 1971 e setembro de 1972, totalizando 17.300 indivíduos. A frequência de fêmeas de D. melanogaster foi de 1,01% (175 indivíduos), das quais foi possível extrair 133 linhagens homozigotas para um cromossomo II selvagem.

As coletas foram feitas sempre sobre iscas de banana fermentada naturalmente seguindo os procedimentos convencionais para captura de drosófila.

Terminada a coleta, as moscas eram transportada para o laboratório, eterizadas e examinadas com o auxílio de um microscópio estereoscópico modelo Wild M - 4. Cada fêmea de D. melanogaster era colocada em um tubo contendo meio de cultura, dando origem a uma linhagem.

Para identificação das fêmeas de D. melanogaster utilizamos a técnica descrita por Gallo (1970), baseada em dois caracteres: a largura de uma região da faceta e a distribuição



da pigmentação no 6º tergito abdominal.

2.2. As linhagens de laboratório

Foram utilizadas duas linhagens de laboratório: uma de D. melanogaster e outra de D. pseudoobscura.

A linhagem de D. melanogaster, chamada CyL/Pm, foi utilizada para a preparação de indivíduos homozigotos para cromossomos II selvagens.

Wallace (1951), descreve essa linhagem como $In (2L + 2R) Cy, al^2 Cy 1t^3 L^4 sp^2 / Pm$. O cromossomo designado como CyL é portador de Cy (curly), um gene dominante que condiciona a curvatura das asas para cima, e L (lobe), um gene dominante que dá formato lobado ou entalhado aos olhos; segundo Wallace (op. cit.), "em adição a esses genes marcadores dominantes esse cromossomo transporte duas grandes inversões, uma em cada braço, que eliminam efetivamente o "crossing-over". Segundo ainda o mesmo autor, o "crossing-over" entre as duas inversões origina moscas Cy e moscas L, com frequência menor que 1,0%. O cromossomo designado como Pm (plum) é portador de um gene dominante que dá cor parda - roxa para Dobzhansky (1970) - aos olhos. Apesar de essas moscas serem heterozigotas para os três genes mutantes, Cy, L e Pm, as culturas se mantêm nessa condição devido à letalidade desses genes em dose dupla. Por essa razão esses estoques foram denominados de sistemas letais balanceados (cf. Sinnott, Dunn e Dobzhansky, 1961).

A linhagem de D. pseudoobscura, polimórfica para as inversões Ar e CH do cromossomo III, foi utilizada em populações experimentais de competição com linhagens de D. melanogaster homozigotas para o cromossomo II.



Segundo Mourão e Ayala (1971 b), essa linhagem é proveniente da caixa de populações 211, do Prof. Th. Dobzhansky, estabelecida com 30 linhagens coletadas em Piñón Flats, no monte San Jacinto, Califórnia em 14 de março de 1961 e mantida à 25°C (cf. Ayala, 1967).

2.3. Meios de Cultura

Foram utilizados, na realização do presente trabalho, dois tipos de meio de cultura, regularmente preparados no laboratório. Um deles, à base de banana, para a manutenção do estoque CyL/Pm e para os experimentos de carga genética. A linhagem 211 de D. pseudoobscura e as populações experimentais foram mantidas em meio de cultura à base de trigo e fubá.

A composição desses meios de cultura é a seguinte:

ingredientes	banana	trigo-fubá
1. água	1.000ml	1.000ml
2. agar-agar	18g	5g
3. banana	800g	-
4. Fubá	-	70g
5. trigo	-	100g
6. maizena	-	20g
7. mel Karo	25ml	50ml
8. gelatina	-	10g
9. fermento Fleischmann	25g	8g
10. sol. alcoól. de nipagin à 10%	8ml	8ml
11. ácido propiônico	2ml	1ml

Em ambos os meios de cultura as moscas se desenvolvem bem e apresentam progênie numerosa, sem alterações do ciclo

ovo-adulto, como as encontradas por Hoenigsberg (1971) para algumas espécies do grupo willistoni, em relação ao meio de cultura convencional de Banana-Agar e ao meio de Goiaba-Agar.

Foram utilizados dois tipos de frascos com meio de cultura: a) garrafas de 1/4 de litro às quais vamos nos referir sempre como "garrafas"; e b) tubos de 2,5 cms de diâmetro por 10 cms de altura aos quais vamos nos referir sempre como "tubos".

2.4. Técnica de cruzamentos para detecção da carga genética

O esquema de cruzamentos utilizado na presente contribuição foi desenvolvido por Wallace (1956) e consiste numa série de cruzamentos que permitem obter, em F_3 , quatro classes de moscas: homozigotas ($+_1/+_1$) para o cromossomo selvagem testado; heterozigotas para o cromossomo em questão e um cromossomo geneticamente marcado ($CyL/+_1$ e $Pm/+_1$); e uma classe (CyL/Pm) que não transporta o cromossomo testado. Esta técnica de cruzamentos foi utilizada também por Spassky e cols. (1960) e Hoenigsberg e Navas (1965), entre outros. Conforme esses autores a classe que não transporta o cromossomo selvagem serve como um denominador comum e sua presença permite a detecção de efeitos dominantes dos cromossomos testados ou, como salienta Wallace (1968), diz nos muito mais sobre a dominância das mutações "recessivas", que os esquemas de cruzamentos mais simplificados, com F_3 de dois tipos de classes: homozigota para o cromossomo selvagem e heterozigota para esse mesmo cromossomo.

Para a colocação de cromossomos selvagens em homozigose um macho F_1 de cada fêmea coletada na natureza foi cruzado

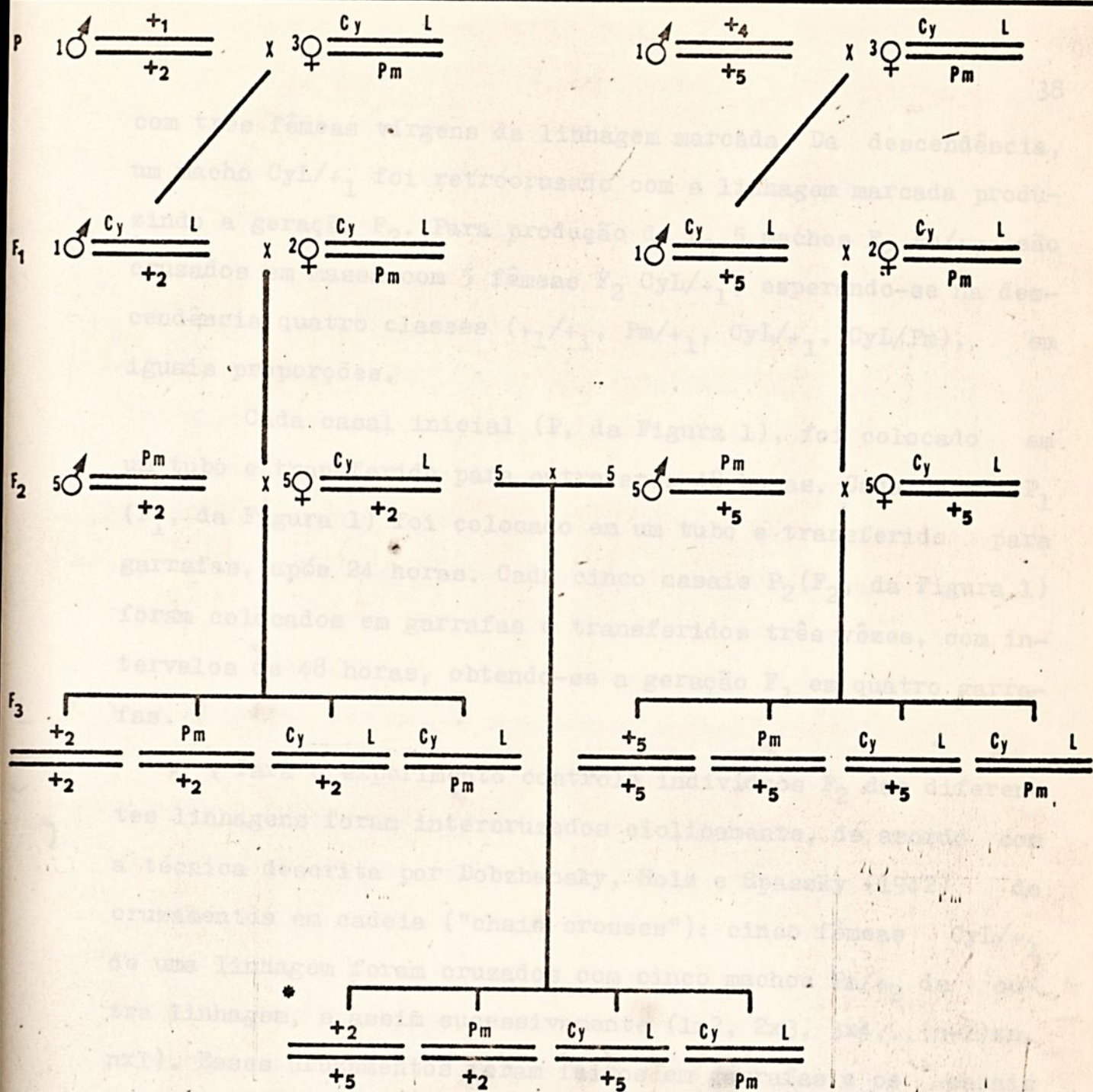


Fig. 1 - Esquema de Cruzamentos

* Controle

com três fêmeas virgens da linhagem marcada. Da descendência, um macho $CyL/+_1$ foi retrocruzado com a linhagem marcada produzindo a geração F_2 . Para produção de F_3 5 machos F_2 $Pm/+_1$ são cruzados em massa com 5 fêmeas F_2 $CyL/+_1$, esperando-se na descendência quatro classes ($+_1/+_1$, $Pm/+_1$, $CyL/+_1$, CyL/Pm), em iguais proporções.

Cada casal inicial (P , da Figura 1), foi colocado em um tubo e transferido para outro após 48 horas. Cada casal P_1 (F_1 , da Figura 1) foi colocado em um tubo e transferido para garrafas, após 24 horas. Cada cinco casais P_2 (F_2 , da Figura 1) foram colocados em garrafas e transferidos três vezes, com intervalos de 48 horas, obtendo-se a geração F_3 em quatro garrafas.

Para o experimento controle indivíduos F_2 das diferentes linhagens foram inter cruzados ciclicamente, de acordo com a técnica descrita por Dobzhansky, Holz e Spassky (1942) de cruzamentos em cadeia ("chain crosses"): cinco fêmeas $CyL/+_1$ de uma linhagem foram cruzados com cinco machos $Pm/+_2$ de outra linhagem, e assim sucessivamente (1×2 , 2×3 , 3×4 , ..., $(n-1) \times n$, $n \times 1$). Esses cruzamentos foram feitos em garrafas e os casais transferidos três vezes com intervalos de 48 horas, obtendo-se a descendência em quatro garrafas.

Os indivíduos F_3 , como também os descendentes do cruzamento controle, foram contados de 11º dia após a colocação dos 5 casais na garrafa até o 18º dia inclusive, dada a possibilidade de ocorrência de uma nova geração no mesmo vidro, a partir desta data (cf. Cavalcanti, 1950 e Gallo, 1970).

2.5. As populações experimentais

O esquema básico de manutenção de populações experimentais de Drosophila em garrafas foi desenvolvido por Buzzatti-Traverso (1955) e modificado por Dobzhansky e Pavlovsky (1961).

A técnica da transferência seriada, tal como a empregamos, foi a seguinte:

As populações são mantidas em garrafas de um quarto de litro. As moscas fundadoras são introduzidas em uma garrafa com meio de cultura fresco, onde depositam ovos durante uma semana. A cada sete dias as moscas sobreviventes são coletadas, esterizadas, contadas e pesadas e, em seguida, transferidas para uma garrafa nova. Quando as moscas começam a nascer nas garrafas onde os ovos foram depositados, elas são coletadas, esterizadas, contadas e pesadas e, em seguida, transferidas para a nova garrafa, juntamente com a população adulta sobrevivente.

Depois que se atinge cinco garrafas, cada vez que a população é trabalhada, prepara-se uma garrafa nova e descarta-se a mais velha das cinco. Desse modo, a garrafa mais nova contém a parcela adulta da população e as outras quatro contém ovos, larvas, pupas e moscas recém-nascidas; as moscas recém-nascidas constituem a parcela jovem da população. Cada garrafa permanece na população durante 5 semanas, sendo descartada no 36º dia.

De acordo com Levene (veja-se apêndice de Dobzhansky e Pavlovsky, 1961), o processo de nascimento é essencialmente discreto. Para a estimativa da longevidade é considerado o momento em que o indivíduo integra a população e não o momento do nascimento biológico. Para propósitos matemáticos os nascimentos somente são considerados quando os indivíduos jovens são adicionados à população e as mortes depois que os indivíduos jovens passem a integrar a população. Portanto, os nasci-



mentos são considerados de sete em sete dias.

O tempo de eterização, após as moscas terem sido coletadas e introduzidas em uma garrafa sem meio de cultura e livre de éter foi, em nosso caso, de acordo com testes de tolerância previamente realizados, de 80 segundos, tempo este suficiente para o manuseio das populações.

Para propiciar um substrato de pouso e pupação, foram utilizadas tiras quádruplas de papel de guardanapo não acetinado (marca Grand Hotel), de aproximadamente 3,50 x 12 cms, dobradas em forma de arco, parcialmente pressionadas nos bordos do meio de cultura. De acordo com Mourão (comunicação pessoal), a tira de papel assim disposta na garrafa, é conveniente, pois as moscas ainda eterizadas, podem ser colocadas sobre as dobras do papel.

Para a pesagem das moscas foi utilizada uma balança com sensibilidade de 0,1 mg (Sartorius, modelo 2743).

Todas as populações foram mantidas em câmara de temperatura constante à $25 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$.

2.5.1. Grupos de populações experimentais

Dos cromossomos II selvagens extraídos, foram utilizadas 10 linhagens normais (cromossomos n^{os} 6,8,10,12,17,18,19, 24,27 e 32) e duas subvitalis (cromossomos n^{os} 7 e 15) para a fundação de 75 populações experimentais. Para cada um dos 12 cromossomos escolhidos foram fundadas 5 populações distribuídas em 3 grupos:

a) uma população iniciada com 600 indivíduos, em cultura pura (uma espécie só), para medida do estado-de-ser-adaptado;

b) três populações para medida da aptidão competitiva em relação à Drosophila pseudoobscura. As proporções de D. melanogaster e D. pseudoobscura nas três populações foram respectivamente 1:1, 1:2 e 1:3, mas cada uma delas foi iniciada com 200 D. melanogaster; e,

c) uma população iniciada com 300 casais (fêmeas virgens), de genótipo CyL/+, para medida da aptidão darwiniana.

Para os três grupos de populações experimentais foram preparados respectivamente três grupos de populações controle, totalizando 15 populações:

a) três populações iniciadas com 600 indivíduos sendo 50 moscas de cada uma das 12 linhagens;

b) para cada frequência inicial (1:1, 1:2 e 1:3) foram preparadas três populações controle com números iguais de Drosophila melanogaster de cada uma das 12 linhagens, perfazendo 9 populações deste tipo; e

c) três populações iniciadas com 300 casais (fêmeas virgens) CyL/+, sendo 25 casais de cada uma das 12 linhagens. Os indivíduos heterozigotos foram obtidos cruzando-se machos selvagens dos estoques das 12 linhagens com fêmeas virgens da linhagem marcada.

2.5.2. Tempo de manutenção das populações

As populações do grupo "a" foram mantidas durante 30 semanas; as do grupo "b" foram mantidas durante no mínimo 12 semanas e no máximo até a eliminação de uma das espécies competidoras, o que era evidenciado quando, durante 3 censos seguidos, a frequência de uma das espécies era igual à zero. As populações do grupo "c", foram mantidas durante 32 semanas.

2.5.3. Recenseamento das populações

Grupo a - o recenseamento deste grupo foi realizado do seguinte modo: eterizava-se separadamente e em tempos diferentes as parcelas adulta e jovem da população; contava-se uma amostra de adultos e de jovens, sempre superior à 100 moscas, e pesava-se; posteriormente, por meio de uma regra de três, sabendo-se o peso das moscas adultas e jovens não amostradas, porém eterizadas e pesadas, e o número e o peso da amostra, determinava-se o tamanho (número de adultos sobreviventes) e a produtividade (número de moscas jovens emergidas na semana) semanais da população.

Grupo b - o censo semanal das populações deste grupo foi realizado eterizando-se e contando-se o número total dos indivíduos das duas espécies, tanto da parcela adulta da população como da jovem.

Grupo c - o recenseamento semanal deste grupo de populações envolveu eterização, contagem e pesagem, da mesma forma que nas populações do grupo "a", sendo que nas amostras eram anotados separadamente os totais de indivíduos dos dois genótipos.

2.6. Modelos matemáticos empregados

Para análise dos resultados experimentais foram empregados três modelos teóricos: o de Greenberg e Crow (1960) para medida de equivalentes letais; o de Ayala (1969 d) para o cálculo da aptidão competitiva; e o de Sved e Ayala (1970) para estimativa da aptidão darwiniana.



2.6.1. Modelo para o cálculo dos equivalentes letais

Para o cálculo dos equivalentes letais, foi utilizado o modelo de Greenberg e Crow (1960). Para esse modelo, admite-se:

1. " Q_i " como a frequência de uma série de letais atuando independentemente e " S_i " como a probabilidade desses letais causarem a morte;

2. " q_i " e " s_i " respectivamente como a frequência e a probabilidade de causar a morte, de uma série de detrimenais; e

3. " X_i " e " H_i " respectivamente como a frequência e a probabilidade de causar a morte, de uma série de heterozigotos independentes ou em relação a fatores ambientais.

As frações de sobreviventes entre os heterozigotos (A), o total dos homozigotos (B) e os homozigotos não letais (C), serão dadas respectivamente por:

$$A = (1 - X_1 H_1) (1 - X_2 H_2) \dots = \prod_{i=1}^n (1 - X_i H_i)$$

$$B = (1 - X_1 H_1) (1 - X_2 H_2) \dots (1 - Q_1 S_1) (1 - Q_2 S_2) \dots \\ \dots (1 - q_1 s_1) (1 - q_2 s_2) \dots =$$

$$= B = \prod_{i=1}^n (1 - X_i H_i) (1 - Q_i S_i) (1 - q_i s_i).$$

$$C = (1 - X_1 H_1) (1 - X_2 H_2) \dots (1 - q_1 s_1) (1 - q_2 s_2) \dots \\ = C = \prod_{i=1}^n (1 - X_i H_i) (1 - q_i s_i).$$

Se o número de elementos de cada série de cromossomos é grande e as respectivas probabilidades separadas são pequenas, tem-se então:

$$e^{-m}, me^{-m}, \left(\frac{m}{2}\right)e^{-m}, \dots$$

ou

$$p(X) = \frac{\lambda^X e^{-\lambda}}{X!},$$

onde $X = 1, 2, 3, \dots$

Na fórmula da distribuição de Poisson $m = np$ é o número médio de eventos esperados, onde "n" é o tamanho da amostra e "p" a probabilidade separada de cada evento. Então, a probabilidade de cada evento será:

$$p = e^{-m} \quad \text{ou} \quad m = -\log_e p,$$

onde "e" é o número de Euler-Napier, que é a base dos logaritmos naturais (2,71828).

Voltando então ao modelo em questão, teremos:

$$A = \sim e^{-\sum X_i H_i}$$

$$B = \sim e^{-\sum X_i H_i - \sum Q_i S_i - \sum q_i s_i}$$

$$C = \sim e^{-\sum X_i H_i - \sum q_i s_i}$$

As relações entre as três séries de fatores e probabilidades serão dadas por:

$$\frac{B}{A} = \frac{e^{-\sum X_i H_i - \sum Q_i S_i - \sum q_i s_i}}{e^{-\sum X_i H_i}} =$$

$$= e^{-\sum Q_i S_i - \sum q_i s_i}$$

$$\frac{B}{C} = \frac{e^{-\sum X_i H_i - \sum Q_i S_i - \sum q_i s_i}}{e^{-\sum X_i H_i - \sum q_i s_i}} =$$

$$\begin{aligned}
 &= e^{-\sum Q_i S_i} \\
 \frac{C}{A} &= \frac{e^{-\sum X_i H_i - \sum q_i s_i}}{e^{-\sum X_i H_i}} = \\
 &= e^{-\sum q_i s_i}
 \end{aligned}$$

As cargas genéticas total (T), letal (L) e detrimental (D), serão dadas por:

$$\frac{B}{A} = e^{-T}, \quad \frac{B}{C} = e^{-L} \quad e, \quad \frac{C}{A} = e^{-D}$$

ou,

$$T = \log_e A - \log_e B, \quad L = \log_e C - \log_e B, \quad e$$

$$D = \log_e A - \log_e C.$$

2.6.2. Modelo para o cálculo da aptidão competitiva

O modelo de Ayala (1969 d), permite calcular a aptidão relativa de uma ou mais populações de uma espécie competindo independentemente com uma outra espécie diferente. Assim, a aptidão competitiva de uma espécie A em relação a uma espécie B é dada pela razão de duas frações:

$$W_{AB} = \frac{\frac{A_i + 1}{A_i}}{\frac{B_i + 1}{B_i}} = \frac{A_i + 1}{A_i} \times \frac{B_i}{B_i + 1},$$

sendo "i" e "i + 1", os números de indivíduos de uma espécie, respectivamente no início e no final de um intervalo curto de tempo (uma semana).

W_{AB} , aptidão competitiva da espécie A em relação à espécie B, será igual à unidade quando, ao final de um intervalo de tempo, os números de indivíduos das duas espécies permanecerem constantes, aumentarem ou diminuirão com taxas iguais, não importando a ordem de grandeza dos números das duas espécies.

Os limites de variação de W_{AB} , serão então iguais à:

$$0 \leq W_{AB} \leq \infty$$

A estimativa de W_{AB} poderá ser obtida também por:

$$W_{AB} = W_A / W_B$$

sendo cada elemento do 2º membro da equação igual ao produto de " $i + 1/i$ ".

W_A e W_B serão constantes quando a taxa de mudança dos números das duas espécies for constante para idênticos intervalos de tempo.

Por outro lado, em duas populações independentes, em que a espécie A esteja competindo com a espécie B, poderá ser determinada, além da aptidão relativa da espécie A em relação a B, como segue:

$$W_{AB} = \frac{W_A}{W_B} \quad \text{e,} \quad W_{AB'} = \frac{W_A}{W_{B'}}$$

também a aptidão da espécie B em relação à espécie A desde que nas duas populações a taxa de mudança, em número, da espécie A seja a mesma; e, nesse caso teremos:

$$W_{BB'} = \frac{W_B}{W_{B'}} \quad , \quad \text{sendo} \quad W_B = \frac{B_i + 1}{B_i} \quad \text{e} \quad W_{B'} = \frac{B'_i + 1}{B'_i}$$

$$\text{Assim: } W_{BB'} = \frac{W_A / W_{AB}}{W_A / W_{AB'}} = \frac{W_{AB'}}{W_{AB}}$$

O modelo descrito acima leva a uma super-estimação da aptidão competitiva, que não ocorre com a alternativa sugerida por Ayala (1969 d), que é o coeficiente de regressão (m ou b) de uma variável y , dita dependente, sobre a variável x . A variável y é o logarítmo natural da fração, cujo numerador é o número total da espécie A e o denominador é o número total da espécie B, obtendo-se a aptidão competitiva relativa de A em relação à B do seguinte modo:

$$\frac{A_i}{B_i} = W_{A_i B_i} = \log_e W_{A_i B_i}$$

Assim, a variável y é composta de:

$$\log_e W_{A_i B_i} + \log_e W_{A_i} + 1B_i + 1 + \dots + \log_e W_{A_i} + nB_{i+n};$$

e a variável x é composta das unidades de tempo para a regressão, que são as n semanas. O valor usual para " n " é doze semanas.

O coeficiente de regressão obtido será:

$$b_{AB} \text{ ou } m_{AB} = \log_e W_{AB};$$

bastando agora encontrar o antilog_e do coeficiente de regressão para se obter o W_{AB} .

A extensão da variação do coeficiente de regressão neste caso é dada por:

$$-\infty \leq m_{AB} \leq \infty$$

Por este método alternativo, quando se quer comparar por exemplo o W_{AB} com o $W_{AB'}$, basta fazer:

m de $W_{AB} = 0$ e $W_{AB} = 1$,

dado que o $\log_e$ de 0 = 1, e subtrair do m de W_{AB} o m de $W_{AB'}$, e, posteriormente, procurar o antilog_e da diferença dos dois coeficientes de regressão que dará o $W_{AB/AB'}$.

Assim, a aptidão de uma população em relação à aptidão de outra, pode ser estimada pela diferença entre os dois coeficientes de regressão, quando o W de uma das populações é tomado como igual à unidade.

Para o caso de se determinar a aptidão da espécie B em relação à A, teremos:

$$m_{BB'} = \log_e W_{BB'} = \log_e W_{AB'} - \log_e W_{AB} = m_{AB'} - m_{AB}.$$

2.6.3. Modelo para o cálculo da aptidão darwiniana

A viabilidade e a fertilidade dos homozigotos (+/+), comparadas às dos heterozigotos (CyL/+), são representadas por V e F, respectivamente.

A aptidão dos heterozigotos é considerada como $W = 1$, e a aptidão total dos homozigotos como $W = 1 - s$, que é igual a $V \times F$.

A frequência dos hetero e homozigotos na primeira geração é dada por: $H:1 - H$, se admitirmos que no equilíbrio a frequência dos heterozigotos entre os adultos seja H.

Todavia, se ocorrer contra os heterozigotos uma pressão de seleção devida à viabilidade ou à fertilidade, as frequências dos dois genótipos na geração seguinte, no mesmo estágio do desenvolvimento, serão dadas por: $H : (1 - H) \cdot V$ ou $H : (1 - H) \cdot F$.

As frequências de gametas produzidos pelos dois genóti

pos serão $\frac{H}{2} : \frac{H}{2} + (1 - H) \cdot F$ ou $\frac{H}{2} : \frac{H}{2} + (1 - H) \cdot V$

e as frequências de zigotos dos hetero e homozigotos serão

$$2\left(\frac{H}{2}\right) \cdot \left[\frac{H}{2} + (1 - H) \right] : \left[\frac{H}{2} + (1 - H) \right]^2$$

Se houver diferenças de fertilidade contra ambos os genótipos, as frequências de zigotos admitindo acasalamento casual, serão

$2\left(\frac{H}{2}\right) \cdot \left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot F \right] : \left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot F \right]^2$ (A), mas se admitimos diferenças nas frequências dos adultos, devidas à viabilidade, teremos então:

$$2\left(\frac{H}{2}\right) \cdot \left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot F \right] : \left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot F \right]^2 \cdot V \text{ (B)}$$

Se toda seleção for devida à F, então, $V = 1$ e $W = F$; ou se toda seleção for devida à V, então, $F = 1$ e $V = W$.

Desde que as frequências dos dois genótipos em equilíbrio são tidas como $H : 1 - H$, e as frequências dos zigotos dos dois genótipos iguais à expressão (A), a seleção devida à fertilidade poderá ser estimada pela equivalência das proporções:

$$\frac{2\left(\frac{H}{2}\right) \cdot \left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot F \right]}{\left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot F \right]^2} = \frac{H}{1 - H} \Rightarrow$$

$$\frac{2\left(\frac{H}{2}\right)}{\left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot F \right]} = \frac{H}{1 - H} \Rightarrow$$

$$\left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot F \right] = 1 - H \Rightarrow$$

$$(1 - H) \cdot F = 1 - H + \frac{H}{2} \Rightarrow$$

$$(1 - H) \cdot F = 1 - \left(1 + \frac{1}{2}\right) \cdot H \Rightarrow$$

$$F = \frac{1 - \frac{3H}{2}}{(1 - H)} ; \text{ ou seja } F = \frac{2 - 3H}{2(1 - H)} \Rightarrow$$

$$F = \frac{2 - 3H}{2 - 2H}$$

Por outro lado, a seleção devida à viabilidade será estimada pela equivalência das proporções (B) e $H : 1 - H$, como segue:

$$\frac{2\left(\frac{H}{2}\right) \cdot \left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot 1 \right]}{\left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot 1 \right]^2 \cdot V} = \frac{H}{1 - H} \Rightarrow$$

$$\frac{2\left(\frac{H}{2}\right)}{\left[\frac{H}{2} + (1 - H) \cdot 1 \right] \cdot V} = \frac{H}{1 - H} \Rightarrow$$

$$\left[\frac{H}{2} + (1 - H) \right] \cdot V = 1 - H; \text{ d'onde } V = \frac{1 - H}{\frac{H}{2} + (1 - H)},$$

já que $\frac{H}{2}$ e $-H$ é igual à $-\frac{H}{2}$; por conseguinte:

$$V = \frac{1 - H}{1 - \frac{H}{2}} = \frac{1 - H}{\frac{2 - H}{2}} = \frac{2(1 - H)}{2 - H} \Rightarrow$$

$$W = V = \frac{2 - 2H}{2 - H}$$

Para valores de H superiores a $\frac{2}{3}$ existirão diferenças devidas à viabilidade. Assim, para valores de $H \geq \frac{2}{3}$, a aptidão darwiniana situar-se-á, entre os limites:

$$0 \leq W \leq \frac{2 - 2H}{2 - H}, \text{ e, para valores de } H \leq \frac{2}{3}, \text{ a}$$

aptidão darwiniana situar-se-á entre os limites:

$\frac{2 - 3H}{2 - 2H} \leq W \leq \frac{2 - 2H}{2 - H}$, desde que, em ambos os casos, os valores de F e V dos homo e heterozigotos sejam equivalentes. Desse modo, aptidão dos indivíduos homozigotos para cada cromossomo analisado pode ser estimada de acordo com o modelo de fertilidade e de viabilidade e a aptidão média das populações homozigotas estará entre os limites determinados pelas médias de F e V. De acordo com Sved e Ayala (1970), os parâmetros H são tomados das últimas frequências dos heterozigotos, diferentes de zero.

ter foi de 1,01%.

Para estudo da carga genética foram examinadas na geração F_3 82.335 moscas (nas gerações F_1 e F_2 cerca de 50.000 moscas), distribuídas da seguinte forma:

- a) 24.690 moscas no controle de carga genética;
- b) 48.006 moscas na extração de cromossomos selvagens;
- c) 8.698 moscas na reextração dos cromossomos selvagens das 12 linhagens utilizadas nas populações experimentais;
- e, finalmente

d) 941 moscas apresentando formas recombinantes dos fenótipos esperados em F_3 no experimento controle, na extração de cromossomos selvagens e na reextração.

Para o estudo das populações experimentais foram examinadas mais de 900.000 moscas sendo cerca de 300.000 em cada grupo de populações (veja-se Materiais e Métodos, item 2.3.1.).

3.1. Geração F_3 , por período de oviposição, por dia de emergência dos adultos e por sexo

3. RESULTADOS

Os resultados apresentados neste trabalho foram obtidos com o uso de dois métodos diferentes de pesquisas:

a) obtenção da homozigose de 133 cromossomos II de Drosophila melanogaster e,

b) fundação e manutenção de 75 populações experimentais.

Para obtenção das 133 linhagens homozigotas para o cromossomo II selvagem foi necessária a coleta de mais de 17.000 moscas entre as quais a frequência de fêmeas de D. melanogaster foi de 1,01%.

Para estudo da carga genética foram examinadas na geração F_3 82.335 moscas (nas gerações F_1 e F_2 cerca de 50.000 moscas), distribuídas da seguinte forma:

a) 24.690 moscas no controle de carga genética;
b) 48.006 moscas na extração de cromossomos selvagens;
c) 8.698 moscas na reextração dos cromossomos selvagens das 12 linhagens utilizadas nas populações experimentais;
e, finalmente

d) 941 moscas apresentando formas recombinantes dos fenótipos esperados em F_3 no experimento controle, na extração de cromossomos selvagens e na reextração.

Para o estudo das populações experimentais foram examinadas mais de 900.000 moscas sendo cerca de 300.000 em cada grupo de populações (veja-se Materiais e Métodos, item 2.5.1.).

3.1. Geração F_3 por período de oviposição, por dia de emergência dos adultos e por sexo

Na análise da carga genética foram utilizadas 224 culturas (133 do experimento, 55 do controle e 36 da reextração), das quais 102 (45,54%) apresentaram indivíduos recombinantes em F_3 , com frequência de 1,16%. Esses recombinantes foram os seguintes:

a) L/Pm, forma recombinante de CyL/Pm, num total de 523 indivíduos (55,57%);

b) L/+, forma recombinante de CyL/+, num total de 405 indivíduos (43,04%);

c) Cy/Pm, forma recombinante muito difícil de ser distinguida da forma original CyL/Pm, num total de 12 indivíduos, correspondente a 1,28% (dada essa dificuldade o número 12 embora não deva estar muito distante do real, deve ser tomado com a necessária reserva); e, finalmente,

d) Cy/+, forma recombinante de CyL/+, 1 indivíduo (0,11%).

Na Tabela 1 resumimos o total de moscas de F_3 do controle, por períodos de oviposição, correspondentes a três transferências da geração P_2 realizadas com intervalos de 48 horas (veja Materiais e Métodos, pág. 38). Podemos observar, nessa tabela, que a classe selvagem ($+_1/+_2$) foi a menos frequente (23,44%) e que o heterozigoto Pm/ $+_1$ foi mais viável (26,37%) que o heterozigoto CyL/ $+_2$ (23,45%); por outro lado, a frequência relativa da classe selvagem foi ligeiramente maior no 4º período de oviposição, bem como o seu número absoluto.

Na Tabela 2 podemos observar que, na geração F_3 do experimento de extração de cromossomos selvagens em homozigose, a classe selvagem foi a menos viável (12,17%) e, tal como aconteceu no controle, o heterozigoto Pm/ $+_1$ (29,54%) foi mais viável que o heterozigoto CyL/ $+_1$ (27,73%); a frequência relativa da

Tabela 1 - Números e porcentagens das classes de F_3 do experimento controle por período de oviposição (M=machos e F=fêmeas).

Período de oviposição		$+1/+2$		$Pm/+1$		$CyL/+2$		CyL/Pm		Totais
		Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%	
1º Período	M	639	22,78	731	26,06	672	23,96	763	27,20	2805
	F	666	23,28	748	26,14	707	24,71	740	25,87	2861
	M+F	1305	23,03	1479	26,10	1379	24,34	1503	26,53	5666
2º Período	M	534	21,98	652	26,83	546	22,47	698	28,72	2430
	F	564	22,15	689	27,06	594	23,33	699	27,45	2546
	M+F	1098	22,07	1341	26,95	1140	22,91	1397	28,07	4976
3º Período	M	828	24,38	904	26,62	762	22,44	902	26,56	3396
	F	785	22,85	926	26,95	808	23,52	917	26,69	3436
	M+F	1613	23,61	1830	26,79	1570	22,98	1819	26,62	6832
4º Período	M	851	24,04	954	26,95	834	23,56	901	25,45	3540
	F	921	25,05	906	24,65	866	23,56	983	26,74	3676
	M+F	1772	24,56	1860	25,78	1700	23,56	1884	26,11	7216
Totais	M	2852	23,43	3241	26,63	2814	23,12	3264	26,82	12171
	F	2936	23,45	3269	26,11	2975	23,76	3339	26,67	12519
	M+F	5788	23,44	6510	26,37	5789	23,45	6603	26,74	24690



Tabela 2 - Números e porcentagens das classes de F_3 do experimento para extração dos cromossomos selvagens por período de oviposição (M=machos e F=fêmeas).

Períodos de oviposição		$+1/+1$		$Pm/+1$		$CyL/+1$		CyL/Pm		Totais
		Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%	
1º Período	M	810	12,07	2004	29,85	1841	27,42	2058	30,66	6713
	F	878	12,69	2065	29,85	1838	26,57	2136	30,88	6917
	M+F	1688	12,38	4069	29,85	3679	26,99	4194	30,77	13630
2º Período	M	553	13,22	1216	29,08	1123	26,85	1290	30,85	4182
	F	509	12,11	1255	29,85	1161	27,62	1279	30,42	4204
	M+F	1062	12,66	2471	29,47	2284	27,24	2569	30,63	8386
3º Período	M	759	12,50	1798	29,60	1707	28,10	1810	29,80	6074
	F	738	11,99	1836	29,83	1746	28,37	1835	29,81	6155
	M+F	1497	12,24	3634	29,72	3453	28,24	3645	29,81	12229
4º Período	M	824	11,87	2024	29,16	1950	28,09	2144	30,88	6942
	F	771	11,31	1985	29,11	1944	28,51	2119	31,07	6819
	M+F	1595	11,59	4009	29,13	3894	28,30	4263	30,98	13761
..										-
Totais	M	2946	12,32	7042	29,45	6621	27,69	7302	30,54	23911
	F	2896	12,02	7141	29,64	6689	27,76	7369	30,58	24095
	M+F	5842	12,17	14183	29,54	13310	27,73	14671	30,56	48006



classe selvagem foi aproximadamente a mesma nos quatro períodos de oviposição, sendo seu número absoluto maior no 1º período.

Constata-se também que, tanto no controle como no experimento, a classe mais viável foi o duplo heterozigoto CyL/Pm, com frequência de 26,74% no experimento controle e 30,56% no experimento de extração dos cromossomos selvagens.

Pode-se verificar que às frequências relativas da classe selvagem do experimento controle e do experimento de extração corresponde uma proporção de machos maior que de fêmeas, no 3º período de oviposição do controle e que, no experimento de extração, a proporção de machos só não é maior no 1º período de oviposição.

Assim, tanto no experimento controle (no 4º período), como no de extração (1º período), o número absoluto maior da classe selvagem decorre de um maior número de fêmeas.

O número de moscas do 11º ao 18º dia de contagem de F_3 , do controle e da extração, encontra-se resumido nas Tabelas 3 e 4. Por essas tabelas podemos constatar que no controle a frequência absoluta maior da classe selvagem é no 1º dia de contagem e na extração, no 2º dia; em ambas, a maior frequência relativa da classe selvagem corresponde ao 8º dia. Podemos verificar que à maior frequência relativa no 8º dia corresponde também, como no caso dos períodos de oviposição, o maior número de fêmeas; todavia, o número absoluto maior da classe selvagem da extração no 2º dia de contagem corresponde a um número maior de machos que fêmeas.

Nas Tabelas 5 e 6 são mostrados os totais de moscas de F_3 do controle e da extração, por período de oviposição e por dia de emergência (=contagem). Podemos observar nessas ta

Tabela 3 - Números e porcentagens das classes de F_3
do experimento controle por sexo, por dia
de contagem (M = machos e F = Fêmeas)

DIAS	$+1/+2$		Pm/ $+1$		CyL/ $+2$		CyL/Pm		TOTAIS
	N	%	N	%	N	%	N	%	
M	720	24,22	823	27,68	736	24,76	694	23,34	2973
1º F	832	24,42	900	26,42	858	25,18	817	23,98	3407
M+F	1552	24,33	1723	27,01	1594	24,98	1511	23,68	6380
M	595	22,41	683	25,73	632	23,80	745	28,06	2655
2º F	567	22,67	632	25,27	622	24,87	680	27,19	2501
M+F	1162	22,54	1315	25,50	1254	24,32	1425	27,64	5156
M	526	22,02	677	28,34	546	22,85	640	26,79	2389
3º F	511	22,03	599	25,82	548	23,62	662	28,53	2320
M+F	1037	22,02	1276	27,10	1094	23,23	1302	27,65	4709
M	371	22,50	411	24,92	380	23,04	487	29,53	1649
4º F	360	22,76	399	25,22	359	22,69	464	29,33	1582
M+F	731	22,62	810	25,07	739	22,87	951	29,43	3231
M	271	25,28	267	24,91	235	21,92	299	27,89	1072
5º F	273	24,57	286	25,74	252	22,68	300	27,00	1111
M+F	544	24,92	553	25,33	487	22,31	599	27,44	2183
M	182	26,07	185	26,50	131	18,77	200	28,65	698
6º F	202	24,25	230	27,61	181	21,73	220	26,41	833
M+F	384	25,08	415	27,11	312	20,38	420	27,43	1531
M	110	25,94	107	25,24	96	22,64	111	26,18	424
7º F	103	22,69	128	28,19	94	20,70	129	28,41	454
M+F	213	24,26	235	26,77	190	21,64	240	27,33	878
M	77	24,76	88	28,30	58	18,65	88	28,30	311
8º F	88	28,30	95	30,55	61	19,61	67	21,54	311
M+F	165	26,53	183	29,42	119	19,13	155	24,92	622
TOTAIS	5788	23,44	6510	26,37	5789	23,45	6603	26,74	24690

Tabela 4 - Números e porcentagens das classes de F_3
do experimento de extração dos cromossomos
selvagens por sexo, por dia de contagem
(M = machos e F = fêmeas)

DIAS	+1/+2		Pm/+1		CyL/+2		CyL/Pm		TOTAIS
	N	%	N	%	N	%	N	%	
1º M	525	8,53	1938	31,51	2005	32,60	1683	27,36	6151
1º F	607	8,55	2210	31,51	2252	31,72	2030	28,60	7099
M+F	1132	8,54	4148	31,31	4257	32,13	3713	28,02	13250
2º M	834	11,24	2081	28,04	2065	27,83	2441	32,89	7421
2º F	752	10,98	1938	28,29	1875	27,37	2285	33,36	6850
M+F	1586	11,11	4019	28,16	3940	27,61	4726	33,12	14271
3º M	557	12,66	1251	28,42	1190	27,04	1403	31,88	4401
3º F	509	12,53	1207	29,71	1109	27,29	1238	30,47	4063
M+F	1066	12,59	2458	29,04	2299	27,16	2641	31,20	8464
4º M	392	15,25	733	28,52	636	24,75	809	31,48	2570
4º F	408	16,12	729	28,80	624	24,66	770	30,42	2531
M+F	800	15,68	1462	28,66	1260	24,70	1579	30,96	5101
5º M	282	18,99	461	31,04	310	20,88	432	29,09	1485
5º F	255	16,75	441	28,98	368	24,18	458	30,09	1522
M+F	537	17,86	902	30,00	678	22,55	890	29,60	3007
6º M	158	18,56	266	31,26	194	22,80	233	27,38	851
6º F	156	16,98	266	28,94	220	23,94	277	30,14	919
M+F	314	17,74	532	30,06	414	23,39	510	28,81	1770
7º M	114	18,57	189	30,78	135	21,99	176	28,66	614
7º F	112	16,86	211	31,78	146	21,99	195	29,37	664
M+F	226	17,68	400	31,30	281	21,99	371	29,03	1278
8º M	84	20,10	123	29,43	86	20,57	125	29,90	418
8º F	97	21,70	139	31,10	95	21,25	116	25,95	447
M+F	181	20,93	262	30,28	181	20,93	241	27,86	865
TOTAIS	5842	12,17	14183	29,54	13310	27,73	14671	30,56	48006

Tabela 5 - Números das classes de F_3 do experimento controle por dia de contagem, por período de oviposição.

dias	+1/+2				Pm/+1				CyL/+2				CyL/Pm			
	1º	2º	3º	4º	1º	2º	3º	4º	1º	2º	3º	4º	1º	2º	3º	4º
1º	231	348	510	463	250	415	555	503	256	378	517	443	254	373	462	422
2º	272	364	276	350	320	327	314	354	315	311	271	357	341	389	325	370
3º	286	179	285	287	367	227	353	329	305	185	288	316	340	247	364	351
4º	173	137	178	243	180	151	208	271	199	118	174	248	233	166	228	324
5º	144	70	142	188	146	73	150	184	124	60	142	161	140	98	181	180
6º	114	52	92	126	116	75	124	100	93	48	88	83	101	77	137	105
7º	35	31	74	73	40	40	76	79	40	28	57	65	43	32	76	89
8º	50	17	56	42	60	33	50	40	47	12	33	27	51	15	46	43
Total	1305	1098	1613	1772	1479	1341	1830	1860	1379	1140	1570	1700	1503	1397	1819	1884

Tabela 6 - Números das classes de F_3 do experimento para extração de cromossomos selvagens por dia de contagem, por período de oviposição.

dias	$+1/+1$				$Pm/+1$				$CyL/+1$				CyL/Pm			
	1º	2º	3º	4º	1º	2º	3º	4º	1º	2º	3º	4º	1º	2º	3º	4º
1º	286	198	288	360	1103	810	1017	1218	1018	891	1049	1299	958	763	935	1057
2º	472	345	337	432	1414	775	802	1028	1292	716	883	1049	1618	906	911	1291
3º	278	210	310	268	601	445	685	727	562	353	667	717	641	466	704	830
4º	329	143	186	142	509	193	398	362	457	169	323	311	542	201	425	411
5º	184	81	124	148	240	92	299	271	182	76	208	212	228	109	274	279
6º	83	46	101	84	113	73	187	159	90	39	153	132	109	54	173	174
7º	34	19	84	89	57	46	134	163	56	22	94	109	63	42	129	137
8º	22	20	67	72	32	37	112	81	22	18	76	65	35	28	94	84
Total	1688	1062	1497	1595	4069	2471	3634	4009	3679	2284	3453	3894	4194	2569	3645	4263

belas que para o 2º período de oviposição a classe selvagem, tanto do controle como da extração, apresenta o menor número total de moscas emergidas e que também o menor número de moscas emergidas no 5º, 6º, 7º e 8º dias corresponde às do 2º período de oviposição; este período é, também para as demais classes de F_3 , e de forma acentuada, o de menor produtividade.

Pelo exame conjunto dos números das classes de F_3 , dos experimentos controle e de extração, em relação a períodos de oviposição, dia de contagem e sexo (tabelas 5, 6 e 7), podemos constatar que, no controle, somente no 6º dia de contagem é que coincidiram, para a classe selvagem, a maior razão sexual (fêmeas/machos) e o maior número de moscas emergidas, e isto no 4º período de oviposição. Já na extração essa coincidência ocorreu no 2º e 5º dias de emergência dos adultos, correspondendo ao 1º período de oviposição.

Analisando agora os números da classe selvagem dos experimentos controle e de extração por sexo, por dia de contagem, por período de oviposição (tabela 7), verificamos que a classe selvagem da extração, nos 8 dias de emergência, a maior razão sexual ocorreu no 1º período de oviposição, excetuando-se o 4º dia de emergência, no qual a maior razão sexual ocorreu no 2º período de oviposição. Por outro lado, no controle, a maior razão sexual, para o 1º, 6º, 7º e 8º dias ocorreu no 4º período de oviposição e, nos demais dias de emergência, no 1º e 2º períodos de oviposição.

Deve-se destacar também que tanto a maior como a menor razões sexuais foram observadas nos homozigotos, ou seja, 1,62 e 0,46 dos homozigotos para 1,52 e 0,72 dos heterozigotos.

A razão sexual da classe selvagem do controle, calcu-



Tabela 7 - Números das classes selvagens de F_3 dos experimentos controle ($+_1/+_2$) e de extração ($+_1/+_1$) por sexo, por dia de contagem, por período de oviposição (M = macho, F = fêmea e RS = Razão sexual

DIA	SEXO	CONTROLE ($+_1/+_2$)				EXTRAÇÃO ($+_1/+_1$)			
		Períodos de Oviposição				Períodos de Oviposição			
		1º	2º	3º	4º	1º	2º	3º	4º
1º	M	147	157	248	201	126	97	132	170
	F	117	191	262	262	160	101	156	190
	RS	1,03	1,22	1,06	1,30	1,27	1,04	1,18	1,12
2º	M	125	139	141	190	237	190	176	231
	F	147	125	135	160	235	155	161	201
	RS	1,18	0,90	0,96	0,84	0,99	0,82	0,92	0,87
3º	M	148	85	151	142	138	112	169	138
	F	138	94	134	145	140	98	141	130
	RS	0,93	1,11	0,89	1,02	1,01	0,88	0,83	0,94
4º	M	85	71	95	120	162	64	89	77
	F	88	66	83	123	167	79	97	65
	RS	1,04	0,93	0,87	1,03	1,03	1,23	1,09	0,84
5º	M	71	33	71	96	86	40	74	82
	F	73	37	71	92	98	41	50	66
	RS	1,03	1,12	1,00	0,96	1,14	1,03	0,68	0,80
6º	M	55	26	51	50	39	25	49	45
	F	59	26	41	76	44	21	52	39
	RS	1,07	1,00	0,80	1,52	1,13	0,84	1,06	0,87
7º	M	18	15	43	34	13	13	38	50
	F	17	16	31	39	21	6	46	39
	RS	0,94	1,07	0,72	1,15	1,62	0,46	1,21	0,78
8º	M	23	8	28	18	9	12	32	31
	F	27	9	28	24	13	8	35	41
	RS	1,17	1,13	1,00	1,33	1,44	0,67	1,09	1,32

lada por período de oviposição, foi maior no 4º período (1,08), decrescendo gradativamente no 2º (1,06), 1º (1,04) e 3º (0,95) períodos; na extração a ordem foi 1,08 no 1º período, 0,97 no 3º, 0,94 no 4º e 0,92 no 2º período de oviposição.

3.2. Viabilidade dos cromossomos Pm e CyL na geração

F_3 do experimento de extração de cromossomos selvagens

A viabilidade das classes homozigota selvagem, CyL/+ e Pm/+ do experimento de extração dos cromossomos selvagens e da classe heterozigota selvagem do experimento controle foram obtidas dividindo-se o número de moscas de cada classe pelo total de moscas da classe CyL/Pm, em cada cultura. Para esses cálculos, por razões matemáticas, para obtenção do cociente que expressa a viabilidade das classes aludidas, em cada cultura, conforme Haldane (1956, cf. Wallace, 1968), o número de moscas da classe CyL/Pm foi acrescido de um (1,0).

Os cruzamentos realizados permitiram obter, no experimento controle, 18 combinações de dois cromossomos II selvagens, normais e diferentes; essas combinações foram utilizadas para o cálculo do valor adaptativo (=viabilidade) da classe heterozigota selvagem para dois cromossomos, normais e diferentes.

Do experimento de extração de cromossomos foram utilizadas 54 culturas, nas quais as classes selvagens eram homozigotas para um cromossomo II normal e as classes Pm/+ e CyL/+ eram heterozigotas para esse mesmo cromossomo normal. Para cada uma dessas culturas calculamos então a viabilidade (=valor adaptativo) das combinações normal/normal, Pm/normal e CyL/

normal.

Do mesmo experimento utilizamos 64 culturas para o cálculo do valor adaptativo médio das combinações de cromossomos Pm e CyL com os mesmos cromossomos selvagens drásticos (letais mais semi-letais).

Esses resultados estão contidos na Tabela 8. Como podemos observar, o cromossomo Pm apresenta heterose mais acentuada que o cromossomo CyL, em relação aos cromossomos selvagens da classe de viabilidade normal; por outro lado, o efeito heterótico do cromossomo CyL é maior que o do cromossomo Pm, em relação aos cromossomos selvagens drásticos.

Nossos resultados permitiram detectar quatro culturas de letais completos (0% de viabilidade) altamente heteróticos, sendo três (n^{os} 22, 100 e 114) em relação ao cromossomo CyL e uma (n^o 42) em relação ao cromossomo Pm (veja-se Tabela 9).

3.3. Carga Genética

O número médio de moscas produzidas por cromossomo testado, em condições de homozigose, foi 361 e para as 55 combinações heterozigotas do controle foi 449 moscas, excetuando-se em ambos os casos as formas recombinantes.

Os cromossomos II, testados quanto aos seus efeitos na viabilidade, são mostrados na Tabela 10. A distribuição da viabilidade, apresentada nessa tabela, é claramente bimodal, com uma moda na classe de viabilidade normal (de 90 a 100%) e outra nas classes dos letais completos (0%) e dos semi-letais extremos (0 a 10%). Como podemos observar, a frequência de letais completos (0%) foi de 14,29%, de letais completos mais

Tabela 8 - Estimativas dos valores adaptativos médios de cromossomos II selvagens e dos mutantes heterozigotos Pm e CyL.

combinações	N	valores adaptativos médios
normal 1/normal 1	54	0,8076 $\pm$ 0,0223
normal 1/normal 2	18	0,9378 $\pm$ 0,0458
Pm/normal 1	54	0,9721 $\pm$ 0,0244
CyL/normal 1	54	0,8707 $\pm$ 0,0200
Pm/drásticos 1	64	0,9504 $\pm$ 0,0244
CyL/drásticos 1	64	0,9636 $\pm$ 0,0616

Tabela 9 - Números das classes de F₃ do experimento para extração de cromossomos II selvagens, para quatro letais completos heteróticos (+ = P menor que 5%; ++ = P menor que 1%).

Números das culturas	classes de F ₃			X ² entre	
	Pm/+	CyL/+	CyL/Pm	Total Pm e CyL	
22	6	30	10	46	8,00 ++
100	52	163	54	269	28,65 ++
114	69	213	66	348	36,77 ++
42	178	120	140	438	5,64 +

Tabela 10 - Viabilidades das moscas homo e heterozigotas para o cromossomo II.

	Letal		Semi - Letais					Quase - Normais								
	0	0-5	5-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	100-110	110-120	120-130	130 -140
Homozigotos	19	16	4	10	9	4	2	9	6	8	12	15	13	6	--	--
%	14,3	12,0	3,0	7,5	6,8	3,0	1,5	6,8	4,5	6,0	9,0	11,3	9,8	4,5		
Heterozigotos	no	--	--	--	--	1	--	--	3	2	3	18	14	9	4	1
%	--	--	--	--	--	1,8	--	--	5,5	3,5	5,5	32,7	25,5	16,4	7,3	1,8



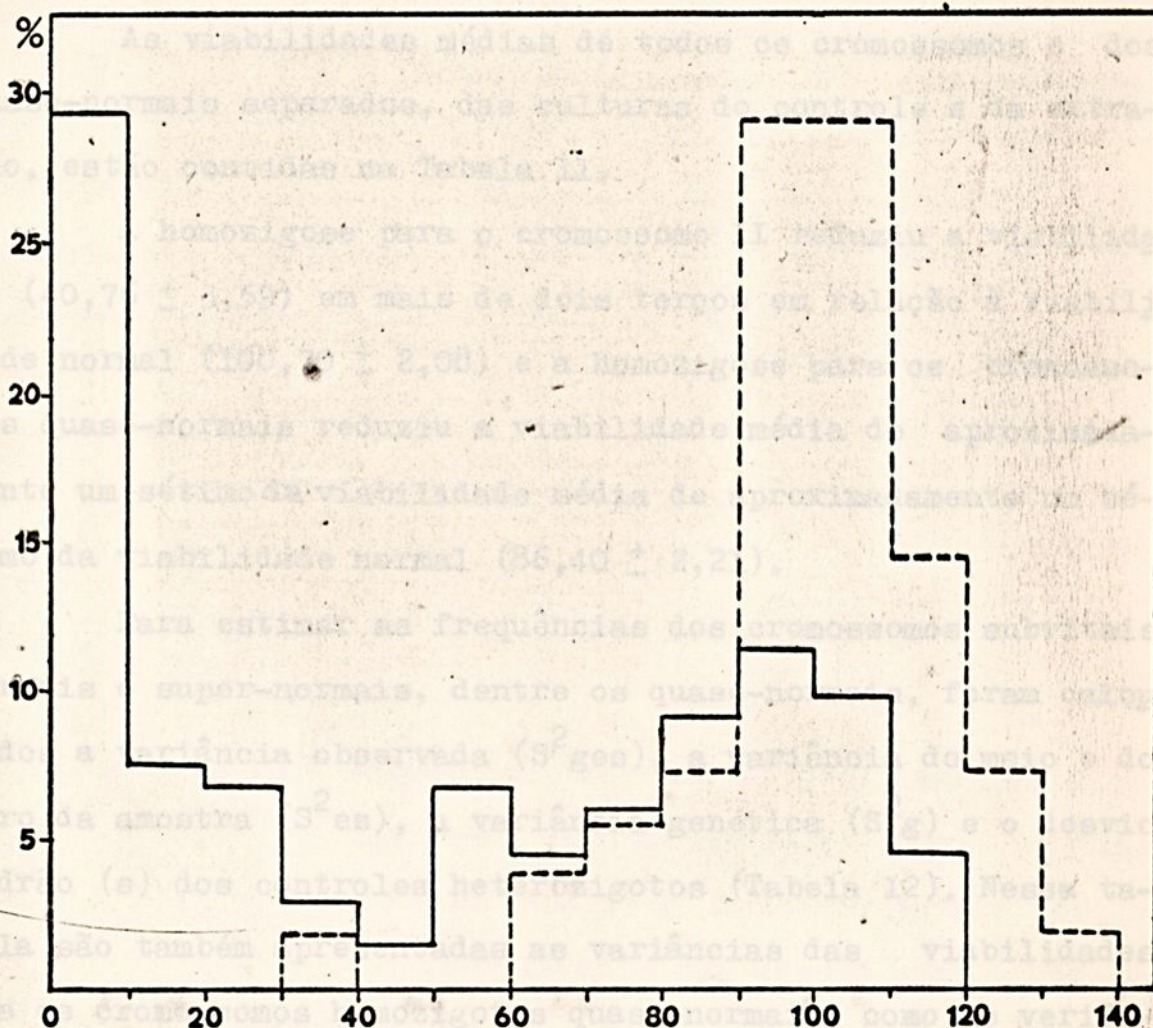


Figura 2 - Distribuição das frequências das classes de viabilidade nos experimentos controle (---) e de extração (—) de cromossomos II selva gens. Absc: viabilidade. Ord: frequência.

semi-letais extremos (0 a 10%) 29,32%, de letais mais semi-letais (0 a 50%) 48,12% e de quase-normais (50 a 120%) 51,88%. Na figura 2 estão representadas as distribuições das frequências das classes de viabilidade do controle e da extração.

As viabilidades médias de todos os cromossomos e dos quase-normais separados, das culturas do controle e da extração, estão contidas na Tabela 11.

A homozigose para o cromossomo II reduziu a viabilidade de $(40,76 \pm 3,59)$ em mais de dois terços em relação à viabilidade normal $(100,70 \pm 2,08)$ e a homozigose para os cromossomos quase-normais reduziu a viabilidade média de aproximadamente um sétimo da viabilidade média de aproximadamente um sétimo da viabilidade normal $(86,40 \pm 2,21)$.

Para estimar as frequências dos cromossomos subvitalis, normais e super-normais, dentre os quase-normais, foram calculados a variância observada (S^2_{ges}), a variância do meio e do erro da amostra (S^2_{es}), a variância genética (S^2_g) e o desvio padrão (s) dos controles heterozigotos (Tabela 12). Nessa tabela são também apresentadas as variâncias das viabilidades dos os cromossomos homozigotos quase-normais; como se verifica, tanto a variância bruta como a variância genética dos heterozigotos correspondem a cerca de dois terços das respectivas variâncias dos homozigotos.

Utilizando a viabilidade média e dois desvios padrão ($\bar{Y} \pm 2s$) dos heterozigotos, foram distinguidos as classes dos quase-normais, tanto no experimento controle como no de extração de cromossomos selvagens em homozigose, tendo sido encontradas as seguintes frequências.

a) no controle, 3 ou 5,56% de subvitalis, 50 ou 92,59% de normais e 1 ou 1,85 de super-normais; e,

Tabela 11 - Viabilidades médias (em porcentagem) da viabilidade normal dos homo e heterozigotos.

	N	Todos cromossomos	N	Quase-normais
Heterozigotos	55	99,53 $\pm$ 2,36	54	100,70 $\pm$ 2,08
Homozigotos	133	40,76 $\pm$ 3,59	69	86,40 $\pm$ 2,21

Tabela 12 - Variância observada (S^2_{ges}), variância do meio e do erro da amostra (S^2_{es}), variância genética (S^2_g) e desvio padrão (s) das viabilidades das moscas homo e heterozigotas.

	S^2_{ges}	S^2_{es}	S^2_g	s
Heterozigotos	234,82	5,78	229,04	15,13
Homozigotos	338,45	4,43	334,02	18,28

b) no experimento de extração: 15 ou 21,74% de subvitalis e 54 ou 78,26% de normais. Pode-se constatar a baixíssima frequência de cromossomos super-normais na população estudada.

Na Tabela 13 são apresentados o número médio de indivíduos por cruzamento (exceção da classe CyL/Pm, por não transportar o cromossomo testado) bem como a razão de viabilidade para as três categorias de indivíduos estudados. Como podemos observar, um cromossomo II da população estudada, transporta 0,7342 (Carga Total: $T = \log_e A - \log_e B$) equivalentes letais, dos quais 0,3398 (Carga Letal: $L = \log_e C - \log_e B$) são letais e 0,3943 (Carga Detrimental: $D = \log_e A - \log_e C$) são não letais detrimenais. Para o cálculo dos homozigotos sem letais foram consideradas como letais todas as culturas nas quais a classe selvagem apresenta viabilidade entre 0 e 10% da viabilidade normal. A razão Detrimental: Letal (D:L) obtida foi de 1,16 (Razão Detrimental: Letal = 0,3943:0,3398), indicando que na população estudada há um apreciável número de locos gênicos super-dominantes com pequeno efeito no homozigoto.

3.4. Natureza da carga genética

Para o estudo da natureza da carga genética utilizamos o método desenvolvido por Krimbas (1959), detalhadamente revisto em Kerr (1965). De acordo com esse método um teste de correlação entre as viabilidades dos indivíduos homozigotos e heterozigotos para os mesmos cromossomos dará um r positivo se a carga genética for essencialmente mutacional e ausência de correlação ou correlação negativa se a carga genética for

Tabela 13 - Números médios de indivíduos por cruzamento e razões das viabilidades, para o cálculo do equivalente letal.

	N	+/+	Pm/+	CyL/+	razão
					$+/+ : 1/2 \text{ Pm/+} + \text{CyL/+}$
Heterozigotos	55	$105,24 \pm 8,42$	$118,22 \pm 8,77$	$105,15 \pm 8,67$	$0,9420 \pm 0,02 \text{ (A)}$
Homozigotos	133	$43,93 \pm 4,37$	$107,47 \pm 5,55$	$100,05 \pm 5,05$	$0,4523 \pm 0,03 \text{ (B)}$
Homozigotos s/ letais	94	$61,59 \pm 5,19$	$104,04 \pm 6,87$	$93,85 \pm 6,02$	$0,6348 \pm 0,03 \text{ (C)}$

sensivelmente heterótica. Dos 133 cromossomos colocados em homozigose apenas os 55 utilizados na cadeia de cruzamentos do experimento controle foram computados para o cálculo dessa correlação. O valor de r obtido (Tabela 14) não difere estatisticamente de zero, indicando, muito embora para um valor relativamente pequeno de N , uma natureza essencialmente balanceada da carga genética da população estudada.

Os 55 cruzamentos da cadeia do experimento controle podem ser classificados, de acordo com os genótipos parentais referentes ao cromossomo II, em cinco grupos: letal/letal, letal/semi-letal, letal/quase-normal, semi-letal/quase-normal e quase-normal/quase-normal. O efeito dessas combinações heterozigotas na viabilidade e na produtividade da classe selvagem pode ser apreciado à vista dos dados da Tabela 15.

Verifica-se a seguinte ordem de viabilidade para esses cinco grupos de combinações cromossômicas: letal/semi-letal igual à quase-normal/quase-normal e ambas maiores que letal/quase-normal, esta última combinação com viabilidade maior que semi-letal/quase-normal que por sua vez, é maior que letal/letal.

Quanto a produtividade as combinações letal/letal e letal/quase-normal são maiores que as demais, embora as diferenças entre essas duas e as demais não sejam estatisticamente significativas (os valores de t encontrados são menores que 0,5 com probabilidade superiores à 0,05).

Verifica-se também que, embora a combinação de dois letais diferentes corresponde a classe selvagem mais numerosa, sua viabilidade é a menor de todas, dado que as frequências relativas da classe selvagem nas combinações letal/letal não ultrapassam 20% e as das combinações quase-normal/quase-nor-

Tabela 15 - Efeito das combinações heterozigotas do experimento controle na viabilidade

Tabela 14 - Correlação entre as viabilidades dos homozigotos e heterozigotos para o cromossomo II (a viabilidade dos homozigotos é a média aritmética das viabilidades dos dois cromossomos ~~transparados~~ pelo heterozigoto).

	$\bar{N}$	X	S^2	s	$r \pm s$	Z
Heterozigotos	55	99,53	306,59	17,51	$0,1075 \pm 0,14$	$0,7898$
Homozigotos	55	51,29	773,32	27,01		

P = 0,9943

Tabela 15 - Efeito das combinações heterozigotas do experimento controle na viabilidade e na produtividade (nº médio de indivíduos) da classe selvagem, de acordo com a natureza dos cromossomos dessas combinações (le=letal, sle=semi-letal, qn=quase-normais).

Combinações	N	Viabilidade	Produtividade
1. le/le	3	87 ± 9	115 ± 39
2. le/sle	8	104 ± 9	100 ± 24
3. le/qn	18	98 ± 3	114 ± 18
4. sle/qn	8	93 ± 9	96 ± 20
5. qn/qn	18	104 ± 3	102 ± 13



mal em geral estão acima de 25%.

3.5. Proporções Sexuais das classes de viabilidade

As proporções sexuais das diferentes classes de viabilidade da Tabela 16 são expressas pelo número de fêmeas para 100 machos. Como podemos observar a maior proporção sexual (116 fêmeas para 100 machos) é encontrada na categoria dos semi-letais extremos (0 - 10%) e a menor (97 fêmeas para 100 machos) na categoria dos quase-normais (50 - 120%). Contudo, essas proporções sexuais, tanto em relação ao controle como entre si, não diferem significativamente, como era de se esperar, dado que o cromossomo II não participa do balanço gênico (veja-se Tabela 17).

As Tabelas 18 e 19 contém, respectivamente, as culturas homozigotas semi-letais e completamente letais para um dos sexos da classe selvagem. A proporção entre culturas semi-letais para machos e semi-letais para fêmeas não difere da razão 1:1 ($\chi^2 = 1,125$, P maior que 0,05), o mesmo ocorrendo em relação as culturas completamente letais ($\chi^2 = 0,50$, P maior que 0,05).

3.6. Velocidade do desenvolvimento

Os resultados dos experimentos controle e de extração, computados como se mostrará a seguir, permitiram a determinação dos índices de velocidade do desenvolvimento (ou taxas de desenvolvimento) das culturas homozigotas, tomando-se como padrão as culturas heterozigotas do controle.



Tabela 16 - Proporções sexuais das classes de viabilidade, expressas pelo número de fêmeas para 100 machos.

	0-5	5-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	100-110	110-120	120-130	130-140
	107	130	82	126	81	123	72	115	70	96	112	97	100	--	--
Homozigotos	(0-10) 116				(10-50) 101					(50-120) 97					
			(0-50) 103												
Heterozigotos	--	--	--	--	180	--	--	97	97	97	107	102	103	111	83
											(60-140) 103				

Tabela 17 - Valores de X^2 das diferentes proporções sexuais (F = fêmeas e M = machos).

comparações	Números de indivíduos		X^2
	F	M	
controle x extração	2936	2852	1,55
controle x semi-letais extr.	2936	2852	0,19
controle x semi-letais	2936	2852	0,04
controle x quase-normais	2936	2852	2,15
semi-letais extr. x semi-letais	25	29	0,23
semi-letais extr. x quase-normais	25	29	0,41
semi-letais x quase-normais	216	214	0,13

Tabela 18 - Culturas homozigotas semi-letais para um dos sexos da classe selvagem (sle = semi-letal, slex = semi-letal extremo, sv = subvital, n = normal).

Número da Cultura	Classe de Viabilidade	Fêmeas / Machos	
		semi-letais para machos	semi-letais para fêmeas
1	slex	-	1/4
25	sle	-	2/4
28	sle	7/2	-
31	sle	13/6	-
43	slex	-	1/2
61	sv	-	6/16
76	sle	19/8	-
80	slex	-	1/4
90	sle	-	4/10
93	sle	-	1/2
102	sle	-	3/7
107	slex	-	1/4
115	sv	-	7/22
123	sle	4/2	-
129	sv	10/3	-
135	n	-	10/21
Totais	--	5	11

Tabela - 19 - Culturas homozigotas completamente letais para um dos sexos da classe selvagem (sle = semi-letal, slex = semi-letal extremo, sv = subvital, n = normal).

Número da Cultura	Classe de Viabilidade	Fêmeas / Machos	
		letal para machos	letal para fêmeas
3	slex	1/0	-
4	slex	-	0/1
14	slex	-	0/1
16	slex	1/0	-
21	slex	2/0	-
47	slex	-	0/1
62	sle	-	0/18
66	slex	2/0	-
70	slex	2/0	-
79	slex	2/0	-
85	slex	1/0	-
99	slex	1/0	-
103	n	4/0	-
117	slex	2/0	-
120	slex	-	0/1
132	sle	-	0/1
Totais		10	6

Para os nossos propósitos, e de acordo Dobzhansky, Holz e Spassky (1942) e Cavalcanti (1950), o padrão de desenvolvimento normal é o observado nas moscas do controle de viabilidade, portadoras de combinações casuais dos cromossomos selvagens.

Para determinação do índice de velocidade do desenvolvimento de cada cultura homozigota, o total de moscas das quatro classes fenotípicas foi somado em cada contagem (=dia de emergência), determinando-se as frequências relativas da classe selvagem em cada dia, do 1º ao 8º, tanto para o controle como para os cruzamentos de extração. Desse modo foi possível detectar no cromossomo II a presença de genes ou complexos gênicos que modificam a velocidade do desenvolvimento.

Conforme Dobzhansky, Holz e Spassky (1942), a classificação dos cromossomos modificadores do desenvolvimento é artificial. Esses autores, assim como Hoenigsberg e Navas (1965), distinguem quatro categorias de modificadores do desenvolvimento (rápido, normal, lento e muito lento) com base nas frequências da classe selvagem, ao longo dos dias de contagem da geração F_3 .

Consideramos como de desenvolvimento rápido as culturas que condicionam a emergência da maior parte das moscas da classe selvagem nos dois primeiros dias de contagem, decaindo acentuadamente a partir do terceiro dia. Um exemplo é o cromossomo nº 41 na Tabela 20.

Consideramos como de desenvolvimento normal as culturas em que não ocorrem modificações significativas nas frequências da classe selvagem ao longo dos oito dias de contagem. O cromossomo nº 24, na Tabela 20, exemplifica esse tipo de desenvolvimento.



Tabela 20 - Índices de velocidade do desenvolvimento (as colunas N e % referem-se aos números e frequências relativas de classes selvagem).

DIAS DE EMERGÊNCIA	comossomo 41			cromossomo 24			cromossomo 6			cromossomo 73		
	Total	N	%	Total	N	%	Total	N	%	Total	N	%
9,5 - 11º	196	11	5,6	88	14	15,9	10	0	-	319	1	0,3
12º	129	12	9,3	114	32	28,1	74	6	8,1	156	0	-
13º	95	9	9,5	145	30	20,7	84	11	13,1	181	3	1,7
14º	29	0	-	122	29	23,8	41	17	41,5	167	5	3,0
15º	31	0	-	86	24	27,9	10	4	40,0	186	7	3,0
16º	9	0	-	65	16	24,6	4	3	75,0	79	5	6,3
17º	13	0	-	56	16	28,6	5	3	60,0	50	5	10,0
18º	14	1	7,1	48	11	22,9	6	3	50,0	14	3	21,4
Índices de velocidade do desenvolvimento												
1,19(rápido)				0,92 (normal)			0,50 (lento)			0,24(muito lento)		

Consideramos como de desenvolvimento lento as culturas que apresentam um aumento gradual das frequências da classe selvagem a partir da 1ª contagem, atingindo um máximo na 5ª ou 6ª contagens. Um exemplo dessa categoria, é o cromossomo nº 6, na Tabela 20.

Finalmente, foram classificadas como de desenvolvimento muito lento as culturas que nas duas primeiras contagens, ou pelo menos na primeira, apresentaram frequências extremamente baixas da classe selvagem e frequências máximas na última contagem. Um exemplo dessa categoria é o cromossomo nº 73 na tabela 20.

Para o cálculo da taxa de desenvolvimento, utilizamos um índice de velocidade do desenvolvimento (I_{VD}) obtido através da fórmula:

$$\frac{\frac{N_3}{T_3}}{\frac{N_8}{T_8}}, \text{ onde } N_3 \text{ e } T_3 \text{ representam, respectivamente,}$$

nos três primeiros dias de contagem, o total de moscas selvagens e o total de moscas da cultura; e N_8 e T_8 representam o total nos oito dias, respectivamente, de moscas da classe selvagem e o total de moscas da cultura.

Essa fórmula, sugerida pela Drª Hermione E.M. de Campos Bicudo (comunicação pessoal), foi adotada em função de discriminar perfeitamente as diferentes velocidades de desenvolvimento e permitir o seu equacionamento em classes, do seguinte modo:

desenvolvimento muito lento:

$$I_{VD} \leq \bar{X} - 2s$$

desenvolvimento lento:

$$\bar{X} - 2s < I_{VD} \leq \bar{X} - 1s$$

desenvolvimento normal:	$\bar{X} - 1s < I_{VD} < \bar{X} + 1s$
desenvolvimento rápido:	$\bar{X} + 1s \leq I_{VD} < \bar{X} + 2s$
desenvolvimento muito rápido:	$I_{VD} \geq \bar{X} + 2s$

Para o emprego dessa fórmula somente foram consideradas as culturas que produziram mais que 20 indivíduos da classe selvagem, totalizando 70 culturas; a distribuição dos I_{VD} apresenta os seguintes elementos descritivos: $\bar{X} = 0,84$ e $s = 0,22$.

Na Tabela 21 essas 70 culturas estão distribuídas pelas cinco categorias de velocidade do desenvolvimento.

Procuramos verificar se a distribuição dos índices de velocidade de desenvolvimento se ajusta à distribuição normal. Efetuados os cálculos (cf. Spiegel, 1971), encontrou-se $\chi^2 = 27,88$ maior que $\chi^2_{0,995} = 10,6$, para 2 g.l., indicamos a rejeição da hipótese de ajustamento dos índices a uma curva normal, o que exclui a possibilidade de o caráter considerado ser um tipo de herança quantitativa, pelo menos em relação aos I_{VD} obtidos com fórmula empregada. A Tabela 22 apresenta os elementos necessários para a realização dos cálculos referidos.

Na Tabela 23 podemos observar a distribuição das 70 culturas homozigotas quanto aos I_{VD} , em relação às classes de viabilidade, mostrando que mais de 80% das culturas com I_{VD} normal se concentram entre os limites de viabilidade 70 e 120.

Tabela 21 - Índices de velocidade do desenvolvimento
para 70 culturas homozigotas.

I _{VD}	muito lento	lento	normal	rápido	muito rápido
Nº	5	7	54	4	--
%	7,14	10,0	77,14	5,72	--

Tabela 22 - Componentes do teste de ajustamento da distribuição dos índices de velocidade do desenvolvimento à distribuição normal.

Velocidades do desenvolvimento	limites de classe		áreas entre 0 e Z	das classes	frequências	
	X	Z			esperada	observada
	0,235	-2,74	0,4969			
0,24 à 0,43				0,0298	2,09 ou 2	5
	0,435	-1,84	0,4671			
0,44 à 0,63				0,1407	9,85 ou 10	7
	0,635	-0,94	0,3264			
0,64 à 0,83				0,3104	21,73 ou 22	12
	0,835	-0,04	0,0160			
0,84 à 1,03				0,3211	22,48 ou 22	41
	1,035	0,86	0,3051			
1,04 à 1,24				0,1590	11,13 ou 11	5
	1,245	1,80	0,4641			



Tabela 23 - Índices de velocidade do desenvolvimento e classes de viabilidade para 70 culturas homozigotas (R=rápido, N=normal, L=lento e ML=muito lento).

Velocidade de desenvolvimento	VIABILIDADE												totais
	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	100-110	110-120	120-130	130-140	
R	1	--	--	--	--	--	--	2	1	--	--	--	4
N	--	2	1	4	4	6	7	12	12	6	--	--	54
L	2	--	--	2	1	--	1	1	--	--	--	--	7
ML	2	--	--	1	1	--	1	--	--	--	--	--	5
% I _{VD} Normal	--	3,7	1,9	7,4	7,4	11,1	13,0	22,2	22,2	11,1	--	--	54(100%)



3.7. Reextração da carga genética

Com 12 das 133 linhagens homozigotas da geração F_3 do experimento de extração, foram fundadas populações experimentais para o estudo do estado-de-ser-adaptado, aptidão competitiva e aptidão darwiniana (veja-se Materiais e Métodos, ítem 2.5.).

Após algumas semanas de competição interespecífica com Drosophila pseudoobscura, os cromossomos II dessas populações foram recolocados em homozigose, seguindo o mesmo esquema de cruzamentos da figura 1, porém utilizando separadamente três machos de cada população, num total de 36 cruzamentos iniciais.

As réplicas de cada cromossomo foram testadas quanto a sua homogeneidade em relação às frequências das classes fenotípicas de F_3 . Aos valores de X^2 corresponderam probabilidades superiores à 5% exceto para os cromossomos 7 ($X^2 = 14,80$, para 6 g.l., P menor que 0,05), 10 ($X^2 = 58,48$, para 6 g.l., P menor que 0,01) e 24 ($X^2 = 58,47$, para 6 g.l., P menor que 0,001).

A seguir foram comparadas a viabilidade, a proporção sexual e o I_{VD} , obtidos na primeira e na segunda extrações desses doze cromossomos (Tabela 24). Pode-se observar, na tabela 24, que em 16 (47%) linhas não se constatou alteração na viabilidade e, nas 19 (53%) linhas restantes 14 (73%) modificações da viabilidade foram prejudiciais e 5 (27%) modificações foram benéficas.

As modificações que ocasionaram mudança de classe de viabilidade podem ser agrupadas do seguinte modo:
não drásticas - de normal à subvital ou vice-versa, 12 modifi

Tabela 24 - Viabilidades, proporções sexuais (F:M) e índices de velocidade do desenvolvimento (I_{VD}), em duas extrações de 12 cromossomos II selvagens (N=normal, SV=subvital, SLEX=semi-letal extremo, LE=letal F=fêmeas, M=machos; (1)=refere-se a duas réplicas; *=P menor que 0,05, **=P menor que 0,01).

cromosomas	viabilidade		χ^2 entre 1ª e 2ª	F:M		χ^2 entre 1ª e 2ª	Velocidade do desenvolvimento	
	1ª extração	2ª extração		1ª extração	2ª extração		1ª extração	2ª extração
6	84 - N	56 - SV	3,94*	24 : 23	46 : 39	0,01	0,50 lento	0,30 muito lento
		88 - N	0,93		40 : 44	0,14		0,92 normal
7	67 - SV	70 - SV	0,11	56 : 53	38 : 40	0,04	0,95 normal	0,91 normal
		93 - N	1,25		25 : 32	0,57		0,98 normal
8	93 - N	100 - N	0,09	25 : 27	103 : 106	0	0,71 normal	0,96 normal
		109 - N	0,30		19 : 17	0		1,03 normal
10	85 - N	5 - SLEX	10,99**	8 : 6	0 : 1	-	1,00 normal	-
		0 - LE	17,33**		0 : 0	-		-
12	94 - N	92 - N	0,02	71 : 59	70 : 69	0,33	0,58 lento	0,97 normal
		96 - N	4,61*		27 : 22	0,37		0,97 normal
15	58 - SV	119 - N	5,99*	22 : 25	14 : 10	0,45	0,27 muito lento	0,98 normal
		82 - N	1,00		9 : 10	0		1,30 muito rápido
17	83 - N	93 - N	0,19	13 : 12	131 : 129	0	0,90 normal	0,93 normal
18(1)	93 - N	0 - LE	14,99**	13 : 10	0 : 0	-	1,14 rápido	-
19	71 - N	0 - LE	69,81**	8 : 7	0 : 0	-	1,05 normal	-
		51 - SV	8,95**		15 : 10	2,76		1,02 normal
24	101 - N	91 - N	0,30	69 : 103	33 : 23	5,31*	0,92 normal	1,01 normal
		103 - N	0		31 : 22	4,81*		0,87 normal
27	78 - N	70 - SV	0,66	62 : 91	46 : 56	0,35	0,81 normal	0,99 normal
32	109 - N	109 - N	0	83 : 75	207 : 181	0	0,92 normal	1,01 normal



cações (63%), cromossomos 6,7,15,24 e 27; e drásticas - de normal à letal ou à semi-letal extrema, 7 modificações (37%), cromossomos 10,18 e 19.

Relacionando-se essas modificações com a razão detrimental para letal, podemos observar a existência de uma relação entre esses dois tipos de medidas, pois o número de modificações não drásticas da viabilidade é acentuadamente superior; do mesmo modo a razão D:L indica a ocorrência de grande número de locos super-dominantes com pequeno efeito nos homozigotos.

Por outro lado, as modificações significativas da proporção sexual foram apenas duas, e ocorreram independentemente de modificações da viabilidade ou do índice de velocidade do desenvolvimento (duas réplicas do cromossomo 24, veja-se tabela 24).

Quanto ao índice de velocidade do desenvolvimento, apenas o cromossomo 6 apresentou modificação prejudicial, passando da categoria lento, para muito lento.

3.8. Estado-de-ser-adaptado de populações homo e heterozigotas

O estado-de-ser-adaptado é um parâmetro que tem sido utilizado para medir a aptidão de uma espécie ou de um genótipo a um ou mais ambientes. No presente projeto foi quantificado o estado-de-ser-adaptado de doze linhagens homozigotas e três heterozigotas para cromossomos II selvagens.

A Figura 3 mostra os resultados dos censos das três populações controle referentes ao tamanho da parcela adulta das populações. Como podemos observar, o tamanho médio atingi

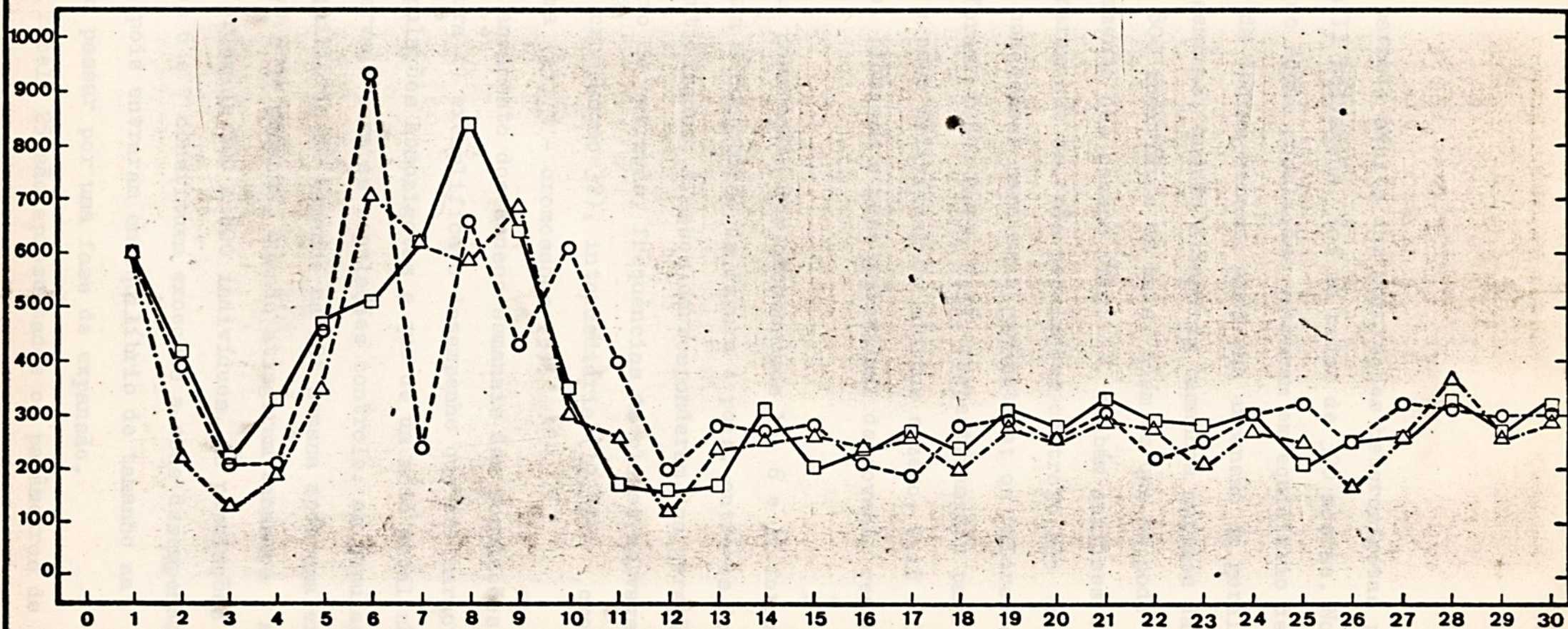


Fig. 3 — Números de moscas adultas dos controles, em três réplicas, das populações de estudo do estado-de-ser-adaptado. Abscissa: censos semanais. Ordenada: números de moscas.

do pela parcela adulta das populações heterozigotas para cromossomos II selvagens, foi ao redor de 300 moscas. Nota-se também que essas populações entraram em equilíbrio de tamanho ao redor da décima semana, após uma expansão em geral entre a 6ª e 9ª semanas, quando atingiram tamanhos máximos da ordem de 700 a 800 indivíduos ou mais. Além do que se pode observar pelo andamento dos censos (fig. 3), também análises de variância mostraram que as três populações controle são satisfatoriamente homogêneas para seis parâmetros; os valores de $F_{2,57}$ obtidos foram: 1,29, 0,73, 2,33, respectivamente para número, biomassa e peso individual de adultos e zero, 0,15 e 1,45 para número, biomassa e peso individual de jovens, respectivamente.

As populações dos cromossomos 15, 6 e 32 foram escolhidas para a composição da Figura 4 pois, entre os doze cromossomos utilizados, à esses corresponderam, na geração F_3 do experimento de extração, frequências da classe selvagem máxima (25,6% cromossomo 32), intermediária (19,7% - cromossomo 6) e mínima (13,7% - cromossomo 15).

O andamento dos censos semanais das populações 15, 6 e 32 (figura 4) exemplifica o desempenho que foi característico das populações homozigotas e que de um modo geral não difere do observado para as populações controle: as populações entram em equilíbrio de tamanho na 10ª semana após uma explosão entre a 7ª e 9ª semanas, quando atingiram tamanhos máximos também da ordem de 700 a 800 indivíduos. As populações dos cromossomos 6 e 7 constituem exceções a esse desempenho característico, pois entraram em equilíbrio de tamanho na quarta semana, sem passar por uma fase de expansão.

Na Tabela 25 são apresentados os parâmetros de estima



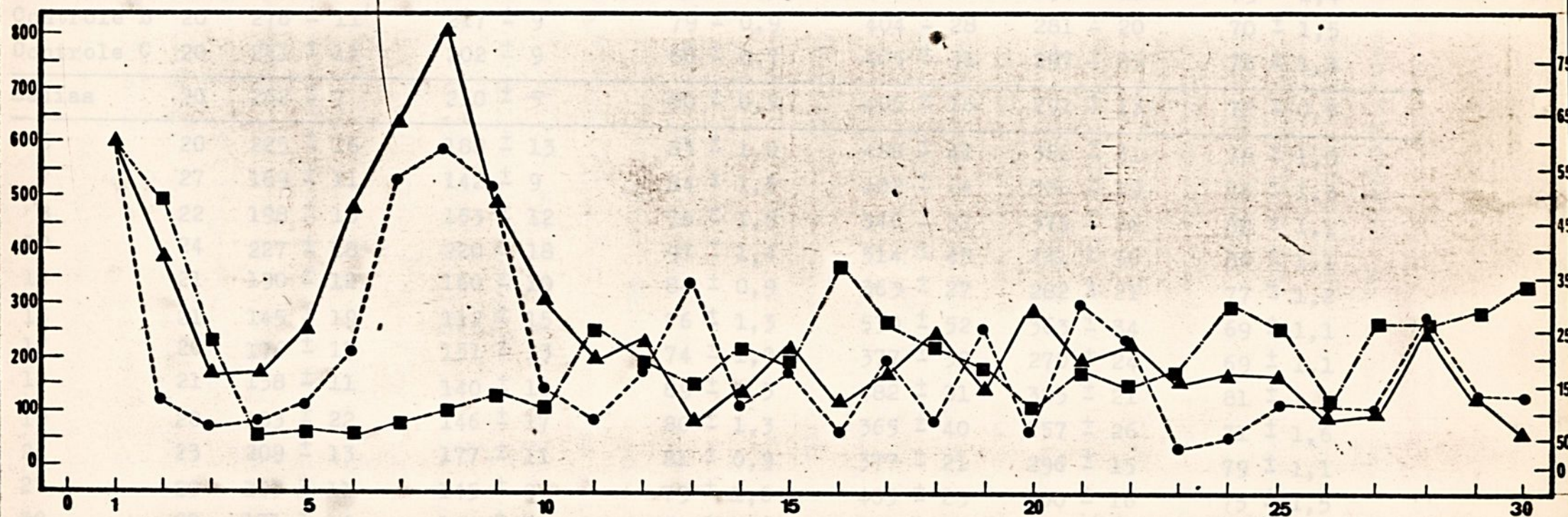


Fig. 4 - Números de moscas adultas das populações 15(●), 6(■) e 32(▲). Absc: censos semanais. Ord: nº de moscas.

Tabela 25 - Tamanho e produtividade médias de 15 populações experimentais de D. melanogaster
(N= número de censos; PI=peso individual).

populações	N	Tamanho da População			Produtividade por Semana		
		Nº de A dultos Biomassa (mg) PI (mg.10 ⁻³)			Nº de Jovens Biomassa(mg) PI (mg.10 ⁻³)		
		X ± SE	X ± SE	X ± SE	X ± SE	X ± SE	X ± SE
Controle A	20	259 ± 12	210 ± 10	81 ± 0,8	405 ± 26	294 ± 20	73 ± 1,4
Controle B	20	276 ± 11	217 ± 9	79 ± 0,9	404 ± 28	281 ± 20	70 ± 1,5
Controle C	20	251 ± 11	202 ± 9	80 ± 0,7	405 ± 31	297 ± 25	72 ± 1,4
Médias	20	262 ± 7	210 ± 5	80 ± 0,5	405 ± 16	291 ± 13	72 ± 0,8
6	20	225 ± 16	188 ± 13	83 ± 1,0	480 ± 41	362 ± 31	76 ± 1,0
7	27	169 ± 11	142 ± 9	84 ± 1,5	402 ± 24	306 ± 19	76 ± 1,3
8	22	198 ± 16	153 ± 12	76 ± 1,5	546 ± 37	375 ± 26	68 ± 1,1
10	24	227 ± 18	220 ± 18	97 ± 1,4	514 ± 45	441 ± 36	86 ± 1,1
12	21	190 ± 12	160 ± 10	84 ± 0,9	363 ± 27	282 ± 21	77 ± 1,2
15	21	145 ± 19	112 ± 15	76 ± 1,3	530 ± 52	363 ± 34	69 ± 1,1
17	20	176 ± 17	131 ± 13	74 ± 1,0	377 ± 30	270 ± 24	69 ± 1,1
18	21	158 ± 11	140 ± 10	89 ± 1,5	482 ± 31	385 ± 21	81 ± 1,5
19	20	183 ± 22	146 ± 17	80 ± 1,3	365 ± 40	257 ± 26	71 ± 1,6
24	23	209 ± 13	177 ± 11	81 ± 0,9	377 ± 21	296 ± 15	79 ± 1,1
27	20	183 ± 11	145 ± 9	79 ± 1,0	405 ± 23	300 ± 16	75 ± 1,5
32	20	171 ± 14	144 ± 11	85 ± 1,8	360 ± 26	282 ± 20	79 ± 1,3
Médias	22	186 ± 4	155 ± 4	83 ± 0,4	433 ± 10	327 ± 7	76 ± 0,4



tiva do estado-de-ser-adaptado das quinze populações. As populações heterozigotas para cromossomos selvagens apresentaram tamanhos médios superiores aos das populações homozigotas, contudo o mesmo não aconteceu com os outros cinco parâmetros. A população do cromossomo subvital nº 15 apresenta tamanho médio (145 ± 19) menor que o das demais populações homozigotas, mas apresenta a segunda maior produtividade (530 ± 52).

Todavia, um teste de correlação entre tamanho e produtividade das populações homozigotas deu um $r = 0,1040$, não diferente de zero, para $t = 0,33$. Por outro lado, a correlação entre tamanho e biomassa dos adultos mostrou-se fortemente positiva ($r = 0,9257$, $t = 7,74$, para 10 g.l., P menor que 0,01), da mesma forma que a correlação entre número e biomassa dos jovens ($r = 0,8990$, $t = 6,49$, para 10 g.l., P menor que 0,01).

O tamanho médio das populações de cromossomos normais ($192,0 \pm 7,2$) é significativamente maior que o das populações de cromossomos subvitalis ($157,0 \pm 12,0$), como se pode vêr pelo teste ($t = 2,502$, para 10 g.l., P menor que 0,05). Por outro lado, a produtividade dos cromossomos normais ($426,9 \pm 22,5$) e dos subvitalis ($466,0 \pm 64$) não diferem significativamente ($t = 0,576$, para 10 g.l., P maior que 0,05).

É interessante notar que o cromossomo 10 apresenta biomassa (441) e peso individual médio de jovens (86) e adultos (97), acentuadamente maiores que todas as demais; já o tamanho médio (227 ± 18) e sua respectiva biomassa (220 ± 18) não diferem significativamente dos valores obtidos para as populações controle, heterozigotas (veja-se Tabela 26).

A heterogeneidade de cada uma das populações experimentais homozigotas e as três populações controle foi verifi-

Tabela 26 - Valores de F para heterogeneidade dos seis parâmetros entre cada população homozigota e as três populações controle (G.L. = graus de liberdade; *=Pmenor que 0,05; **=P menor que 0,01).

populações	Tamanho das Populações			Produtividade das Populações			G.L.
	Número	Biomassa	PI (mg.10 ⁻³)	Número	Biomassa	PI (mg.10 ⁻³)	
6	3,62*	1,49	5,36**	1,37	2,24	3,37	F _{3,76}
7	20,27**	16,34**	3,89*	0,00	0,27	4,42**	F _{3,83}
8	7,25**	8,54**	4,41**	5,37**	3,60*	2,44	F _{3,78}
10	2,22	0,43	73,26**	2,73*	8,32**	34,03**	F _{3,80}
12	10,72**	7,84**	7,54**	0,55	0,14	5,86**	F _{3,80}
15	18,72**	20,82**	5,05**	3,08*	2,15	1,73	F _{3,77}
17	11,38**	15,45**	14,43**	0,24	0,30	2,28	F _{3,76}
18	27,07**	14,96**	18,62**	1,82	5,05**	12,14**	F _{3,78}
19	7,73**	7,69**	1,12	0,39	0,63	0,89	F _{3,76}
24	5,92**	3,48*	10,36**	0,29	0,13	8,59**	F _{3,79}
27	12,90**	13,65**	2,00	0,00	0,17	2,83*	F _{3,76}
32	14,95**	12,49**	6,12**	0,64	0,14	8,37**	F _{3,76}



3.9. Aptidão competitiva de populações homo e heterozigotas

cada para os seis parâmetros, por análises de variância. Os valores de F obtidos estão contidos na Tabela 26.

O maior número de casos de não rejeição de hipótese de heterogeneidade se concentra nos parâmetros da parcela adulta da população. Apenas as populações dos cromossomos 6 (biomassa) e 10 (número e biomassa) constituem com os controles um conjunto homogêneo. Todavia, quanto a parcela jovem, a população do cromossomo 10 não constitui com as três populações controle um conjunto homogêneo, para os três parâmetros.

cromossomos 11 selvagens, e três heterozigotas para esses cromossomos, competindo cada uma delas, independentemente, com *D. pseudobacura*, em três diferentes situações experimentais iniciais: 200 *D. melanogaster* "versus" 200 *D. pseudobacura* (populações tipo I), 200 *D. melanogaster* "versus" 400 *D. pseudobacura* (populações tipo II) e 200 *D. melanogaster* "versus" 600 *D. pseudobacura* (populações tipo III).

Nas Figuras 5, 6, 7 e 8, estão representados os aumentos dos censos dessas populações, em cada semana. A figura 5 refere-se às populações controle heterozigotas. As figuras 6, 7 e 8 correspondem às populações dos cromossomos 15, 6 e 32, respectivamente.

Os resultados da competição são apresentados na Tabela 27 em relação à espécie eliminada em cada população e ao tempo de eliminação, em semanas. De apenas quatro das 45 populações *D. pseudobacura* eliminou *D. melanogaster*: as três populações do cromossomo 6 e a população tipo II do cromossomo 10, isto é, a iniciada com 200 *D. melanogaster* e 400 *D. pseudobacura*. As populações controle parecem não diferir substancialmente, quanto aos tempos de eliminação de *D. pseudobacura* nas três réplicas.

3.9. Aptidão competitiva de populações homo e heterozigotas

O desempenho de indivíduos de uma espécie em competição com indivíduos de outra espécie, em condições de alimento e espaço restritos, tem sido utilizado para estimar a aptidão competitiva (valor adaptativo em condições de competição) de uma espécie em relação à outras espécies.

No presente projeto foi estimada a aptidão competitiva de doze linhagens de Drosophila melanogaster homozigotas para cromossomos II selvagens, e três heterozigotas para esses mesmos cromossomos, competindo cada uma delas, independentemente, com D. pseudoobscura, em três diferentes situações experimentais iniciais: 200 D. melanogaster "versus" 200 D. pseudoobscura (populações tipo I), 200 D. melanogaster "versus" 400 D. pseudoobscura (populações tipo II) e 200 D. melanogaster "versus" 600 D. pseudoobscura (populações tipo III).

Nas Figuras 5,6,7 e 8, estão representados os andamentos dos censos dessas populações, em cada semana. A figura 5 refere-se às populações controle heterozigotas. As figuras 6,7 e 8 correspondem às populações dos cromossomos 15,6 e 32, respectivamente.

Os resultados da competição são apresentados na Tabela 27 em relação a espécie eliminada em cada população e do tempo de eliminação, em semanas. Em apenas quatro das 45 populações D. pseudoobscura eliminou D. melanogaster: as três populações do cromossomo 6 e a população tipo II do cromossomo 10, isto é, a iniciada com 200 D. melanogaster e 400 D. pseudoobscura. As populações controle parecem não diferir substancialmente, quanto aos tempos de eliminação de D. pseudoobscura nas três réplicas.

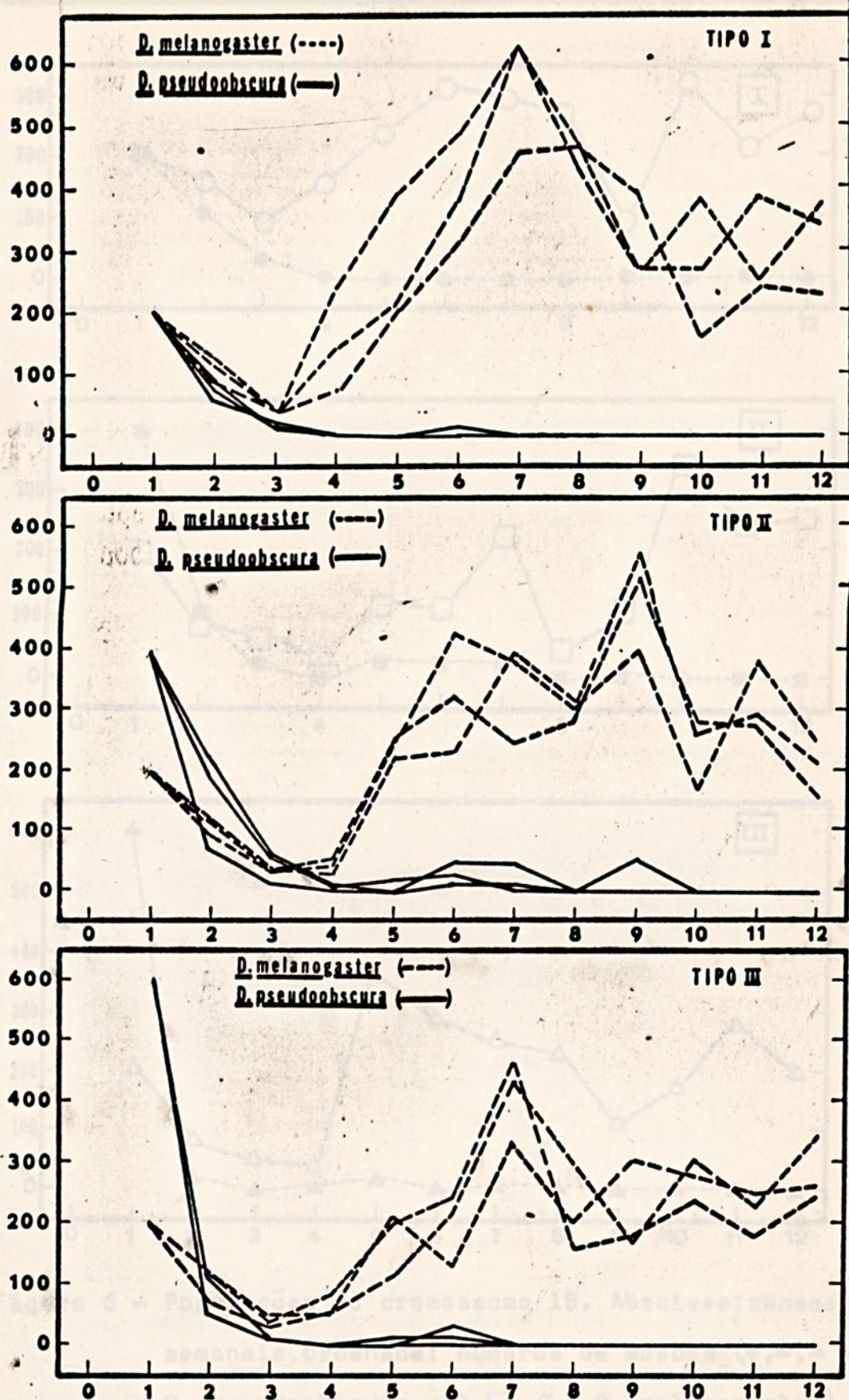


FIG. - 5 - Contrôles em três réplicas das populações de competição. Abscissa: semanas. Ordenada: número de moscas.

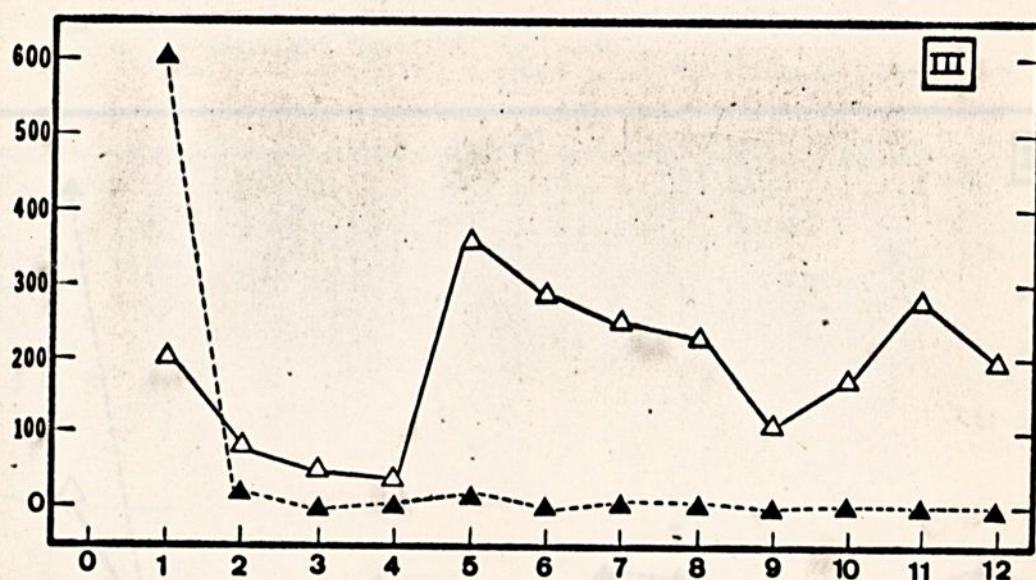
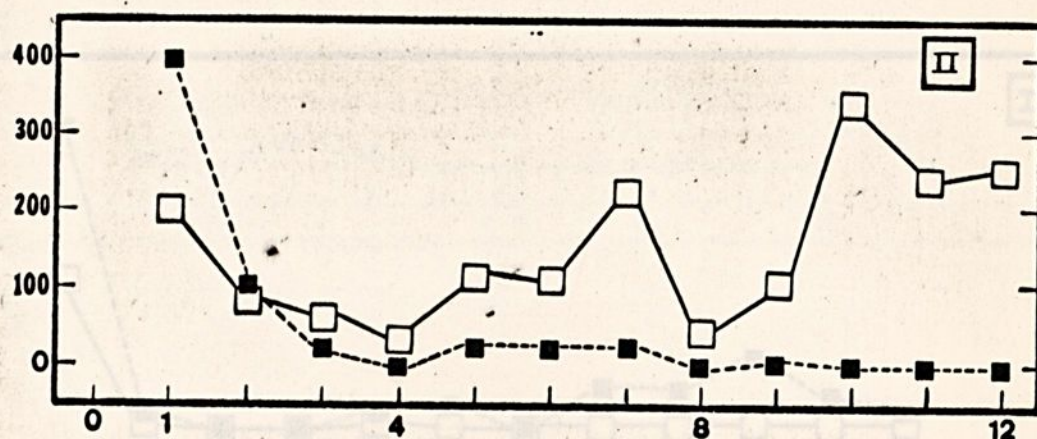
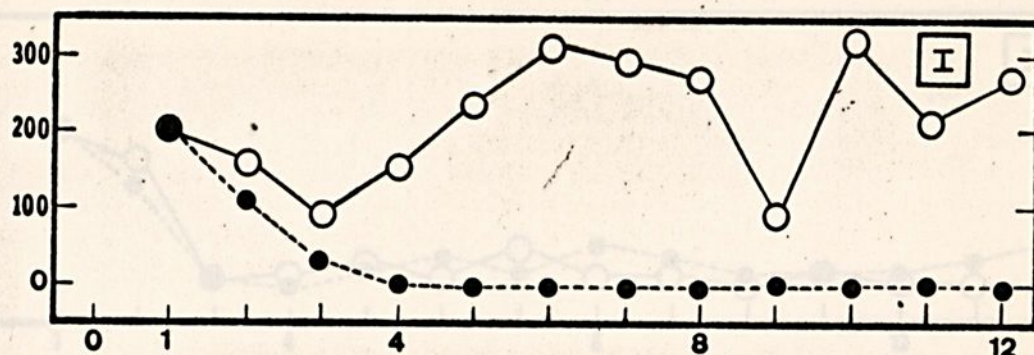


Figura 6 - Populações do cromossomo 15. Abscissa: censos semanais. Ordenada: números de moscas (●, ■, ▲ = *D. pseudoobscura* e ○, □, △ = *D. melanogaster*).

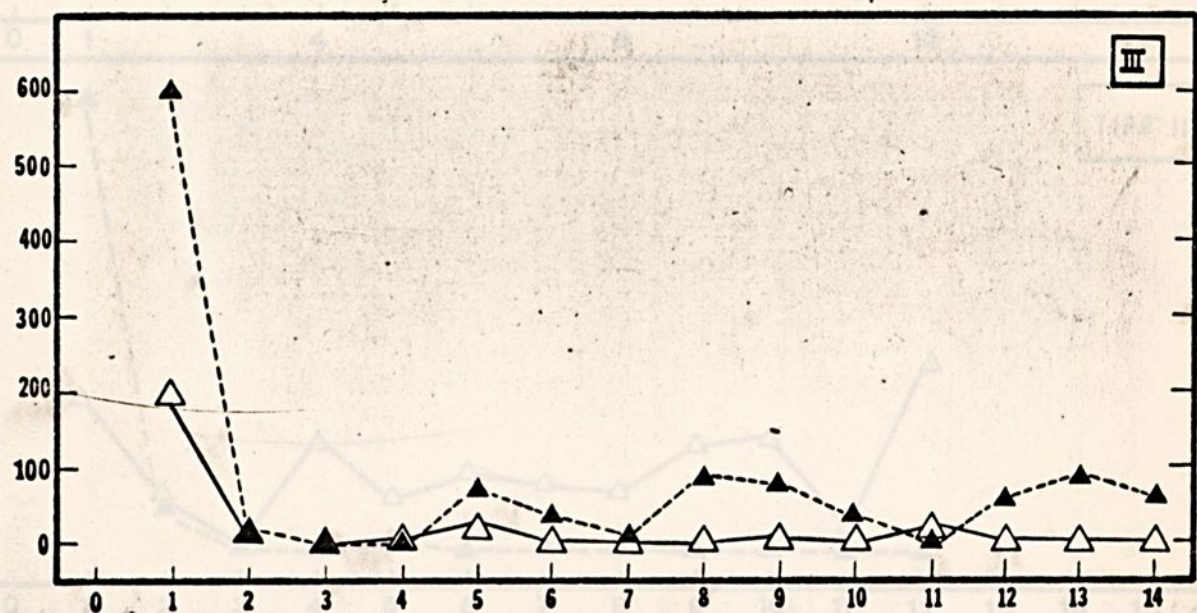
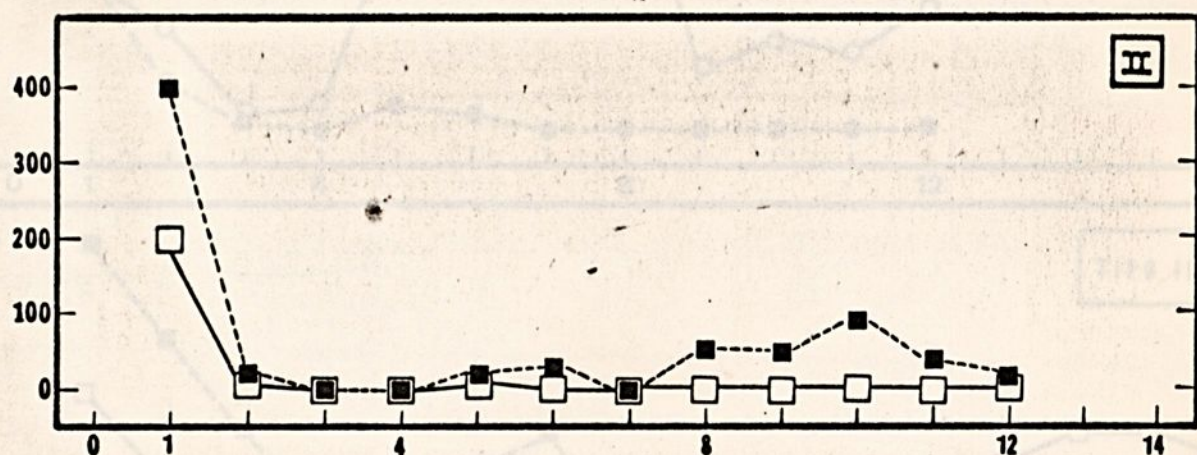
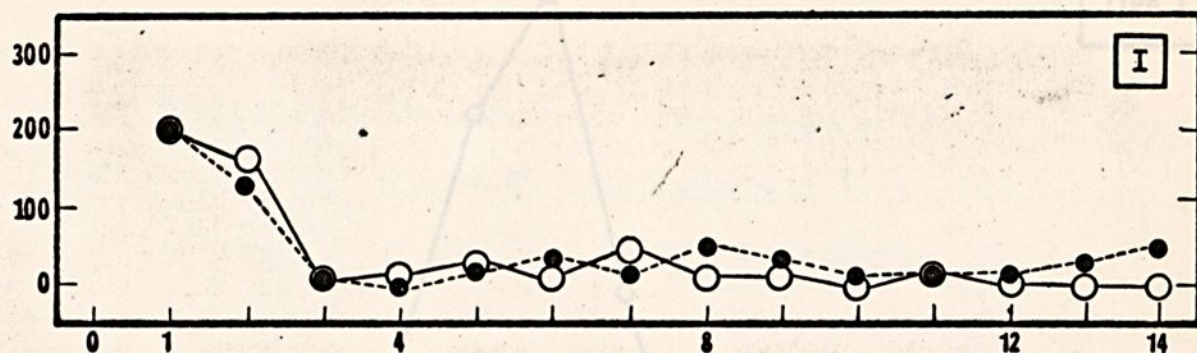


Figura 7 - Populações do cromossomo 6. Abscissa: censos semanais. Ordenada: números de moscas (●, ■, ▲ - *D. pseudoobscura* e ○, □, △ - *D. melanogaster*).

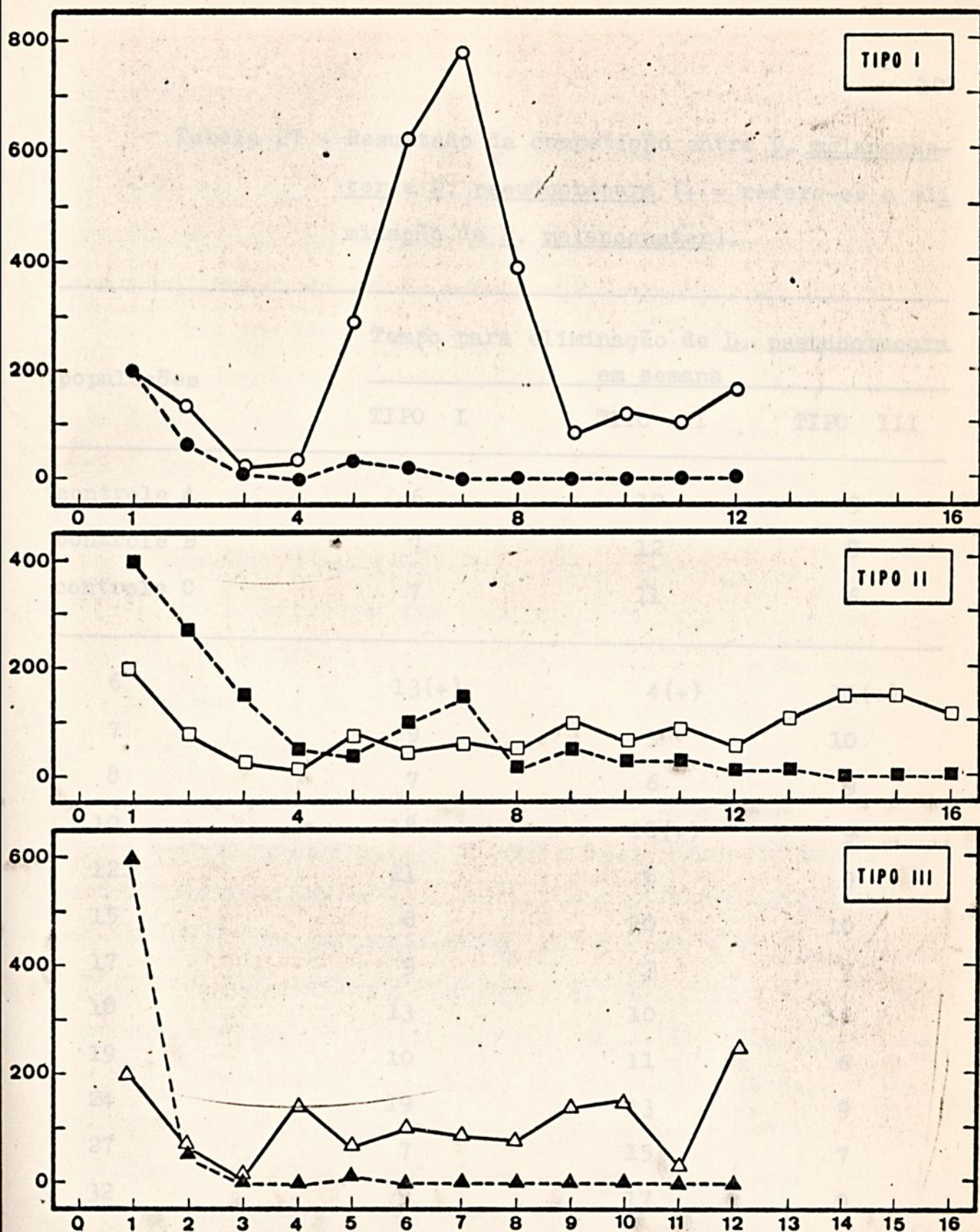


Figura 8 - Populações do cromossomo 32. Abscissa: censos semanais. Ordenada: números de moscas (●, ■, ▲ = *D. pseudoobscura* e ○, □, △ = *D. melanogaster*).

Tabela 27 - Resultado da competição entre D. melanogaster e D. pseudoobscura (+ = refere-se a eliminação de D. melanogaster).

populações	Tempo para eliminação de <u>D. pseudoobscura</u> em semana		
	TIPO I	TIPO II	TIPO III
controle A	6	10	9
controle B	7	12	8
controle C	7	11	6
6	13(+)	4(+)	11(+)
7	9	9	10
8	7	6	9
10	18	18(+)	9
12	21	6	9
15	6	10	10
17	9	7	7
18	13	10	12
19	10	11	6
24	19	13	9
27	7	15	7
32	9	17	9

cas de cada tipo de população.

Os resultados, mostrados nas figuras 5 a 8 e na tabela 27, estão expressos de modo quantificado na Tabela 28. Nessa tabela são encontrados os valores da aptidão competitiva (W) das doze linhagens homozigotas e das três heterozigotas.

Como foi mencionado em Materiais e Métodos, item 2.6., a aptidão competitiva (W) é o antilogarítmo natural do coeficiente de regressão. A variância média é o quadrado do erro padrão da média; este erro padrão é o cociente do desvio padrão da soma pura das variâncias pela raiz quadrada de N .

Como se vê na tabela 28, a maior amplitude de variação dos valores de m ocorreu nas populações do tipo II, com os limites $-0,556$ e $+0,812$, e os maiores valores de $\bar{W}$ correspondem às populações do tipo III, tanto para os controles (2,17) como para as populações experimentais (1,88).

A aptidão competitiva média dos 10 cromossomos normais foi $1,61 \pm 0,14$, $1,56 \pm 0,19$ e $1,88 \pm 0,13$, respectivamente nas populações dos tipos I, II e III e a dos dois cromossomos subvitalis (7 e 15) foi, do mesmo modo, $1,88 \pm 0,07$, $1,98 \pm 0,11$ e $1,88 \pm 0,04$. Pode-se constatar que a aptidão competitiva dos cromossomos normais e subvitalis foi a mesma nas populações do tipo III; à comparação das médias das populações do tipo I correspondeu um $t = 1,72$, para 10 g.l. (P maior que 0,05) e à das populações do tipo II correspondeu um $t = 1,93$, também para 10 g.l. (P maior que 0,05); portanto, as médias das duas classes de cromossomos não diferem estatisticamente.

As análises de correlação entre as médias dos números totais de D. melanogaster nos doze censos de cada população e os coeficientes de regressão da aptidão competitiva nas populações do tipo I, correspondeu um $r = 0,8576$, erro = 0,30 ($t = 5,27$,

Tabela 28 - Aptidão competitiva (W) e logarítmo da aptidão competitiva (m) de Drosophila melanogaster em relação à Drosophila pseudoobscura em 45 populações experimentais

	TIPO I				TIPO II				TIPO III			
	m ± SE		variância de m	W	m ± SE		variância de m	W	m ± SE		variância de m	W
Controle A	0,727	0,114	0,0130	2,06	0,638	0,148	0,0219	1,89	0,792	0,097	0,0094	2,21
Controle B	0,666	0,111	0,0123	1,94	0,488	0,082	0,0067	1,63	0,799	0,101	0,0102	2,22
Controle C	0,753	0,101	0,0102	2,12	0,628	0,050	0,0025	1,87	0,727	0,123	0,0151	2,07
Médias	0,715	0,063	0,0040	2,04	0,585	0,059	0,0035	1,80	0,773	0,062	0,0039	2,17
6	-0,395	0,097	0,0094	0,67	-0,556	0,108	0,0117	0,57	-0,260	0,114	0,0130	0,77
7	0,592	0,135	0,0182	1,81	0,626	0,112	0,0125	1,87	0,648	0,060	0,0036	1,91
8	0,609	0,168	0,0282	1,84	0,802	0,138	0,0190	2,23	0,788	0,089	0,0079	2,20
10	0,165	0,082	0,0067	1,18	-0,441	0,130	0,0169	0,64	0,642	0,118	0,0139	1,90
12	0,375	0,102	0,0104	1,45	0,684	0,128	0,0164	1,98	0,722	0,074	0,0055	2,06
15	0,661	0,129	0,0166	1,95	0,734	0,059	0,0035	2,08	0,610	0,097	0,0094	1,84
17	0,673	0,116	0,0135	1,96	0,812	0,088	0,0077	2,25	0,810	0,095	0,0090	2,25
18	0,621	0,067	0,0045	1,86	0,701	0,091	0,0083	2,02	0,536	0,82	0,0067	1,71
19	0,573	0,079	0,0062	1,77	0,514	0,088	0,0077	1,67	0,673	0,118	0,0139	1,96
24	0,261	0,092	0,0085	1,30	0,455	0,141	0,0199	1,58	0,687	0,103	0,0106	1,99
27	0,735	0,091	0,0083	2,09	0,366	0,115	0,0132	1,44	0,718	0,125	0,0156	2,05
32	0,663	0,078	0,0061	1,94	0,200	0,056	0,0031	1,22	0,624	0,145	0,0210	1,87
Médias	0,461 ± 0,031		0,0010	1,65	0,408 ± 0,031		0,0010	1,63	0,600 ± 0,030		0,0009	1,88

para 10 g.l., P menor que 0,01). A correlação entre as médias dos números totais de D. pseudoobscura em cada população do tipo I e os coeficientes de regressão dessas mesmas populações, correspondeu um $r = -0,8111$, $\text{êrro} = 0,30$ ($t = 4,39$, para 10 g.l., P menor que 0,01). Esses resultados indicam que a aptidão competitiva de D. melanogaster em relação à D. pseudoobscura é diretamente proporcional aos números da primeira espécie e inversamente proporcional aos da segunda, pelo menos nas condições experimentais do presente trabalho.

Na Tabela 29 são apresentadas as aptidões competitivas dos doze cromossomos II em relação à aptidão competitiva média dos controles que, para efeito de comparação, foram tomados como 1,00. Desse modo, em condições de competição com D. pseudoobscura, a aptidão competitiva de cada linhagem homozigota fixa expressa em relação à aptidão competitiva média das populações controle heterozigotas (os êrros padrão são os das médias das populações homozigotas (veja-se tabela 28).

Os dados da tabela 29 mostram que em cada tipo de população há cromossomos que, quanto aos valores de W , diferem significativamente do respectivo controle. Entre as populações do tipo I temos os cromossomos 6,10,12,18 e 24; entre as do tipo II os cromossomos 6,10,12 e 32; e entre as do tipo III os cromossomos 6,7 e 18. Todavia, quando se considera as médias das populações homozigotas, apenas a correspondente às populações do tipo II não difere significativamente do controle.

Ao contrário da tabela 29, que mostra uma comparação de cada cromossomo em relação ao controle, na Tabela 30 os dados estão tabulados de modo a possibilitar, para cada cromossomo, a comparação entre os valores de W obtidos nas três diferentes frequências iniciais. Para tanto tomamos como 1,00 a apti-



Tabela 29 - Aptidão competitiva (W) das 12 linhagens de D. melanogaster em relação aos controles heterozigotos nas diferentes frequências iniciais (*= P menor que 0,05 e **= P menor que 0,01).

(t_{46} = refere-se ao número de g.l. do teste t).

populações	TIPO I						TIPO II						TIPO III					
	$m \pm se$		W		t_{46}		$m \pm se$		W		t_{46}		$m \pm se$		W		t_{46}	
Controles	0		1		-		0		1		-		0		1		-	
6	1,110	0,031	3,04	7,95**			1,141	0,031	3,13	8,53**			1,033	0,030	2,81	10,40**		
7	0,123	0,031	1,13	0,84	-0,041		0,031	0,96	0,16			0,125	0,030	1,13	2,27*			
8	0,106	0,031	1,11	0,15	-0,217		0,031	0,98	1,38	-0,015		0,030	0,99	0,44				
10	0,550	0,031	1,73	5,07**			1,026	0,031	2,79	5,82**			0,131	0,030	1,14	1,08		
12	0,340	0,031	1,41	5,67**	-0,099		0,031	0,91	2,07*			0,051	0,030	1,05	0,76			
15	0,054	0,031	1,06	0,42	-0,149		0,031	0,86	0,05			0,163	0,030	1,18	0,54			
17	0,042	0,031	1,05	0,60	-0,227		0,031	0,80	1,30	-0,037		0,030	0,96	0,28				
18	0,094	0,031	1,10	2,44*	-0,116		0,031	0,89	0,45			0,237	0,030	1,27	2,80**			
19	0,142	0,031	1,15	1,29	0,071		0,031	1,08	0,20			0,100	0,030	1,11	0,61			
24	0,454	0,031	1,58	5,00**	0,130		0,031	1,14	0,59			0,086	0,030	1,09	0,68			
27	-0,020	0,031	0,98	0,10	0,219		0,031	1,24	0,96			0,055	0,030	1,06	0,34			
32	0,052	0,031	1,05	1,16	0,385		0,031	1,47	6,00**			0,149	0,030	1,16	0,58			
Médias	0,254	0,031	1,29	3,44**	0,117		0,031	1,13	1,64			0,173	0,030	1,19	2,30*			

Tabela 30 - Comparações das aptidões competitivas (W) de cada linhagem de D. melanogaster nas tres diferentes frequências iniciais (*= P menor que 0,05 e **=P menor que 0,001; t_{22} = refere-se ao número de g.l. do teste t).

populações	TIPO I		TIPO II				TIPO III			
	m $\pm$ SE	W	m $\pm$ SE	W	t_{22}		m $\pm$ SE	W	t_{22}	
controles	0	1	0,130	0,0035	1,14	3,01**	-0,058	0,0039	0,94	0,52
6	0	1	-0,161	0,0117	0,85	3,66**	-0,135	0,0130	0,87	2,67*
7	0	1	-0,034	0,0125	0,97	0,93	-0,056	0,0036	0,95	1,50
8	0	1	-0,193	0,0190	0,82	0,47	-0,179	0,0079	0,84	0,48
10	0	1	-0,606	0,0169	0,54	4,83**	0,477	0,0139	1,61	1,81
12	0	1	0,309	0,0164	1,36	4,08**	0,347	0,0055	1,42	3,04**
15	0	1	-0,073	0,0035	0,93	2,05	0,051	0,0094	1,05	1,13
17	0	1	-0,139	0,0077	0,87	0,03	-0,137	0,0090	0,87	0,07
18	0	1	-0,080	0,0083	0,92	0,52	0,085	0,0067	1,09	0,58
19	0	1	0,059	0,0077	1,06	0,79	-0,100	0,0139	0,90	1,21
24	0	1	0,194	0,0199	1,21	2,00	0,426	0,0106	1,53	2,35
27	0	1	0,369	0,0132	1,45	2,68*	0,017	0,0156	1,02	0,10
32	0	1	0,463	0,0031	1,59	4,98**	0,039	0,0210	1,04	0,11

dão competitiva das populações do tipo I. Pode-se vêr que para os cromossomos 7,8,15,17,18 e 19 os três valores de W não diferem significativamente.

Com relação as populações controle, os valores de F correspondem a probabilidade maiores que 0,05 para as três réplicas de cada tipo de população ($F_{2,33} = 0,003$ para o tipo I, $F_{2,33} = 2,302$ para o tipo II e $F_{2,33} = 0,165$ para o tipo III); para as nove populações controle consideradas conjuntamente $F_{8,99} = 1,637$. Os valores de F indicaram a não rejeição da hipótese de heterogeneidade para as populações dos cromossomos 6 ($F_{2,33} = 7,875$, P menor que 0,01), 10 ($F_{2,33} = 17,410$, P menor que 0,01), 12 ($F_{2,33} = 8,001$, P menor que 0,01), 27 ($F_{2,33} = 3,929$, P menor que 0,05) e 32 ($F_{2,33} = 12,470$, P menor que 0,01).

3.10. Interferência na produção de progênie de populações homo e heterozigotas

A dependência da frequência na produção de progênie, ou seja, a produção de progênie dependente da frequência inicial da geração parental, tem sido estudada pelo teste de uma geração, cf. Hedrick (1972).

Procuramos investigar se o aumento da densidade parental de uma espécie influe na produção de progênie da outra espécie competidora com número da geração parental constante, tomando em consideração os dados da primeira progênie de D. melanogaster das 45 populações de competição com D. pseudoobscura.

Na Tabela 31 são apresentadas as produtividades médias de D. melanogaster na primeira geração das populações homo e heterozigotas. Nota-se pela comparação das produtividades médias

Tabela 31 - Produtividades médias das populações dos tipos I, II e III, para D. melanogaster, na primeira geração.

populações	N	Médias		
		TIPO I	TIPO II	TIPO III
Homozigotas	12	145 $\pm$ 34	32 $\pm$ 8	109 $\pm$ 20
Heterozigotas	3	172 $\pm$ 54	47 $\pm$ 12	70 $\pm$ 14

Tabela 32 - Produção de progênie (em %) na primeira geração de D. melanogaster nos três diferentes tipos (I,II,III) de populações de competição.

populações	Porcentagem de <u>D. melanogaster</u>		
	TIPO I	TIPO II	TIPO III
controle A	72,07	13,69	14,25
controle B	36,32	33,33	30,35
controle C	59,74	8,44	31,82
6	85,71	9,52	4,76
7	60,24	10,09	29,67
8	65,66	7,69	26,65
10	69,75	8,40	21,85
12	2,79	15,81	81,40
15	88,21	1,75	10,04
17	61,99	4,24	33,77
18	41,87	9,00	49,13
19	35,49	34,47	30,03
24	22,50	33,33	44,17
27	51,74	13,09	35,17
32	10,86	1,36	87,78

das populações homozigotas, que a menor produtividade ocorreu nas populações do tipo II; $t_I \times II = 3,282$; para 22 g.l. (P menor que 0,01); $t_{II} \times III = 3,576$; para 22 g.l. (P menor que 0,01); e, $t_I \times III = 0,936$; para 22 g.l. (P maior que 0,05). Quanto as populações heterozigotas, não houve diferença significativa entre as produtividades médias, $t_I \times II = 2,258$; para 4 g.l. (P maior que 0,05); $t_{II} \times III = 1,220$; para 4 g.l. (P maior que 0,05); e, $t_I \times III = 1,828$; para 4 g.l. (P maior que 0,05).

Pela análise dos dados referentes à produção de progênie na primeira geração de D. melanogaster nos três tipos de populações de competição (Tabela 32), podemos distribuir as doze populações homozigotas e as três heterozigotas de D. melanogaster, em quatro grupos:

- a) populações com decréscimo da primeira progênie na ordem I (1:1), II(1:2), III (1:3) (cromossomos 6, 19 e controle B);
- b) populações com decréscimo da primeira progênie na ordem III, II, I (cromossomos 12 e 24);
- c) populações com decréscimo da primeira progênie na ordem I, III, II (cromossomos 7, 8, 10, 15, 17 e 27 e os controles A e C); e, finalmente;
- d) populações com decréscimo da primeira progênie na ordem III, I, II (cromossomos 18 e 32).

Esses resultados permitem verificar que, para os cromossomos 12 e 24, a aptidão competitiva de D. melanogaster é tanto maior quanto maior é sua primeira progênie relativa. Em outras palavras, a interferência na produção da primeira progênie é maior onde a aptidão competitiva é menor, isto é, o valor de W pode ser consequência da intensidade da interferência (veja-se, tabelas 28 e 32).

Por outro lado, o cromossomo 18 exibe efeito oposto ao mostrado pelos cromossomos 12 e 24, ou seja, a interferência na produção da primeira progênie de D. melanogaster é maior onde a aptidão competitiva é maior (veja-se, tabelas 28 e 32).

3.11. Aptidão darwiniana de populações homo e heterozigotas

A variabilidade genética de populações naturais também pode ser detectada medindo-se o valor adaptativo de cromossomos selvagens.

As populações de competição dos genótipos homozigotos para o cromossomo II selvagem ($+_1/+_1$) "versus" o genótipo heterozigoto ($CyL/+_1$) para o mesmo cromossomo, foram mantidas durante 8 meses, sendo recenseadas semanalmente.

Na Figura 9 estão mostrados os desempenhos dos três controles dessas populações e, nas Figuras 10, 11 e 12, o desempenho das linhagens números 6, 15 e 32.

Para estimativa da aptidão darwiniana das doze linhagens homozigotas e dos três controles heterozigotos foram utilizadas as frequências percentuais do genótipo $CyL/+$ em cada geração. O tempo médio de geração admitido foi de duas semanas (cf. Hiraizumi e Crow, 1960).

A Tabela 33 mostra as frequências percentuais, em 10 gerações sucessivas, das moscas heterozigotas $CyL/+$, nas quinze populações. Pode-se observar que o genótipo selvagem elimina o heterozigoto portador do cromossomo marcado na 5ª geração nas três populações controle, o mesmo ocorrendo com a população do cromossomo nº 18.

A aptidão darwiniana foi calculada conforme o modelo



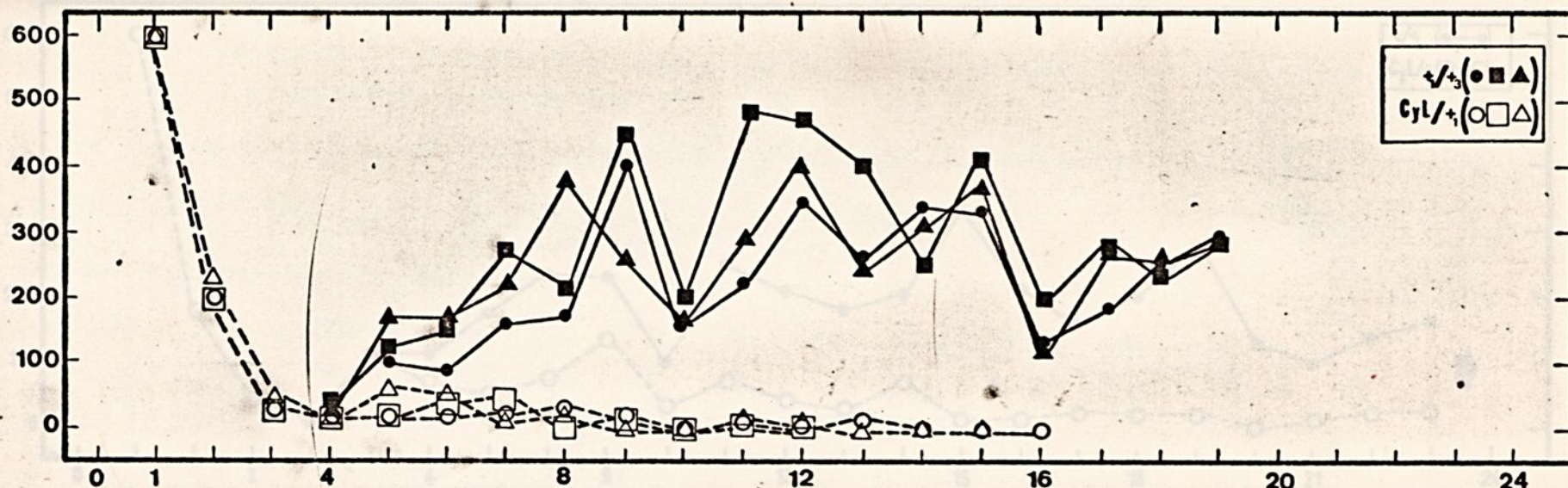


Figura 9 - Controle, em três réplicas, das populações de competição de heterozigotos selvagens ($+1/+2 = \bullet, \blacksquare, \blacktriangle$) e ($CyL/+1 = \circ, \square, \triangle$). Absc: semanas. Ord: nº moscas.

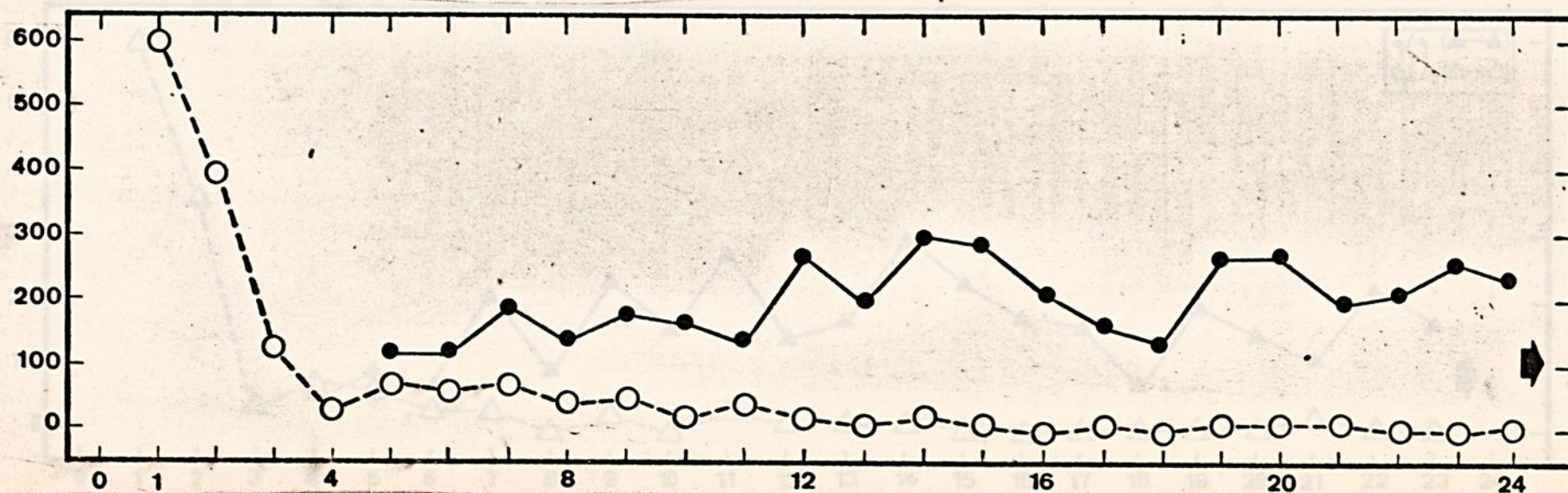


Figura 10 - Números de homozigotos $+1/+1$ (●—●) e heterozigotos $CyL/+1$ (○--○) da população 6.

Abscissa: censos semanais. Ordenada: números de moscas.

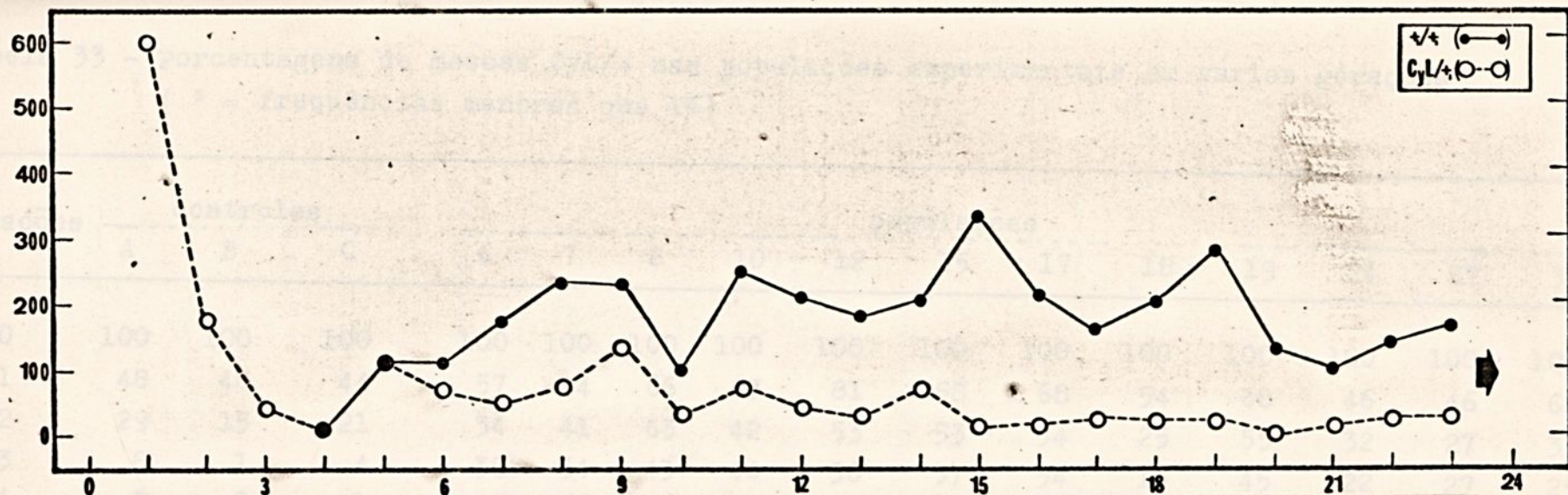


Figura 11 - Números de homozigotos $+1/+1$ (●) e heterozigotos $CyL/+1$ (○) da população 15.
Abscissa: censos semanais. Ordenada: números de moscas.

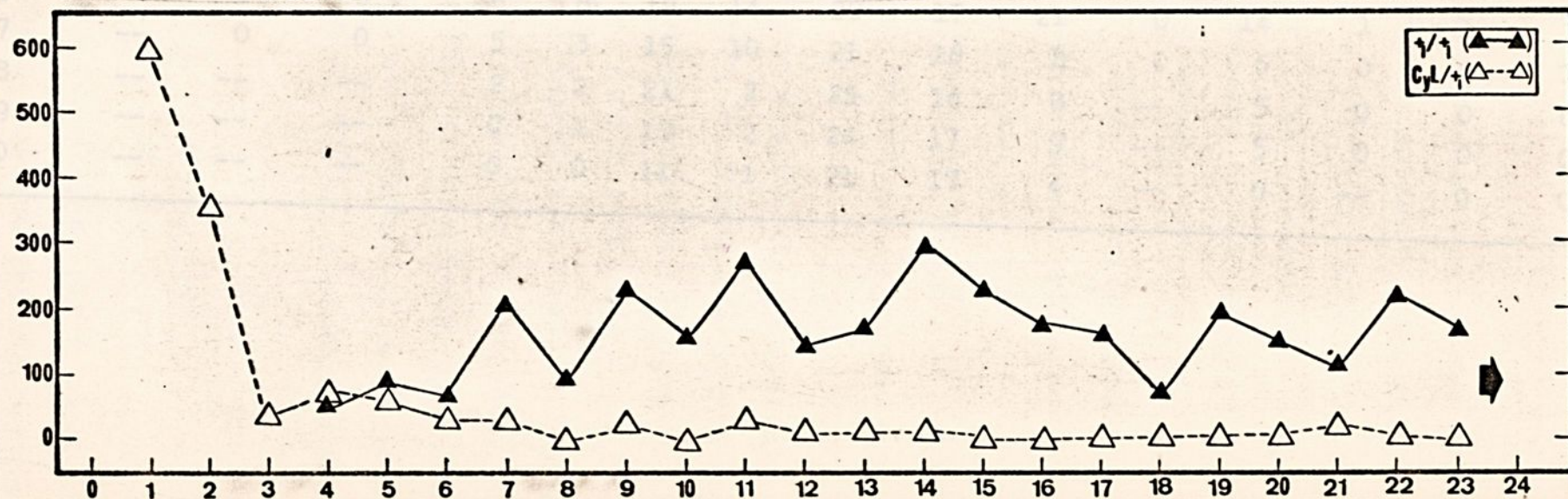


Figura 12 - Números de homozigotos $+1/+1$ (▲) e heterozigotos $CyL/+1$ (△) da população 32.
Abscissa: censos semanais. Ordenada: números de moscas.

Tabela 33 - Porcentagens de moscas CyL/+ nas populações experimentais em várias gerações
(* = frequências menores que 1%)

gerações	controles			populações											
	A	B	C	6	7	8	10	12	15	17	18	19	24	27	32
0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
1	48	48	44	57	44	66	67	81	68	68	54	68	46	46	68
2	29	15	21	34	41	63	42	53	53	54	25	55	32	27	31
3	8	1	4	39	34	43	44	50	37	34	15	45	22	27	25
4	*	3	1	24	26	41	38	43	48	34	4	38	9	6	16
5	*	0	0	10	10	22	21	30	26	18	*	13	4	5	9
6	0	0	0	6	8	19	14	28	17	21	0	14	1	1	3
7	---	0	0	5	3	15	10	21	16	8	0	5	0	0	1
8	---	---	---	2	2	21	2	25	16	8	---	3	0	0	0
9	---	---	---	0	1	19	2	24	17	9	---	5	0	0	0
10	---	---	---	0	0	11	1	21	17	4	---	0	--	0	0

proposto por Sved e Ayala (1970), para os componentes fertilidade e viabilidade. A Tabela 34 contém as estimativas dos componentes fertilidade e viabilidade, calculados utilizando-se as frequências (H) dos heterozigotos (CyL/+ (tabela 33) na 5ª geração. Podemos verificar que a amplitude de variação para o componente fertilidade foi de 0,78 (cromossomo nº 12) a 0,99 (cromossomo nº 18) e, para a viabilidade foi de 0,82 (cromossomo nº 12) a 1,00 (cromossomo nº 18). Para a aptidão média das populações homozigotas a amplitude foi de 0,91 a 0,92.

Para estimativa do coeficiente de seleção (s) contra os heterozigotos para letais (CyL/+) procedemos da seguinte maneira:

- a) calculamos as médias das frequências percentuais das três populações controle, da primeira à quinta gerações, obtendo os seguintes valores: 1ª) 0,4697, 2ª) 0,2214, 3ª) 0,0490, 4ª) 0,0175 e 5ª) 0,0053; e
- b) de posse dos valores, frequência inicial (0,4697), frequência final (0,0053) e número de gerações (4) necessárias para a mudança de frequência genotípica observada, utilizamos para o cálculo do coeficiente de seleção a fórmula de Li (1955), apresentada a seguir:

$$s_n = \frac{q_0 - q_n}{q_0 \cdot q_n} + \log_e \frac{q_0 (1 - q_n)}{q_n (1 - q_0)}$$

onde "s" é o coeficiente de seleção, "n" o número de gerações e "q₀" e "q_n" são, respectivamente, as frequências gênicas, obtidas pelas raízes quadradas das frequências inicial e final.

Tabela 34 - Estimativas dos componentes viabilidade (V) e fertilidade (F) da aptidão (W) para as frequências (H) de heterozigotos CyL/+ na 5ª geração

populações	H	$W=F = \frac{2 - 3H}{2 - 2H}$	$W=V = \frac{2 - 2H}{2 - H}$
6	0,10	0,94	0,95
7	0,10	0,94	0,95
8	0,22	0,86	0,88
10	0,21	0,87	0,88
12	0,31	0,78	0,82
15	0,26	0,82	0,85
17	0,19	0,88	0,90
18	0,01	0,99	1,00
19	0,14	0,92	0,93
24	0,04	0,98	0,98
27	0,06	0,97	0,97
32	0,09	0,95	0,95
Médias	-	0,91	0,92

Com o procedimento descrito, obtivemos para o coeficiente de seleção o valor $s = 0,3899$, significando que, para as mudanças de frequências observadas em 4 gerações, é necessário um "s" altíssimo, dado que as reduções nas frequências genotípicas do controle foram, respectivamente, da ordem de $1/2$ da 1ª para a 2ª geração, da ordem de $1/5$ da 2ª para a 3ª, da ordem de $1/4$ da 3ª para a 4ª e da ordem de $1/3$ da 4ª para a 5ª gerações. A grosso modo essas reduções foram da ordem de $1/3,5$.

Para determinação do valor adaptativo dos homozigotos selvagens, em relação aos heterozigotos selvagens do controle, multiplicamos a aptidão darwiniana média da fertilidade e da viabilidade, respectivamente 0,91 e 0,92, pelo coeficiente de seleção, obtendo uma média igual à 0,3568 ou 0,36, na 5ª geração.

A aptidão darwiniana (F.V) média dos cromossomos normais, não diferiu da aptidão darwiniana (F.V) média dos cromossomos subvitalis ($t = 0,3611$; para 10 g.l.; P maior que 0,05).

3.12. Diferenças de variação entre culturas homo e heterozigotas

Procuraremos agora analisar comparativamente a variação experimental observada para indivíduos homozigotos para cromossomos II selvagens, em relação a dos indivíduos heterozigotos para combinações casuais desses mesmos cromossomos, para as diversas medidas, tomadas isolada e conjuntamente. A razão deste tipo de análise é que a amplitude de variação experimental dos homozigotos permite estimar a parcela de variabilidade genética contida nos cromossomos II selvagens. Nas condições de laboratório, pelo esquema de cruzamentos adotado, a variabilidade

oculta fica exposta, porém preservada de recombinação, pelo menos parcialmente, pelo cromossomo CyL portador de duas grandes inversões que impedem o "crossing-over".

Assim, para essa análise, comparou-se a variação experimental de homo e heterozigotos para:

a) as medidas (referentes à classe selvagem na geração F_3 dos cruzamentos) produtividade das culturas, viabilidade, proporção sexual e I_{VD} ; e

b) os parâmetros estado-de-ser-adaptado, aptidão competitiva e aptidão darwiniana

A produtividade das culturas homozigotas (experimento de extração) e heterozigotas (experimento controle) foram respectivamente, 361 e 449 moscas e a diferença entre esses dois valores ($X^2 = 17,25$, l.g.l., P menor que 0,01) indica a superioridade das culturas do controle em relação às do experimento de extração. A contribuição da classe selvagem homozigota para essa diferença significativa de produtividade entre o experimento controle e o de extração foi substancial, como se depreende dos dados referentes aos números médios de indivíduos das classes de F_3 , contidos na Tabela 13. Verifica-se que a produtividade da classe selvagem homozigota (44), por cruzamento, correspondeu a aproximadamente 40% da produtividade da classe selvagem heterozigota (105). Todavia, excluindo-se as culturas letais (de 0 a 10%), a produtividade da classe selvagem homozigota (62) correspondeu a cerca de 59% da produtividade da classe selvagem heterozigota.

A menor e a maior viabilidades do experimento controle foram respectivamente 36 e 139, portanto com uma amplitude de variação de 103 unidades; por outro lado, a amplitude de variação das culturas homozigotas foi de 119 unidades (0-119). Quan-

to à distribuição das viabilidades, as culturas homozigotas mostraram-na tipicamente bimodal e às culturas heterozigotas correspondeu uma distribuição unimodal. Cerca de 74% dos heterozigotos apresentaram viabilidade entre 90 e 120, sendo que a frequência dos homozigotos, para esse mesmo intervalo de viabilidade, foi ao redor de apenas 25%.

As proporções sexuais foram 98,30 fêmeas para 100 machos e 102,95 fêmeas para 100 machos, respectivamente para os homo e heterozigotos; embora a proporção para os heterozigotos seja superior à dos homozigotos, a diferença entre esses dois valores não foi significativa ($X^2 = 1,55$, para 1 g.l., P maior que 0,05). A maior amplitude de variação correspondeu às culturas heterozigotas, ou seja, 97 para 100, amplitude esta obtida pela diferença entre as proporções extremas (83/100 e 180/100); do mesmo modo, a amplitude de variação da proporção sexual dos homozigotos correspondeu a 60 fêmeas para 100 machos (70/100 e 130/100).

O cálculo do índice de velocidade do desenvolvimento de todas as culturas, homo e heterozigotas, baseado no número de indivíduos de F_3 por dia de contagem (vejam-se as tabelas 3 e 4), resulta em $I_{VD} = 0,86$ para os homozigotos e $I_{VD} = 0,99$ para os heterozigotos, sendo a diferença entre esses valores não significativa ($X^2 = 0,017$, para 1 g.l., P maior que 0,05). A diferença entre os valores extremos dos índices de velocidade do desenvolvimento das culturas heterozigotas foi 0,30 (1,14 - 0,84) e para as homozigotas 0,95 (1,19 - 0,24), o que revela maior heterogeneidade dos homozigotos.

Por outro lado, pelo tamanho e produtividade médios de populações experimentais de D. melanogaster podemos analisar comparativamente o desempenho dos indivíduos homo e heterozigo-

tos em relação aos parâmetros do estado-de-ser-adaptado (veja-se tabela 25). Podemos verificar nessa tabela, quanto ao tamanho e biomassa dos adultos, que as médias das três populações de indivíduos heterozigotos são superiores às médias das doze populações de indivíduos homozigotos ($t_{\text{tamanho}} = 9,505$ para 13 g.l., P menor que 8,01 e $t_{\text{biomassa}} = 8,605$ para 13 g.l., P menor que 0,01).

Quanto ao número de jovens, a média das doze populações homozigotas não difere da média das três heterozigotas ($t_{\text{número}} = 1,508$ para 13 g.l., P maior que 0,05); contudo, quanto à biomassa de jovens, as populações homozigotas mostraram-se superiores às heterozigotas ($t_{\text{biomassa}} = 2,497$, para 13 g.l., P menor que 0,05).

Quanto aos tamanhos médios, cada uma das doze populações homozigotas foi inferior à média das heterozigotas, o mesmo não ocorrendo com os demais parâmetros. Por outro lado os homozigotos mostraram-se adaptativamente não diferentes quanto à produtividade e superiores quanto à biomassa em relação aos heterozigotos, na parcela jovem das populações.

Quanto à aptidão competitiva de D. melanogaster em relação a D. pseudoobscura, pode-se constatar que nas três frequências iniciais diferentes (veja-se Tabela 28), as médias dos coeficientes de regressão das três populações heterozigotas foram significativamente superiores às médias das doze populações homozigotas ($t_I = 6,791$, P menor que 0,01; $t_{II} = 4,917$, P menor que 0,01 e $t_{III} = 4,626$, P menor que 0,01, para 13 g.l.). Por outro lado verifica-se que, principalmente entre as populações do tipo II, algumas populações homozigotas (7, 8, 12, 15, 17, 18) foram bastante superiores à média das três heterozigotas.

Finalmente, quanto à aptidão darwiniana, o desempenho

das populações dos heterozigotos selvagens foi nitidamente superior ao dos homozigotos. As moscas heterozigotas selvagens eliminaram as heterozigotas "marcadas" nas três populações controle, em 4 gerações (8 semanas); por outro lado, a população homozigota selvagem do cromossomo 18 teve desempenho idêntico ao das populações controle. As populações homozigotas selvagens dos cromossomos 8, 10, 12, 15 e 17 coexistiram com as moscas heterozigotas marcadas até pelo menos a 10ª geração (20 semanas).

As medidas, viabilidade, proporção sexual, I_{VD} , tamanho médio da parcela adulta das populações de estudo do estado-de-ser-adaptado, aptidão competitiva (W das populações de competição do tipo I), e aptidão darwiniana ($F.V$), foram analisadas conjuntamente, para o estabelecimento de eventuais interações.

Para cada uma das medidas realizadas foram consideradas três classes, cujos limites foram estabelecidos por um critério mais ou menos arbitrário, dividindo-se a amplitude de variação por três, de modo que para cada medida os doze cromossomos ficaram distribuídos em três terços: superior, mediano e inferior.

Esses resultados estão apresentados na Tabela 35, onde as populações estão ordenadas em ordem decrescente dos valores, em cada medida, e distribuídas pelas três classes, terços superior, mediano e inferior. Convém salientar, na Tabela 35, as posições de alguns genótipos.

O cromossomo nº 15, que é subvital, mostra-se como um genótipo bastante ruim, em todos os tipos de medidas realizadas, com exceção da aptidão competitiva, onde desponta como um dos três melhores genótipos (terço superior). A razão desse comportamento muito bom do cromossomo nº 15 em relação à competição interespecífica pode ser apontada, com certa segurança, como devida à alta produtividade (530 ± 52) desse cromossomo, no que

só é superado pelo cromossomo nº 8 (546 ± 37) e ao fato de a aptidão competitiva ter-se mostrado como diretamente proporcional ao maior número de indivíduos produzidos por uma das espécies competidoras.

Por outro lado, o cromossomo nº 18, de viabilidade normal, que pode ser tido como um genótipo muito bom (ocupa o terço superior para cinco medidas), ocupa o terço inferior para o estado-de-ser-adaptado. Este último fato parece ser bom para os genótipos em condições de competição, pois os cromossomos que apresentam populações com pequeno tamanho médio de adultos, como os cromossomos 7 (169), 18 (158) e 32 (171), apresentam alta aptidão competitiva e alta aptidão darwiniana (veja-se tabela 35). Inversamente, os cromossomos nºs 6, 10 e 24, que apresentaram grande tamanho médio de adultos (terço superior), não tiveram alta aptidão competitiva.

As relações entre o estado-de-ser-adaptado (considerando-se o tamanho médio e o peso individual médio da parcela adulta e a parcela jovem da população) e a aptidão competitiva (coeficiente de regressão m das populações de competição do tipo I) foram feitas por meio de três coeficientes de correlação: a) tamanho médio da população adulta $x m$: $r = -0,7815$ ($t = 3,96$, para 10 g.l., P menor que 0,01); b) produtividade $x m$: $r = -0,1931$ ($t = 0,62$, para 10 g.l., P maior que 0,05); e c) peso individual dos adultos $x m$: $r = -0,3949$ ($t = 1,36$, para 10 g.l., P maior que 0,05).

A fim de testar o grau de correspondência entre a viabilidade e os parâmetros das populações experimentais, foram feitas correlações, obtendo-se os seguintes valores: a) viabilidade x tamanho médio da parcela adulta: $r = 0,3383$ ($t = 1,14$, 10 g.l., P maior que 0,05); b) viabilidade $x W$ (populações de com-

Tabela 35 - Ordenação decrescente e agrupamento em classes dos 12 cromossomos II selvagens homozigotos, de acordo com os valores de cada medida (F/M.100 = proporção sexual; I_{VD} = índice de velocidade do desenvolvimento; W = aptidão competitiva; F.V = aptidão darwiniana; para mais explicações, veja-se o texto).

classes	Viabilidade	F/M.100	I_{VD}	Tamanho médio	W	F.V
terço superior	--	10	10	10	27	27
	24	--	24	24	15	24
	--	--	17	6	17	6
	32	--	32	--	32	32
	18	18	18	--	18	18
	8	--	--	--	8	--
	12	12	7	--	7	7
	--	19	19	--	19	--
terço mediano	27	7	27	27	--	19
	--	8	8	8	24	8
	10	32	--	19	10	10
	17	17	--	17	--	17
	6	6	12	12	12	--
terço inferior	15	15	15	15	--	15
	19	--	6	32	6	12
	7	27	--	7	--	--
	--	24	--	18	--	--

petição do tipo I): $r = -0,1890$ ($t = 0,61$, para 10 g.l., P maior que 0,05); e c) viabilidade x aptidão darwiniana (F.V): $r = 0,2358$ ($t = 0,77$, para 10 g.l., P maior que 0,05).

As correlações entre os parâmetros de populações experimentais mostraram os seguintes valores: a) tamanho médio da parcela adulta x aptidão darwiniana (F.V): $r = 0,0002$; b) aptidão darwiniana (F.V) x W (populações de competição do tipo I): $r = 0,0243$ ($t = 0,08$, para 10 g.l., P maior que 0,05).

Pelo fato de estar sendo proposto, neste trabalho, um procedimento novo para estimativa do índice de velocidade do desenvolvimento, procurou-se analisar a relação entre essa medida e a aptidão darwiniana, dada a existência, conforme informações da literatura especializada, de associação entre essas duas medidas. Assim, foi feito um diagrama de dispersão das variáveis índice de velocidade do desenvolvimento (tomada ou denominada como variável independente; cf. Fischer, 1949) e aptidão darwiniana (denominada como variável dependente, cf. Fischer, 1949), obtendo o resultado apresentado na Figura 13, que representa a função de regressão da aptidão darwiniana (y) sobre o índice de velocidade do desenvolvimento (x).

A linha de regressão foi obtida pela equação da função de regressão (cf. Scheffler, 1969), para os pares de coordenadas X , Y_p e $X'Y_p'$ ($X = 0,60$, $Y_p = 0,78$; $X' = 0,98$, $Y_p' = 0,88$).

Por outro lado, o coeficiente de regressão entre a aptidão darwiniana (F.V) e índice de velocidade do desenvolvimento foi $r = 0,6349$, $t = 2,60$; para 10 g.l. (P menor que 0,05).

As interações constatadas entre algumas das várias medidas realizadas, bem como as ausências de correlações verificadas serão objeto da Discussão.

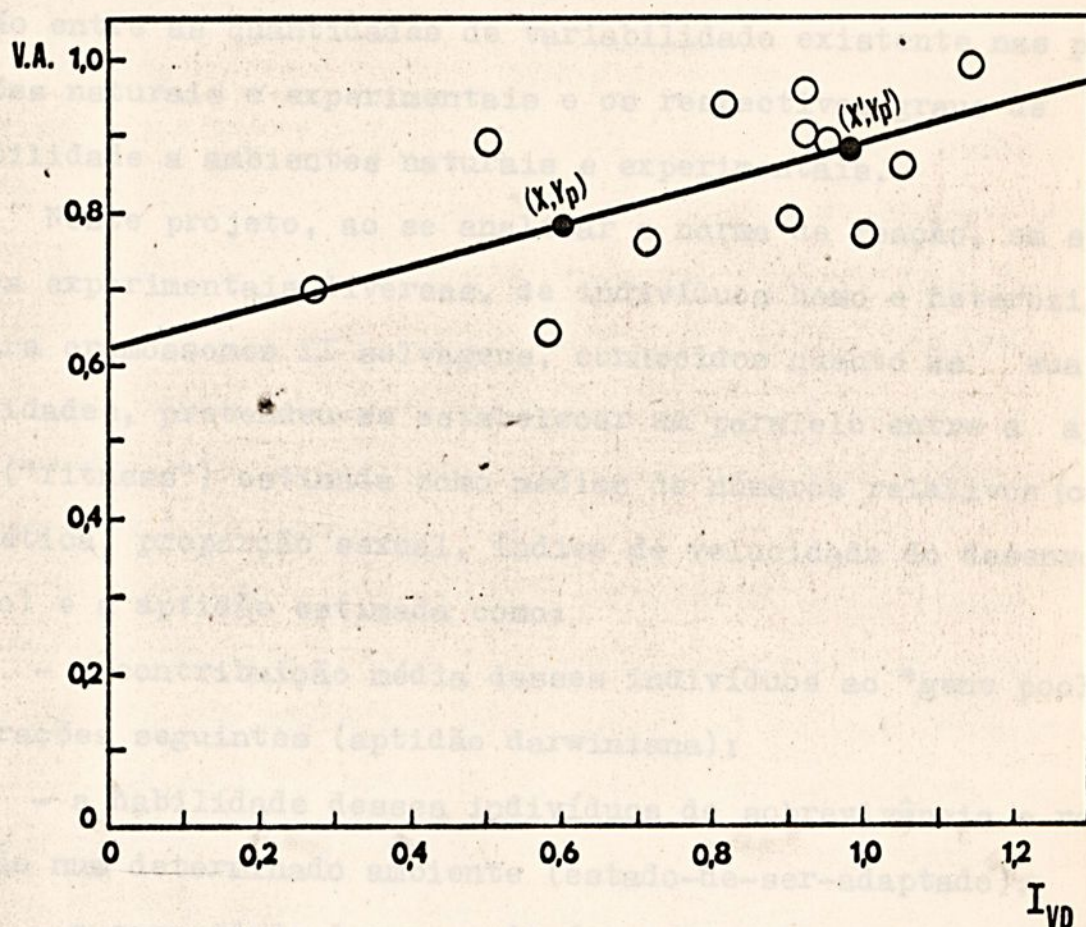


Figura 13 - Gráfico da regressão da aptidão darwiniana (variável denominada dependente) sobre índice de velocidade do desenvolvimento (variável denominada independente) para as doze linhagens homozigotas (I_{VD} =índice de velocidade do desenvolvimento e V.A.=aptidão darwiniana).

Como já foi salientado ao final do item Introdução, existem na literatura informações em número considerável sobre a relação entre as quantidades de variabilidade existente nas populações naturais e experimentais e os respectivos graus de adaptabilidade a ambientes naturais e experimentais.

Neste projeto, ao se analisar a norma de reação, em situações experimentais diversas, de indivíduos homo e heterozigotos para cromossomos II selvagens, conhecidos quanto às suas viabilidades, pretendeu-se estabelecer um paralelo entre a aptidão ("fitness") estimada como médias de números relativos (carga genética, proporção sexual, índice de velocidade do desenvolvimento) e a aptidão estimada como:

- a contribuição média desses indivíduos ao "gene pool" das gerações seguintes (aptidão darwiniana);
- a habilidade desses indivíduos de sobrevivência e reprodução num determinado ambiente (estado-de-ser-adaptado);
- a capacidade desses indivíduos de utilização dos recursos do meio ambiente, quando em competição com indivíduos de outra espécie (aptidão competitiva), ou seja, em última análise, como a probabilidade de sobrevivência ou extinção de indivíduos portadores de locos em homozigose, obtidos por endocruzamento, em relação aos indivíduos resultantes de exocruzamento.

A constituição de indivíduos homo e heterozigotos para cromossomos II selvagens, na primeira parte deste projeto, permitiu constatar que a produtividade das culturas do experimento de extração (361 moscas) foi significativamente inferior a das culturas do experimento controle (449 moscas) (cf. item 3.12 dos Resultados).

Dawood (1961), utilizando 10 casais e períodos de ovipo



sição de 24 horas, obteve F_3 em quatro garrafas, assinalando 1003 moscas por linhagem no experimento controle e 878 por linhagem do experimento de extração. A diferença entre os resultados obtidos por esse autor e os resultados do presente trabalho (361 moscas em média no experimento de extração e 449 no controle) são em grande parte atribuíveis às diferenças de procedimento entre os dois trabalhos, para obtenção de F_3 no presente caso foram utilizados 5 casais P_2 em quatro garrafas (=quatro períodos de oviposição, com 48 hs. de duração cada um) (cf. item 2.4.; Materiais e Métodos) e no experimento de Dawood (1961) a geração F_3 foi obtida em três réplicas.

Hoenigsberg e Navas (1965) utilizaram cinco casais com idade inicial de tres dias e provavelmente apenas uma garrafa (esses autores não mencionam transferências) na qual permitiram 72 hs., de oviposição, obtendo 191 moscas por cultura do controle (heterozigotos) e 176 moscas por cultura do experimento (homozigotos), produtividades essas iguais à aproximadamente a metade das obtidas no presente caso.

Não obstante essas diferenças, constantes que as produtividades médias por cultura, no controle e na extração, não diferem entre si, tanto por período de oviposição como por dia de emergência (=contagem), obtendo-se valores de X^2 iguais à respectivamente, 3,643 (para 3 g.l., P maior que 0,05) e 12,761 (para 7 g.l., P maior que 0,05); o mesmo ocorreu com a produtividade média da classe selvagem homo e heterozigota, tanto por período de oviposição, como por dia de emergência (=contagem), obtendo-se respectivamente os seguintes valores de X^2 . 0,758 (para 3 g.l., P maior que 0,05) e 1,579 (para 7 g.l., P maior que 0,05).

Sene e Magalhães (1971, cf. Sene, 1972) constataram que,

para D. melanogaster, o período de oviposição de moscas com aproximadamente 8 dias de idade correspondente à maior fertilidade = média de machos e fêmeas.

Se não considerassemos as diferenças entre o experimento de Sene e Magalhães (1971) e o presente trabalho, poderíamos supor ao 3º período (8,5 dias de idade dos pais) do presente caso corresponde-se a maior produtividade; todavia, isto não ocorreu.

Observando os dados das tabelas 1 e 2 (ítem 3.1. dos Resultados), que apresentam a geração F_3 por período de oviposição, nota-se uma acentuada queda da produtividade no 2º período de oviposição, o que talvez possa corresponder à variação na taxa de postura de dia para dia observada por Magalhães (1972). Segundo esse autor essa variação é esperada, uma vez que no ovário há um ritmo na formação de ovos e também porque outros autores já encontraram essa mesma oscilação.

Por outro lado pode-se suspeitar que os ovos postos no 2º período de oviposição contenham fatores aceleradores do desenvolvimento em relação aos do 1º período de oviposição, dado que as moscas do 2º período emergem em maior número que as do 1º período, no 1º dia de contagem (11º dia após a postura).

Sene e Magalhães (1971) aventam a hipótese de que a diminuição de frequência de "ebony" ao longo do período de postura seja devida ao envelhecimento dos espermatozóides portadores do gene "ebony". Esses autores citam o trabalho de Hannah (1953) que constatou, em D. melanogaster, que o número de descendentes do sexo feminino diminui à medida que os pais envelhecem.

As observações acima referidas foram evocadas aqui como hipótese explicativa para a diminuição da razão de sexo observada para a classe selvagem homozigota, da ordem de 13%, entre o

1º (1,08) e o 4º período de oviposição (0,94), já que para a classes selvagem heterozigota observamos um aumento de ordem de 4% entre o 1º (1,04) e 4º (1,08) períodos de oviposição.

Pelo exame da tabela 3 (ítem 3.1. de Resultados) verifica-se que as frequências relativas da classe selvagem heterozigota e da classe Pm/+ são maiores no 8º dia de contagem do que no 1º dia. Essas observações discordam das de Dawood (1961) que, em quatro contagens com intervalos de dois dias, constatou que a frequência relativa dessas duas classes decai da 1ª à última contagem. Por outro lado Hoenigsberg e Navas (1965) verificaram para a classe selvagem heterozigota desempenho idêntico ao observado no presente caso e, em relação a classe Pm/+, para as cinco populações por eles estudadas as frequências da classe Pm/+, entre a 1ª e 4ª contagens, realizadas com intervalo de nove dias, não são diferentes respectivamente de 29,92% para a 1ª contagem e 29,61% para a 4ª contagem.

Os resultados de Hoenigsberg e Navas (1965) e os do presente trabalho são concordantes quanto a diminuição da frequência da classe CyL/+ da primeira à última contagem; ambos são discordantes dos resultados de Dawood (1961), nos quais a frequência da classe CyL/+ aumenta da primeira à última contagem.

Como nos três experimentos controle de carga genética referidos o cromossomo CyL muito provavelmente seja o mesmo, pode-se admitir que, dependendo do patrimônio genético da população natural examinada, o cromossomo CyL ora apresenta aceleração do desenvolvimento (Brasil e Colômbia) e ora demonstre retardamento do desenvolvimento (Egito).

Em nosso caso esse efeito do cromossomo CyL é particularmente notável: no experimento de extração de cromossomos sel-

vagens em condições de homozigose a frequência da classe CyL/+ decai de 32% da primeira contagem (11º dia) a 21% na oitava contagem (18º dia); os números do experimento de extração de cromossomos selvagens homozigotos do trabalho de Hoenigsberg e Navas (1965), referentes à classe CyL/+, são quase os mesmos encontrados no presente caso ou seja, 32% na primeira contagem e 22% na última. Um teste de X^2 para as frequências da classe CyL/+ na 1ª e 8ª contagens do presente experimento controle em relação aos totais da 1ª e 8ª contagens ($X^2=6,40$; para 1 g.l.; P menor que 0,05), mostrou diferença significativa, da mesma forma que no experimento de extração ($X^2=26,28$; para 1 g.l.; P menor que 0,01).

No experimento controle de Dawood (1961), a amplitude de variação da frequência relativa da classe CyL/+, para as populações de Nubaria, por exemplo, é a mesma, porém em sentido oposto, ou seja, 23% na 1ª contagem e 32% na última. No quadro a seguir estão mostrados resultados de três experimentos controle de carga genética.

Autor	Localidade	Classes de F_3 (em %)			
		+1/+2	Pm/+	CyL/+	CyL/Pm
Dawood (1961)	Mehalla	26,04	25,62	23,79	24,14
	Wadi	27,07	26,25	23,63	23,04
	Nubaria	26,76	25,42	23,83	23,96
Hoenigsberg e Navas (1965)	Bogotá	26,68	28,81	25,96	18,53
	Altiplano	25,94	28,82	24,52	20,70
	Duitama	26,77	28,63	23,49	21,09
	Caracolisito III	27,27	28,68	22,76	21,27
	Caracolisito IV	28,61	28,20	22,68	20,49
Presente Contribuição	S.J.R.Preto	23,44	26,37	23,45	26,74

Os resultados obtidos por Dawood (1961) e Hoenigsberg e Navas (1965) diferem apreciavelmente dos obtidos no presente trabalho quanto às frequências das classes heterozigota selvagem ($+_1/+_2$) CyL/Pm. Os dados de Hoenigsberg e Navas (1965) e os resultados da presente contribuição são concordantes em relação à maior frequência da classe heterozigota Pm/+, quando comparada à classe CyL/+.

Conforme Dawood (1961), os genótipos portadores dos mutantes CyL ou dos mutantes CyLPm apresentam sua viabilidade ligeiramente reduzida.

Em contraste parcial com os resultados de Dawood (1961) estão os resultados de Hoenigsberg e Navas (1965), que mostram uma alta frequência da classe Pm/+, quando comparada com as demais classes. Todavia, conforme Hoenigsberg e Navas (op.cit.), quando os cromossomos CyL e Pm são combinados produzindo indivíduos CyL/Pm, estes exibem viabilidades abaixo dos 25% esperados, o que concorda com os resultados de Dawood (1961) mas contrasta com nossos resultados, nos quais a classe CyL/Pm exibe viabilidade acima do esperado.

Assim, no presente caso, tanto no experimento controle como no de extração, um teste de X^2 entre a frequência absoluta da classe CyL/Pm e a frequência das demais classes resunidas, mostrou uma diferença altamente significativa nos dois experimentos, respectivamente, $X^2=40,03$ e $X^2=791,70$. Uma hipótese seria a de que a infiltração de patrimônio selvagem nos cromossomos III, IV e X das moscas de genótipo CyL/Pm teria efeito benéfico, aumentando a viabilidade dessa classe.

No quadro a seguir, são apresentadas as frequências das classes de F_3 de dois experimento de extração de cromossomos II

selvagens em homozigose.

autores	localidade	Classes de F_3			
		$+1/+1$	$Pm/+1$	$CyL/+1$	CyL/P_m
Hoenigsberg e Navas (1965)	Bogotá	20,36	32,71	26,15	20,77
	Altiplano	17,40	32,78	26,85	22,95
	Duitama	16,73	31,60	26,85	24,80
	Caracilisito III	16,03	31,24	28,89	23,82
	Caracolisito IV	16,31	31,69	27,81	24,17
Presente Contribuição	S.J.R.Preto	12,17	29,54	27,73	30,56

Os resultados de Hoenigsberg e Navas (1965) e os da presente contribuição diferem consideravelmente quanto às frequências das classes homozigota tipo selvagem e o duplo heterozigoto CyL/P_m . Todavia eles são concordantes, tanto no experimento controle como no de extração, quanto a maior viabilidade da classe $Pm/+$ em relação a classe $CyL/+$ e também quando observamos que a viabilidade (=frequência) da classe CyL/P_m é consistentemente menor no experimento controle que a verificada no experimento de obtenção da homozigose. Segundo Hoenigsberg e Navas (op. cit.) esse efeito na viabilidade é particularmente forte nos cromossomos que produzem desenvolvimento rápido de seus portadores. Esses autores consideram com desenvolvimento rápido as culturas em que os ovos produzem adultos em doze dias, ou seja, na primeira contagem de F_3 . Comparando, por exemplo, as frequências da classe CyL/P_m do experimento controle, nos quatro contagens periódicas realizadas por Hoenigsberg e Navas (1965) e as de Dawood (1961) com os dados da presente contribuição, teremos o seguinte quadro:

Localidades	DIAS DE CONTAGEM								
	11º	12º	13º	14º	15º	16º	17º	18º	21º
Bogotá	-	14,52	-	-	21,01	-	-	21,41	21,74
Altiplano	-	18,77	-	-	20,82	-	-	22,13	19,81
Duitama	-	15,94	-	-	22,10	-	-	22,29	19,54
Caracolisito III	-	15,57	-	-	22,24	-	-	22,96	20,20
Caracolisito IV	-	16,66	-	-	21,18	-	-	21,67	19,47
Nubaria	-	20,31	-	26,21	-	33,51	-	43,38	-
Wadi	-	19,60	-	24,47	-	29,16	-	32,71	-
Mehalla	-	20,85	-	25,39	-	31,66	-	36,68	-
S.J.R.Preto	23,68	27,64	27,65	29,43	27,44	27,43	27,33	24,92	-

Como podemos observar os tres experimentos são concordantes quanto ao fato de que para as moscas portadoras dos cromossomos CyL e Pm o tempo de desenvolvimento do ciclo ovo-adulto é ligeiramente retardado; os dados da Colômbia e os de S.J. do Rio Preto são concordantes com a afirmação de Dawood (1961), segundo a qual os mutantes CyLPm produzem um retardamento no desenvolvimento de seus portadores. Todavia esse "retardamento" pode ser devido, talvez, à flutuação das outras classes de F_3 , dado que um teste de continência mostrou, no presente experimento controle, que as frequências da classe CyL/Pm no 11º e 18º dias são iguais ($X^2 = 0,24$) o mesmo acontecendo para o experimento de extração ($X^2 = \text{zero}$). Possivelmente Dawood (1961) tenha usado um outro critério como base para sua consideração.

Hoenigsberg e Navas (1965) sugerem que a adição de um cromossomo CyL ou um cromossomo Pm a um cromossomo II selvagem aumenta a viabilidade em relação ao cromossomo selvagem homozigoto e "diminui a viabilidade em relação à classe selvagem heterozigota"; de acordo com o texto original, "From Tables 4 and 5 we surmise

that the presence of CyL or of Pm chromosomes increases viability. If we compare a CyL/+ or a Pm/+ with a homozygous +/+ individual, we note that the first two are more viable. If we compare them, however, with a heterozygous +/+ individual, we find they are less viable". A última parte da suposição desses autores (o grifo é nosso) parece não estar convenientemente fundamentada à vista de que, com seus próprios dados, podemos observar que a frequência porcentual média da classe Pm/+ (28,62%) é maior que a da classe heterozigota selvagem (27,05%). Além desse fato, a diferença da produtividade, favorável à classe Pm/+, em relação à classe heterozigota selvagem foi significativa ($\chi^2 = 23,48$; para 1 g.l.; P menor que 0,01).

Em função dos resultados ora apresentados a parte grifada por nós na sugestão de Hoenigsberg e Navas (1965) não pôde ser confirmada, dado que a classe Pm/+, com 26,37%, foi superior a classe heterozigota selvagem $+_1/+_2$, com 23,44% de frequência. Por outro lado, a grande média da viabilidade das combinações Pm/drásticos e Pm/normal (0,9613) não foi significativamente diferente da média (0,9378) das 18 combinações de dois cromossomos selvagens normais e diferentes ($t=0,49$; para 134 g.l.; P maior que 0,05).

Todavia, os dados de Dawood (1961) concordam plenamente com a suspeita de Hoenigsberg e Navas (1965), de que a adição de um cromossomo Pm ou CyL à um cromossomo selvagem diminui a viabilidade em relação à classe heterozigota selvagem; assim, nos resultados de Dawood (1961), a classe Pm/+ apresentou uma frequência porcentual média de 25,76%, inferior à frequência relativa média de 26,62% da classe heterozigota selvagem; a diferença favorável à classe heterozigota selvagem na produtividade, em

relação à classe Pm/+, foi significativa ($\chi^2=29,59$; para 1 g.l.; P menor que 0,01).

Por outro lado, em Wallace (1956) o valor adaptativo do mutante Pm, combinado com cromossomos selvagens normais ou drásticos, é superior aos valores das combinações de dois cromossomos selvagens normais, de dois cromossomos selvagens detrimentais ou da combinação de um normal e um drástico.

Sperlich e Karlik (1970), constataram que o mutante Pm, combinado com cromossomos selvagens quase-normais, permanece mais tempo nas populações que o mutante CyL, que é eliminado das populações mais rapidamente.

Dois fatos merecem ser discutidos agora:

1º) Por que a classe Pm/+ é mais viável que a classe heterozigota selvagem no presente experimento controle ?

2º) Por que a classe CyL/+ apresenta viabilidade maior que o dobro da classe homozigota selvagem no presente experimento de extração ?

Hoenigsberg, Castro e Granobles (1968), estudando a genética do comportamento de indivíduos heterozigotos, em várias populações de D. melanogaster da Colômbia, estimaram os valores adaptativos (=viabilidade) de cromossomos II de várias categorias de indivíduos.

Os valores obtidos por esses autores são comparados, no quadro seguinte, com os valores por nós obtidos, para as mesmas combinações.

Na população de S.J. do Rio Preto, a diferença entre a combinação de um cromossomo Pm e um cromossomo selvagem normal, e a combinação de dois cromossomos selvagens normais diferentes, não é significativa ($t=0,66$; para 70 g.l.; P maior que 0,05); e

a combinação Pm/drástico não exibe diminuição significativa da viabilidade, em relação à combinação Pm/normal ($t=0,63$; para 116 g.l.; P maior que 0,05).

Constituição do		valor adaptativo	
Cromossomo	II	S.J.R.Preto	Colômbia
normal 1/normal 1		0,8076	1,2185
normal 1/normal 2		0,9378	1,4263
Pm/normal		0,9721	1,4453
Pm/drástico		0,9504	1,3803
CyL/normal		0,8707	1,2708
CyL/drástico		0,9636	1,2202

Portanto, na população ora analisada, as combinações do cromossomo Pm com cromossomos selvagens, normais ou drásticos, não reduzem a viabilidade em relação à combinação de dois cromossomos selvagens, normais e diferentes; por outro lado, a diferença em produtividade, favorável à classe Pm/+ em relação à classe heterozigota selvagem, foi significativa ($X^2=21,19$; para 1 g.l.; P menor que 0,01).

Quanto à segunda pergunta (por que a classe CyL/+ é acentuadamente mais viável que a classe homozigota selvagem?), à vista do último quadro apresentado podemos verificar que a população ora analisada difere da amostrada por Hoenigsberg e Navas (1965), pois no presente caso o cromossomo CyL mostrou-se bastante viável na combinação CyL/drástico, todavia, não estatisticamente diferente da combinação CyL/normal ($t=1,40$; para 116 g.l.; P maior que 0,05). Porém, a grande média das

combinações CyL/drástico e CyL/normal foi superior à média da combinação de dois cromossomos normais iguais ($t = 3,618$; para 170 g.l.; P menor que 0,01). Por outro lado, o cromossomo Pm foi superior ao CyL quando combinados com cromossomos selvagens normais ($t = 3,063$; para 106 g.l.; P menor que 0,01); não obstante, em combinação com cromossomos selvagens drásticos, as viabilidades dos mutantes Pm e CyL não foram diferentes ($t = 0,197$; para 126 g.l.; P maior que 0,05).

Foram detectados quatro casos de letais completos (0 % de viabilidade da classe selvagem) "heteróticos" em relação aos mutantes marcadores (veja-se Resultados, item 3.2., tabela 9), sendo tres em relação ao cromossomo CyL e um em relação ao cromossomo Pm. Wallace (1959) estudando comparativamente a viabilidade dos mutantes CyL e Pm, combinados respectivamente com cromossomos selvagens irradiados (experimento) e não irradiados (controle) constatou que o cromossomo CyL, combinado com um cromossomo selvagem irradiado, apresentou viabilidade maior em quatro experimentos de uma série de cinco, sendo que em um dos quatro casos o aumento da viabilidade foi significativo ao nível de 5%. Por outro lado Wallace (op.cit.) observou que o cromossomo Pm, combinado com cromossomos selvagens irradiados, não apresentou aumento da viabilidade quando comparado com o desempenho do mesmo cromossomo Pm combinado, com cromossomos selvagens não irradiados.

Nos dados de Wallace (1968, página 40, tabela 3.3.) pode-se inferir a ocorrência de um letal talvez "heterótico" para o cromossomo Pm, dado que as frequências relativas das classes CyL/+ e Pm/+ são assinaladas respectivamente como 1,26 e 2,29 e a da classe CyL/Pm é igual a 1,00.

Os quatro casos observados, de letais naturais "heteróticos" em relação aos cromossomos CyL ou Pm, sugerem a seguinte hipótese: "os letais 'heteróticos' encontrados poderiam representar um sistema balanceado entre os letais naturais e os dos cromossomos marcadores (CyL ou Pm) do qual participariam as inversões da linhagem marcada". Essa hipótese talvez possa ser suportada pelas seguintes considerações:

a) o cromossomo CyL exibe efeito mais favorável em "background" relativamente mais homogêneo do que em "background" menos homogêneo;

b) Sperlich e Karlik (1970) observaram que os cromossomos CyL ou Pm, introduzidos numa frequência inicial de 16% em substratos homozigotos (inbred Oregan) e substratos monocromossômicos mantém, na 12ª geração, frequências de cerca de 25 a 30%. Em substratos heterozigóticos (tetra, hexa e policromossômicos) esses cromossomos são eliminados ao redor da 6ª e 8ª gerações. Portanto, substratos relativamente homozigotos mostram-se favoráveis a esses mutantes; e, finalmente,

c) nas populações de estimativa da aptidão darwiniana, o mutante CyL permaneceu por mais tempo nas populações homozigotas do que nas heterozigotas para cromossomos II selvagens.

A carga genética da população examinada (veja-se Resultados, item 3.3.) mostrou na concepção de letal de Dobzhansky e cols. (1942), Cavalcanti (1960), Dawood (1961), Spassky e cols. (1960), Band (1964) e Gallo (1970), (0% de indivíduos da classe selvagem) uma frequência de letais completos de 14,3%.

Dawood (1961) encontrou, para três populações do baixo Egito, uma frequência de aproximadamente 20,3%. Todavia, na concepção de Pavan e cols. (1951) e Hoenigsberg e Navas (1965)

a frequência da classe letal (limites de viabilidade entre 0 e 5%) foi de 26,3%.

A frequência de letais (0-5%), de 26,3%, é bastante superior à detectada por Hoenigsberg, Granobles, Navas, Castro e Szekessy (1964) para 8 populações da Colômbia, cujo percentual ao redor de 16,1 e a encontrada por Hoenigsberg e Navas (1965) para 5 populações, também da Colômbia, ao redor de 18,3%. Todavia, na concepção de letal, com viabilidade de 0 a 10% de Dobzhansky e Spassky (1953), a frequência constatada para a presente população foi de 29,3%, inferior à detectada por Hoenigsberg, Granobles e Castro (1969) para doze populações de Fusagasugá na Colômbia, cuja média foi de 30,3%, com limites inferior de 19,2% e superior de 55,9%. Contudo, considerando-se letais completos (0%) e semi-letais extremos (0-10%) reunidos, a população analisada apresenta frequência (29,3%) superior à encontrada por Dawood (1961) para três populações do Egito (25,5%).

A frequência de letais e semi-letais reunidos, encontrada por Dawood (op.cit.), foi de 29,6%, inferior portanto, em cerca de 18,4% à frequência de 48,1% de letais e semi-letais reunidos para a população analisada no presente trabalho. Tedeschi, Magalhães e Zanardi (1966) estudando cromossomos II de Drosophila melanogaster da cidade de São Paulo, encontraram para letais e semi-letais reunidos, frequência próxima à que nós obtivemos: 0,4012 de detrimenais, compreendendo 0,0885 para semi-letais e 0,3127 para letais.

A frequência média nas populações estudadas por Hoenigsberg e Navas (1965) para letais e semi-letais foi de 37,3%, inferior à detectada no presente caso. Não obstante, a popula

ção de Caracolisito III, examinada por esses autores, apresentou frequência idêntica (48,09%) à detectada no presente caso e a de Caracolisito IV apresentou frequência muito próxima, ou seja, 45,6% as doze populações de Fusagasugá, estudadas por Hoenigsberg, Granobles e Castro (1969), apresentaram uma frequência média de cromossomos drásticos de 44,75%, com uma variação entre 35% e 70%.

Por outro lado, alta frequência de letais e semi-letais reunidos foi encontrada também por Wallace, Zouros e Krimbas (1966) para populações tropicais de D. melanogaster. Esses autores analisaram conjuntamente a carga genética dos cromossomos II e III de Drosophila melanogaster de populações naturais de Bogotá (Colômbia). Para 119 cromossomos analisados encontraram 80% de letais e semi-letais e atribuíram essa alta frequência a dois fatores: 1º) os dois maiores autosomos foram incluídos no mesmo teste; e 2º) a população amostrada é tropical e persiste por todo o ano e em grande tamanho.

Gallo (1970) encontrou para o cromossomo X de populações tropicais de D. melanogaster, de São José do Rio Preto (SP), Pirassununga (SP) e Mendonça (SP), carga genética limitada ao sexo feminino superior à detectada por Kerr e Kerr (1952), para linhagens provenientes de Austin, Texas e Wooster, Ohio e à detectada por Drescher (1964), para linhagens provenientes de Pearl River, New York.

Comparando-se a viabilidade média das populações do Egito (Dawood, 1916) com a de São José do Rio Preto, vamos verificar que a homozigose para o cromossomo II (cf. Resultados, item 3.3.) reduz a viabilidade média ($40,76 \pm 3,59$) a menos

que a metade da viabilidade média dos cromossomos quase-normais ($86,40 \pm 2,21$); nas populações do Egito a homozigose para o cromossomo II reduz a viabilidade média ($65,94 \pm 2,73$) em apenas um terço da viabilidade média dos cromossomos quase-normais ($92,45 \pm 1,50$). Esses efeitos parecem ser consequência da maior frequência de semi-letais na população de São José do Rio Preto, o que permite suspeitar que a presença de mutações prejudiciais, com pequeno efeito no homozigoto, seja mais acentuada nas populações de São José do Rio Preto do que nas do Egito.

Dois fatos experimentais suportam as suposições feitas: 1º) maior frequência de semi-letais e maior frequência de mutações com pequeno efeito no homozigoto produzindo uma razão detrimental para letal de 1,16 (cf. Resultados, item 3.3); e, 2º) a maior frequência, na reextração da carga genética, de modificações com efeito menos drástico no homozigoto, ou seja, 63% de modificações não drásticas para apenas 37% de modificações drásticas da viabilidade (cf. Resultados, item 3.7.).

A razão D:L constatada no presente caso (1,16) é bastante superior à verificada por Greenberg e Crow (1960), para populações naturais de Madison, Wisconsin (0,783); todavia essa diferença talvez se explique pela menor carga detrimental (0,235) do que letal (0,300), encontrada por esses autores.

Não obstante, a razão D:L de 1,012, obtida para os dados de Goldschmidt (1951, cf. Greenberg e Crow, 1960), para D. melanogaster, é bastante próxima da verificada no presente caso; igualmente são próximos para a carga detrimental e letal dos dados de Goldschmidt (1951) (0,345) os valores verificados em nosso (0,3943 e 0,3398).

Os dados de Timofeeff-Ressovsky (1935, cf. Greenberg e Crow, 1960), para culturas repletas, mostraram uma razão D:L também próxima da encontrada no presente trabalho (1,053); todavia, para culturas não repletas a razão D:L foi bem menor (0,711). Temin (1966) encontrou valores para a razão D:L ao redor de 0,741 e 0,495.

Conforme Greenberg e Crow (1960), os resultados obtidos com a razão D:L indicam duas alternativas mutuamente exclusivas: a) os mutante com pequeno efeito não ocorrem com frequência superior à dos letais; e b) os mutantes com pequeno efeito no homozigoto têm mais dominância que os letais e consequentemente são eliminados com rapidez relativamente maior no homozigoto. Segundo esses autores, é possível distinguir uma dessas duas alternativas pelo exame da razão D:L.

No presente caso, o alto valor encontrado para a razão D:L suporta a interpretação de que na população examinada há um apreciável número de locos super-dominantes, com pequeno efeito no homozigoto.

Por outro lado, conforme Greenberg e Crow (1960), os valores baixos para a razão D:L não suportam a interpretação de que mutantes com pequeno efeito no homozigoto sejam frequentemente super-dominantes; a mais provável conclusão para valores baixos da razão D:L, é a de que os locos heteróticos correspondam a uma contribuição relativamente pequena para a carga genética dos homozigotos.

Pisani e Kerr (1961), utilizando o método de Morton-Crow-Muller, estimaram os equivalentes letais em animais domésticos; encontraram, em galinhas, um baixo índice B/A, concluindo que alguns dos genes responsáveis pela carga detrimental têm

efeito super-dominante, e alguns apresentam mais que dois alelos por loco.

Estudamos o efeito das combinações cromossômicas do controle na viabilidade e na produtividade da classe selvagem. Verificamos (cf. Resultados, ítem 3.4.) que a combinação de um cromossomo letal com um cromossomo semi-letal e a combinação de dois cromossomos quase-normais diferentes produzem a maior viabilidade (104); por outro lado, a combinação de dois cromossomos letais diferentes produz a menor viabilidade (87). Os resultados de Oshima (1963, cf. Crumpacker, 1967) não concordam com os resultados ora apresentados (Oshima (1963): Duplo letal > normal > letal simples; e S.J.Rio Preto: normal > letal > simples > duplo letal); todavia concordam quanto ao fato de a combinação de dois cromossomos normais ser mais viável que a de um cromossomo letal e um quase-normal.

Por outro lado, a viabilidade da combinação de um cromossomo semi-letal com um cromossomo quase normal é superior à combinação de dois cromossomos letais diferentes, o que concorda com a razão detrimental para letal (1,16) obtida (cf. Resultados, ítem 3.4.).

Os dados apresentados até o momento, comportam a seguinte questão: por que, em nosso caso, a combinação de dois letais diferentes não mostrou heterose como no experimento de Oshima (1963) ?

Polivanov (1964), trabalhando com D. melanogaster, estudou o comportamento de seis mutantes (brown, ebony, stubble, scarlet, polished, forked) em populações experimentais com "backgrounds" genéticos diferentes.

Verificou que as populações heterozigotas para "brown"

e "scarlet" apresentaram valores adaptativos superiores aos dos demais mutantes, concluindo que os valores adaptativos dos portadores de um dado mutante não dependem somente do efeito desse mutante, mas também do complexo poligênico a ele associado.

Oshima (1966) relata a persistência de 6 genes letais recessivos diferentes no cromossomo II de D. melanogaster, ao longo de 7 anos (de 1959, em duas populações do Japão e relação na essa persistência a tres fatores: associação com inversão heterótica, ligação com um complexo gênico epistático e ligação com um gene ou genes possuidores de "certation effect".

Mukai e Yamaguchi (1972) analisaram a frequência de letais em cromossomos II de D. melanogaster separadamente para cromossomos com e sem inversões; constataram que a frequência de letais é significativamente maior nos cromossomos portadores de inversões. Para os cromossomos portadores e não portadores de inversões encontraram os seguintes gradientes de viabilidade: portadores: Normal > Duplo letal > Letal simples; e não portadores: Normal > Letal simples > Duplo letal.

Como se pode observar, os dados para a amostra de São José do Rio Preto concordaram com os de Mukai e Yamaguchi (1972) para as combinações de cromossomos sem inversões.

Na geração F_3 foram detectadas 11 culturas semi-letais para fêmeas, 5 semi-letais para machos, 6 letais para fêmeas e 10 culturas letais para machos; dessas 32 culturas apenas 5 não apresentaram, no cômputo da viabilidade, condições de semi letalidade. Desse modo, pelo menos em relação a essas culturas, a distorção da proporção sexual não pode ser atribuída às condições de semi-letalidade das culturas (cf. Resultados, item 3.5.).

Tedeschi e Magalhães (1967) relatam a ocorrência, em experimentos de análise da viabilidade de homozigotos para o cromossomo II de D. melanogaster, de dois cromossomos com efeito detrimental limitado ao sexo. Um desses cromossomos era semi-letal para fêmeas (79 machos: 56 fêmeas; $X^2 = 3,9$; P menor que 0,05). No presente caso, em tres culturas (N^{os} 61, 115 e 135) não detrimentais quanto a viabilidade da classe selvagem, mas semi-letais para fêmeas, obtivemos 23 fêmeas: 59 machos ($X^2 = 7,9$; P menor que 0,01).

Tedeschi, Magalhães e Zanardi (1966) relatam a ocorrência, em experimento de análise da homozigose do cromossomo II de D. melanogaster, de um caso de letal para machos e viável nas fêmeas. No presente caso, a cultura n^o 62 que produziu 421 moscas no total das quatro classes de F_3 , mostrou-se letal para fêmeas homozigotas (18 machos: 0 fêmeas).

Para cromossomos X de D. melanogaster, em condições de homozigose, Drescher (1964, cf. Tedeschi, Magalhães e Zanardi, 1966) obteve um letal para fêmeas, viável para machos. Gallo (1970) encontrou dois casos de letais que afetam ambos os sexos, na homozigose do cromossomo X; segundo esse autor, nenhum letal limitado ao sexo foi encontrado.

Conforme Tedeschi, Magalhães e Zanardi (1966), a maior parte dos cromossomos II em homozigose diminui a viabilidade das fêmeas pois a proporção sexual que encontraram (98,03 fêmeas para 100) difere do "sex-ratio" de D. melanogaster, que eles verificaram ser de 106,87 fêmeas para 100. No presente caso, em condições de homozigose para o cromossomo II, encontramos uma proporção sexual de 98,30 para 100 (2.896 fêmeas:2.946 machos), idêntica à verificada por aqueles autores, porém não

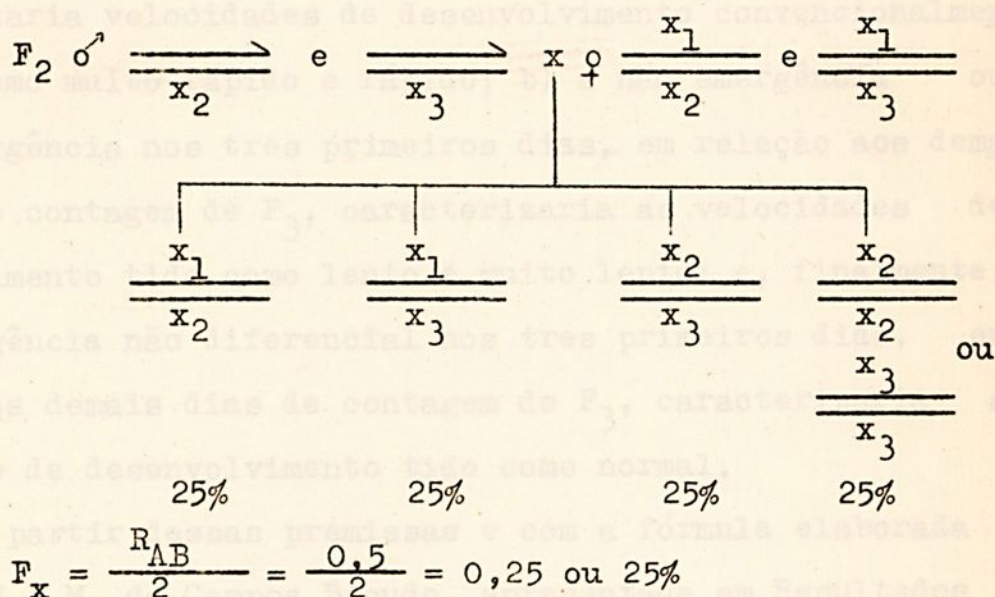
significativamente diferente de 1:1 ($X^2 = 0,428$, para 1 g.l., P maior que 0,05).

Por outro lado, Kerr e Kerr (1952) encontraram 97,66 fêmeas para 100 machos, Drescher (1964) encontrou 95,98 fêmeas para 100 machos e Gallo (1970) 92,08 para 100; os tres experimentos tratavam da obtenção de homozigose para o cromossomo X. Como se pode observar, o resultado de Kerr e Kerr (1952) é bastante próximo do encontrado por Tedeschi, Magalhães e Zanardi (1966) e do encontrado na presente contribuição.

A proposição de 110,08 fêmeas para 100 machos detectada por Gallo (1970), em experimentos controle, é bastante superior à encontrada em nosso experimento controle (heterozito), de 102,95 fêmeas para 100 machos (2.936 fêmeas: 2.852 machos); todavia, neste trabalho, a proporção sexual do controle não difere significativamente da razão 1:1 ($X^2 = 1,219$, para 1 g.l., P maior que 0,05).

A carga genética limitada ao sexo, constatada no presente caso, pode ser explicada, pelo menos aparentemente, de tres modos: a) "Efeito limitado ao sexo foi observado por Tedeschi e Magalhães (1967) para um letal do cromossomo II de D. melanogaster", (cf. Magalhães 1969); b) admitimos também a inconveniência de se afastar por completo a conclusão de Dobzhansky e cols. (1965, cf. Wallace e cols., 1966) sobre interações sinérgicas de mutações para viabilidade, não excluídas por Wallace, Zouros e Krimbas (1966; cf. Magalhães, 1969); e c) no presente caso, acreditamos que a hipótese explicativa que mais se ajusta aos dados, é a sugerida pelo Dr. W.E. Kerr (comunicação pessoal), segundo a qual a carga genética limitada ao sexo, detectada neste trabalho, é devida à taxa de endocruzamento ($F =$

0,25) para o cromossomo X, a partir dos cruzamentos feitos em massa, entre machos e fêmeas irmãos de F_2 , conforme o esquema apresentado a seguir, baseado na Figura 1 (veja-se Materiais e Métodos, item 2.4.):



Conforme foi visto em Resultados (item 3.6.), as culturas homozigotas foram analisadas também quanto a sua velocidade do desenvolvimento.

Para determinar as velocidades de desenvolvimento de culturas nas condições do presente experimento, Dobzhansky, Holz e Spassky (1942) procederam da seguinte maneira: para decidir se alguma das proporções da classe selvagem, observada nos dias sucessivos de contagem, desviava-se significativamente da proporção observada no total, fazia-se um teste de χ^2 ; os desvios significativos indicam, pela inspeção dos dados, desenvolvimento acelerado ou retardado e os não significativos indicam desenvolvimento com velocidade normal. Esses autores encontraram algumas modificações tão evidentes que testes es-

tatísticos não eram necessários.

O método de estimativa da velocidade do desenvolvimento apresentado, foi adotado em função de três premissas: a) a emergência diferencial de moscas da classe selvagem nos tres primeiros dias, em relação aos demais dias de contagem de F_3 , caracterizaria velocidades de desenvolvimento convencionalmente tido como muito rápido e rápido; b) a não emergência ou baixa emergência nos tres primeiros dias, em relação aos demais dias de contagem de F_3 , caracterizaria as velocidades de desenvolvimento tido como lento e muito lento; e, finalmente, c) a emergência não diferencial nos tres primeiros dias, em relação aos demais dias de contagem de F_3 , caracterizaria a velocidade de desenvolvimento tido como normal.

A partir dessas premissas e com a fórmula elaborada pela Dr^a H.E.M. de Campos Bicudo, apresentada em Resultados (ítem 3.6.), foi possível distinguir e equacionar em classes as diferentes velocidades de desenvolvimento, através da adição ou subtração de um ou dois desvios padrão à média da distribuição dos índices de velocidade de desenvolvimento.

Não excluimos a possibilidade de aperfeiçoar o método ora apresentado dado que, pelo menos no momento, o resultado de sua aplicação parece promissor ao possibilitar equacionar as diferentes velocidades do desenvolvimento em classes com limites nítidos. Como um teste para a fórmula proposta apresentamos, no quadro a seguir (onde $N = n^\circ$ de moscas da classe homozigota e $T = n^\circ$ total de moscas por dia de contagem), três culturas homozigotas do presente experimento - n° 15 (muito lento), n° 12 (lento) e n° 32 (normal) - e três culturas homozigotas do experimento de Dobzhansky, Holz e Spassky (1942) - Pinon

Presente Trabalho

contagens	nº 15		nº 12		nº 32		A ₈₂₃		A ₈₄₂		A ₈₂₄	
	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N
1	58	0	94	8	79	16	25	0	84	14	70	21
2	69	0	108	22	167	42	65	0	111	41	279	81
3	64	0	122	11	90	21	110	1	123	38	237	77
4	56	9	117	37	84	21	160	14	148	56	186	71
5	31	11	64	19	66	18	259	40	36	16	45	15
6	35	7	44	17	53	18	211	67			16	6
7	17	10	27	4	48	13	153	71			9	3
8	14	10	17	12	31	9	142	82				
9							149	86				
10							79	64				
11							31	29				
12							9	9				
13							1	1				

$$\frac{\frac{N_3}{T_3}}{\frac{N_8}{T_8}} = 0,27 \quad \frac{\frac{N_3}{T_3}}{\frac{N_8}{T_8}} = 0,58 \quad \frac{\frac{N_3}{T_3}}{\frac{N_8}{T_8}} = 0,92 \quad \frac{\frac{N_5}{T_5}}{\frac{N_{13}}{T_{13}}} = 0,27 \quad \frac{\frac{N_1}{T_1}}{\frac{N_5}{T_5}} = 0,51 \quad \frac{\frac{N_2}{T_2}}{\frac{N_7}{T_7}} = 0,90$$

A₈₂₃ (muito lento), Pinan A₈₂₄ (lento) e Pinon A₈₄₂ (normal).

No quadro apresentado, a fórmula é modificada de acordo com o número de dias de contagem (=emergência), mas sempre os elementos do numerador da fórmula, corresponderam à 37,5% do total; assim N₃ é igual a 37,5% de N₈; N₅ é igual a 37,5% de N₁₃; N₁ é igual a 37,5% de N₅; e, N₂ é igual a 37,5% de N₇.

Em função do número de dias de contagem a fórmula proposta pode ser generalizada do seguinte modo:

$$I_{VD} = \frac{\frac{N_{xi}}{T_{yi}}}{\frac{N_{xj}}{T_{yj}}}$$

onde, xi e yi = 37,5% dos dias de contagem, e xj e yj = 62,5% dos dias de contagem.

Com a devida adaptação da fórmula para números diferentes de contagens, pode-se constatar que os índices obtidos 0,27 (muito lento), 0,51 (lento) e 0,90 (normal) coincidem perfeitamente com a classificação dada por Dobzhansky, Holz e Spassky (1942, pág. 479, tabela 6), conforme se pode verificar pelos limites de classes dos índices de velocidade do desenvolvimento, reapresentados abaixo:

ML	L	N	R	MR
0,40	0,62	0,84	1,06	1,28
-2S	-1S	$\bar{X}$	+1S	+2S

$$ML: I \leq \bar{X} - 2S$$

$$L: \bar{X} - 2S < I \leq \bar{X} - 1S$$

$$N: \bar{X} - 1S < I < \bar{X} + 1S$$

$$R: \bar{X} + 1S \leq I < \bar{X} + 2S$$

$$MR: I \geq \bar{X} + 2S$$

Segundo Hiraizumi e Crow (1960), num organismo em que as gerações se superpõem o tempo de geração é um importante componente da aptidão total.

Admitindo o tempo médio de geração (taxa de desenvolvimento) - da postura à emergência do adulto - como 14 (9,5 - 18) dias em D. melanogaster, genes ou complexos gênicos que modifiquem drasticamente esse tempo devem conferir a seus portadores valores seletivos diferentes, vantajosos ou não.

A análise de correlação entre o índice de velocidade do desenvolvimento (I_{VD}) e a aptidão darwiniana (Resultados, ao final do item 3.12.), mostrou que essas duas variáveis têm distribuições correspondentes. Parece-nos conveniente uma ampliação dos experimentos, embora os dados existentes se ajustem à idéia de que o conceito de índice de velocidade do desenvolvimento suporte o conceito de aptidão darwiniana. Budnik, Koref, Santibañez e Brncic (1971), informam que a velocidade do desenvolvimento é usualmente considerada como um componente da taxa intrínseca de crescimento em número. Assim, a frequência de determinado genótipo com intervalo de geração de 12 dias, deve aumentar em relação à de um genótipo com intervalo de geração de 16 dias, se considerarmos um período de 48 dias podemos admitir a possibilidade de que, nessas condições, se produza uma vantagem equivalente a uma geração, em favor do genótipo de I_{VD} maior.

Dobzhansky e Queal (1938) observaram que alguns semi-letais emergem precocemente enquanto outros emergem tardiamente em grande número.

Todavia, Dobzhansky, Holz e Spassky (1942) observaram que não há, necessariamente, relação entre a viabilidade e

os modificadores do desenvolvimento. Verificaram para o cromossomo II de D. pseudoobscura que, de 29 culturas com desenvolvimento muito lento, 21 apresentaram viabilidade alta (normal).

Observamos no presente experimento que, de 7 cromossomos condicionadores de desenvolvimento muito lento, 5 eram quase-normais e apenas 2 eram semi-letais. Dos 5 cromossomos condicionadores de desenvolvimento muito lento, apenas 2 eram semi-letais, os outros 3 exibindo viabilidade quase-normal. Já os cromossomos condicionadores de desenvolvimento normal e rápido concentraram-se, em grande parte (94,4%) com I_{VD} normal; e 75% com I_{VD} rápido), na viabilidade quase-normal.

Dobzhansky (1968b, 1970) e Ayala (1969a) tem enfatizado (veja-se Introdução, ítem 1.4.) a diferença entre os conceitos de aptidão darwiniana e estado-de-ser-adaptado ("adaptedness"): "são medidas de propriedades ou qualidades diferentes da vida".

No presente experimento, a uma análise de correlação entre os parâmetros estado-de-ser-adaptado (tamanho médio das parcelas adultas das populações) e a aptidão darwiniana (F.V) das doze populações homozigotas, correspondeu um $r=0$ (veja-se, Resultados ítem 3.12.).

Mourão e Ayala (1971b) obtiveram, na análise de correlação entre a aptidão darwiniana e o tamanho médio (número de moscas) de quatro populações de D. willistoni (três homozigotas e uma heterozitota para diferentes cromossomos II) um $r= -0,06$, não significativamente diferente de zero. Segundo eles, a aptidão darwiniana é uma medida da seleção natural;

a seleção natural, por seu turno, condiciona um aumento na aptidão darwiniana média da população, não devendo conduzir necessariamente a um aumento do estado-de-ser-adaptado dessa mesma população.

De acordo com Mourão e Ayala (1971a), "a falta de correlação entre o valor adaptativo e o estado-de-ser-adaptado é de grande interesse. A conclusão que se pode tirar é que certas medidas, usadas em genéticas de populações, como a carga genética e aptidão média da população, não podem ser tomadas como índices que permitam avaliar o quanto uma população está adaptada ao seu ambiente".

Mourão e Ayala (1972) estimaram em D. willistoni a aptidão darwiniana de cromossomos II selvagens pela taxa de eliminação do cromossomo "marcador". Analisaram a seguir, a relação desse parâmetro com o tamanho e a produtividade estimados para esses mesmos cromossomos II selvagens homozigotos, em culturas puras, verificando a falta de correlação tanto entre a aptidão darwiniana e o tamanho da população entre a aptidão darwiniana e a produtividade da população.

Todavia, Mourão e Ayala (op.cit.) observaram que, dentre as 15 populações homozigotas para cromossomos II selvagens, três (RP3, RP4 e M7) apresentaram baixa aptidão darwiniana, em culturas puras, esses genótipos sobreviveram e se reproduziram de modo superior ao de outros genótipos com alta aptidão darwiniana.

No presente experimento, o cromossomo nº 18, por exemplo, apresentou um tamanho médio dos menores (158 ± 11) e contudo alto valor para aptidão darwiniana (0,99); por outro lado, o cromossomo nº 12, com tamanho médio dos maiores (190 ± 12),

apresentou a mais baixa aptidão darwiniana (0,64).

Os cromossomos nºs 8 e 15, produziram em culturas puras respectivamente 546 e 530 moscas em média, por semana, sendo essas as maiores produtividades verificadas nas populações de estudo do estado-de-ser-adaptado. Esses cromossomos (nºs 8 e 15) exibiram, porém baixos valores de aptidão darwiniana (respectivamente, 0,76 e 0,70).

A análise de correlação entre a aptidão darwiniana e a aptidão competitiva correspondeu um r positivo porém não diferente de zero (veja-se Resultados, item 3.12.), como se poderia esperar, dado que a aptidão competitiva mostrou-se diretamente proporcional, pelo menos no presente caso, ao número de indivíduos da espécie que vence a competição (veja-se Resultados item 3.9.).

Não obstante, Mourão e Ayala (1971b) encontraram correlação positiva forte entre aptidão darwiniana e aptidão competitiva interespecífica. Esses autores analisaram a aptidão competitiva, a aptidão darwiniana e o estado-de-ser-adaptado de quatro linhagens de D. willistoni, encontrando um $r = 0,91$ ($t = 11,0$; P menor que 0,01) entre aptidão darwiniana e aptidão competitiva. Segundo esses autores esse resultado contrasta com a falta de correlação entre a aptidão darwiniana e o tamanho médio da população em cultura pura.

Mourão e Ayala (1971b), para estimar a aptidão competitiva das quatro linhagens de D. willistoni referidas acima, utilizaram uma linhagem padrão de D. pseudoobscura; no presente experimento foram utilizadas moscas provenientes dessa mesma linhagem de D. pseudoobscura.

Verificamos neste trabalho uma correlação negativa



$r = -0,8109$, $t = 4,3856$, para 10 g.l., P menor que 0,01) entre o tamanho médio da parcela adulta das populações de "adaptedness" e o W das populações de competição do tipo I, indicando que quanto maior é o tamanho médio em cultura pura, menor é a aptidão competitiva das linhagens de D. melanogaster em relação à linhagem padrão de D. pseudoobscura.

Entretanto, Mourão e Ayala (1971b) não encontraram correlação significativamente diferente de zero entre o tamanho da população em cultura pura e a aptidão competitiva, porém o " r " obtido por esses autores foi negativo ($r = -0,40$). Todavia, Ayala (1970a), mediu o estado-de-ser-adaptado e a aptidão competitiva de tres linhagens geográficas de D. serrata, independentemente e em experimentos isolados, com linhagens de D. pseudoobscura, de D. melanogaster e de D. nebulosa. Constatou, para D. serrata, serem consistentes (cf. Mourão e Ayala 1971b), o tamanho da população em cultura pura e o desempenho em competição interespecífica em relação às tres espécies.

Algumas considerações interessantes podem ser realizadas pela análise comparativa do desempenho de indivíduos homo e heterozigotos em relação aos parâmetros estimados através de populações experimentais.

Sved e Ayala (1970) constataram que a aptidão média ($\bar{W}$) de indivíduos homozigotos para cromossomos II de D. pseudoobscura variou entre 0,50 (média do componente fertilidade) e 0,68 (média do componente viabilidade). Multiplicando esses valores pelo coeficiente de seleção ($s = 0,6$) contra os heterozigotos ($Ba/+$) das quatro populações controla de seu experimento, esses autores encontraram uma amplitude de variação de 0,30 a 0,41, dando um valor 0,355 para a aptidão darwiniana

média ($\bar{W}$) de indivíduos homozigotos, em relação aos heterozigotos selvagens do controle. No presente caso, obtivemos um valor muito próximo, ou seja, 0,3568.

Sperlich e Karlik (1970), em experimento de grandes proporções, estudaram o valor adaptativo de diversos heterozigotos, entre os quais o genótipo CyL/+. Os cromossomos selvagens utilizados foram de linhagens isogênicas para cromossomos II selvagens homozigotos quase-normais, constituindo populações mono, di, tri, tetra, e policrossômicas para cromossomos II selvagens, misturando duas, tres, quatro, seis e várias linhagens.

Esses autores constataram que a eliminação dos cromossomos marcadores depende do grau de heterozigose; em outras palavras, o grau médio de heterozigose dos indivíduos selvagens homo e heterozigotos (não portadores do cromossomo marcador) determina o processo seletivo. Determinaram o valor adaptativo dos indivíduos selvagens através das mudanças de frequência dos cromossomos marcadores a cada duas gerações consecutivas. Verificara ainda que as populações homozigotas para cromossomos II selvagens eliminaram os cromossomos marcadores menos eficientemente que as heterozigotas selvagens, que eliminam os marcadores ao redor da 6ª e 8ª semanas.

Mourão e Anderson (1972) analisaram a aptidão darwiniana de 15 cromossomos II homozigotos quase-normais de Drosophila willistoni, em relação a aptidão darwiniana média de três populações controle heterozigotas, encontrando um valor médio de 0,34.

A aptidão darwiniana dos homozigotos em relação aos heterozigotos (0,36), verificada no presente trabalho, bem co

mo a conclusão de que a heterose é a variável determinante em nosso experimento, podem ser tidas como fundamentos adicionais aos achados e conclusões idênticas de Sperlich e Karlik (1970), Sved e Ayala (1970) e Mourão e Ayala (1972) que, usando espécies diferentes, técnicas de laboratório diferentes e métodos distintos de estimativa do valor adaptativo, haviam chegado às mesmas conclusões.

Como pode ser observado na tabela 25 (veja-se Resultados, item 3,8.), a produtividade não é o único fator determinante do tamanho das populações homozigotas de estudo do estado-de-ser-adaptado (embora a média do tamanho das populações heterozigotas, 262 ± 7 , seja significativamente superior a média do tamanho das doze populações homozigotas, 186 ± 4 , cf. Resultados, item 3.12.), dado que na análise de variância entre a produtividade média de cada população homozigota e as três populações controle, apenas os cromossomos 8, 10 e 15 diferem significativamente das três populações controle. Por outro lado a correlação entre esses dois parâmetros (tamanho e produtividade) não é significativamente diferente de zero (cf., Resultados, item 3.8.).

Mourão e Ayala (1972) observaram uma razoável dependência entre esses dois parâmetros, ressaltando contudo, que a correlação entre eles está longe de ser completa. Assim, esses autores observaram que determinadas populações homozigotas para o cromossomo II selvagem de D. willistoni apresentavam alta produtividade e pequeno tamanho médio da população adulta; outras apresentavam situação inversa.

No presente experimento, situação análoga foi observada: a população do cromossomo nº 15 exibiu o menor tamanho médio (145 ± 19) da parcela adulta e contudo, a segunda maior produ-



tividade (530 ± 52).

Quanto a biomassa da parcela jovem da população, os indivíduos homozigotos mostraram-se significativamente superiores aos heterozigotos (biomassa média de homozigotos igual a 327 ± 7 e dos heterozigotos igual a 291 ± 13 (cf. Resultados, item 3.12.)).

Igualmente quanto a aptidão competitiva, principalmente nas populações do tipo I (cf. Resultados, item 3.9., tabela 29), algumas populações homozigotas (cromossomos n^{os} 10, 12, 18 e 24) mostraram-se significativamente superiores aos controles heterozigotos, para os quais W foi tomado como 1,00.

Mourão e Ayala (1972) constataram também a ocorrência de linhagens de D. willistoni homozigotas para o cromossomo II selvagem com aptidão competitiva superior à dos controles heterozigotos.

A superioridade de indivíduos homozigotos em relação aos heterozigotos, quanto a biomassa de moscas jovens e quanto a aptidão competitiva, parece discordante da idéia da superioridade dos heterozigotos; do mesmo modo a alta concentração de homozigotos na classe de viabilidade normal (50 em 133 ou 37,6%) não é muito compatível com a hipótese da superioridade dos heterozigotos para um grande número de locos (cf. Sved e Ayala 1970).

Todavia são abundantes na literatura as informações referentes à superioridade de indivíduos com maior variabilidade genética em relação aos possuidores de menor variabilidade genética.

Beardmore, Dobzhansky e Pavlovsky (1960) verificaram que populações de D. pseudoobscura heterozigotas para as inversões AR e CH do cromossomo III produzem biomassa maior (por

unidade de alimento) que as populações homozigotas para Ar ou CH.

Dobzhansky e Pavlovsky (1961) constataram que populações heterozigotas para as inversões AR e CH possuem tamanho maior que as populações homozigotas para essas mesmas inversões

Strickberger (1965) constatou alta frequência de arranjo cromossômico AR de D. pseudoobscura; em consequência sua alta aptidão competitiva em relação à do arranjo CH estava positivamente correlacionada com a variabilidade genética inicial.

Ohba (1967, cf. Ayala, 1968) verificou que raças geográficas de uma mesma espécie possuem diferentes capacidades inatas de crescimento em número; Mourão e Ayala (1971a) constataram que linhagens de D. willistoni, homozigotas para o cromossomo II e de diferentes origens geográficas, diferem quanto ao seu estado-de-ser-adaptado.

Carson (1959 e 1961b) constatou que o tamanho médio de uma população de D. melanogaster, formada com uma linhagem portadora de algumas mutações, era dois terços menor que a população com os respectivos alelos selvagens e que a população híbrida era superior às duas parentais. Segundo Ayala (1968) esse fenômeno parece também ocorrer com D. serrata.

Conforme Ayala (1968), em populações em que D. pseudoobscura e D. serrata competem por alimento e espaço, o número médio da primeira espécie é maior nas populações em que há uma variabilidade genética inicial maior.

No presente experimento as populações controle mostraram-se em média superiores às populações monocromossômicas. Como já foi dito ao final da Introdução, um aumento da variabilidade genética pode resultar frequentemente num aumento da taxa

de adaptação da população.

Conforme Dobzhansky (1957), poder-se-ia esperar que, num determinado ambiente, cromossomos normais e super-vitais em condição heterozigótica fossem superiores a cromossomos subvitais; todavia, heterozigotos para dois cromossomos diferentes, subvitais ou super-vitais, ou um subvital e o outro super-vital são, em média, iguais quanto a suas respectivas aptidões.

Segundo Dobzhansky (op. cit.) a palavra chave é a "média", porque diferentes combinações de cromossomos não possuem a mesma aptidão. Isto é devido, segundo ele, ao que se denomina "habilidade de combinação específica" dos heterozigotos.

Mourão e Ayala (1972) discutem a possibilidade de que o alto estado-de-ser-adaptado das populações controle não pode ser devido, pelo menos a princípio, exclusivamente a interações favoráveis dos genes introduzidos na mistura de linhagens para a constituição dos controles, mas também, e talvez mais provavelmente, à eliminação de genes ou grupos de genes não favoráveis, provenientes de cromossomos menos adaptados.

Finalizando, conforme salienta Mayr (1969), certamente a superioridade do heterozigoto pode ser a responsável por uma grande parcela da variação genética das populações naturais.

Mourão e Ayala (1971b) observaram que há uma significativa interação entre constituição genética e temperatura na competição (linhagens homozigotas para cromossomos II selvagens de D. Willistoni são fortes competidoras em relação à linhagem 211 de D. pseudoobscura a 22° e 25° C mas a 20°C D. pseudoobscura mostra vantagem na competição), pretendemos analisar em primeiro lugar a influência do número inicial de uma das espé-

cies competidoras no resultado final da competição e, em segundo lugar, o fenômeno da interferência.

Quanto ao primeiro objetivo, foi possível distribuir os 12 cromossomos II de D. melanogaster, em dois grupos: a) sensíveis à frequência inicial - genótipos que exibem efeitos da frequência inicial das espécies competidoras no valor da aptidão competitiva (cromossomos n^{os} 6, 10, 12, 24, 27 e 32); quando se toma as populações do tipo I como padrão, as aptidões competitivas desses genótipos nas populações dos tipos II e/ou III, são significativamente maiores ou menores; e b) insensíveis à frequência inicial - genótipos que, nas mesmas condições, não exibiram alteração do valor da aptidão competitiva (cromossomos n^{os} 7, 8, 15, 17, 18 e 19; cf. Resultados, item 3.9., tabela 30).

Excetuando-se possíveis flutuações das condições experimentais, a variável introduzida no experimento foram as diferentes frequências iniciais das espécies competidoras (1:1, 1:2 e 1:3); assim sendo, as diferenças nos valores da aptidão competitiva talvez possam ser atribuídas às variações dessa variável.

A fim de testar essa hipótese consideremos somente as populações em que as sensibilidades dos testes "t" (veja-se tabela 30) e "F" (veja-se Resultados, item 3.9.), foram coincidentes, ou seja, os cromossomos 6, 10, 12, 27 e 32.

Para esses cromossomos "sensíveis" talvez possa ocorrer, na determinação da aptidão competitiva, interação entre patrimônio genético e frequências iniciais das espécies competidoras.

Por outro lado, se a amostra de cromossomos II selva-

gens utilizados não compreendesse esses cinco cromossomos "sensíveis", poder-se-ia dizer que o resultado da competição independe das frequências iniciais das espécies competidoras, porque as demais linhagens cromossômicas não exibem diferenças nas três frequências iniciais, de acordo com o resultado de análise da variância entre as populações dos tipos I, II e III, de cada cromossomo.

Assim, para as populações homozigotas dos cromossomos 7, 8, 15, 17, 18, 19 e 24, comparados cada um isoladamente, nas três frequências iniciais (I X II X III), corresponderam valores de ($F_{2,33}$ (1,142; 0,286; 2,255; 0,002; 0,610; 1,873 e 2,889) todos com P maior que 0,05, rejeitando-se assim a hipótese de heterogeneidade entre as populações de cada cromossomo nas três diferentes frequências iniciais.

Quanto ao fenômeno da interferência, Birch (1955) observou que indivíduos portadores do genótipo CH em D. pseudo-obscura possuem aptidão maior que portadores genótipo ST, em culturas com baixa densidade larval e a relação inversa, ou seja, genótipo ST com aptidão maior que o genótipo CH, em culturas com alta densidade larval.

Conforme Ayala (1970b), a aptidão reprodutiva dos portadores de um gene ou genótipo pode ser afetada pela intensidade da competição.

Pimentel (1961, cf. Ayala, 1970b) e Chitty (1965, cf. Ayala, 1970b) sugerem que esse seja um mecanismo que contribua para a regulação do número de animais, isto é, a aptidão reprodutiva de um genótipo pode ser afetada pela competição com outra espécie.

Hedrick (1972), analisando pelo teste de uma geração, a

produção de progênie em culturas mistas de duas espécies de Drosophila, confirmou os resultados de Ayala (1971), observando um forte grau de dependência de frequência na produção de progênie.

Ayala (1971) constatou que na competição por recursos limitados de espaço e alimento, entre duas linhagens de D. wilsoni homozigotas para o cromossomo II selvagem e a linhagem 211 de Drosophila pseudoobscura, havia produção de progênie dependente da frequência inicial da geração parental.

Pela análise dos dados (veja-se, Resultados, item 3.10. Tabelas 31 e 32), foi possível constatar que a interferência de D. pseudoobscura na produção da primeira progênie de D. melanogaster ocorreu para as doze linhagens cromossômica, tendo sido, conforme as produtividades médias das populações homo e heterozigotas (tabela 31), maior nas populações do tipo II; as produtividades médias das populações homozigotas do tipo II foram significativamente diferentes das populações dos tipos I e III; estas últimas, por seu turno, não diferiram entre si ($t_{I \times II} = 3,28$, para 22 g.l., P maior que 0,05; $t_{II \times III} = 3,76$, para 22 g.l., P menor que 0,01.)

Entretanto, quanto à produtividade média da primeira progênie de D. melanogaster nas populações heterozigotas, constatou-se diferença apenas entre as populações dos tipos I e II ($t_{I \times II} = 2,26$, para 4 g.l., P menor que 0,05; $t_{I \times III} = 1,83$, para 4 g.l., P maior que 0,05),

À vista dos dados das tabelas 31 e 32 e das diferenças significativas das populações do tipo II (200 D. melanogaster X 200 D. pseudoobscura), em relação às produtividades médias das populações dos tipos I e III, mostradas pelos resultados

dos testes t, há forte indicação de que a intensidade da interferência de D. pseudoobscura na produção da primeira progênie de D. melanogaster foi máxima nas populações do tipo II.

Baseando-se na afirmação de Ayala (1967), de que essas duas espécies põem muitos ovos e que a competição larval é incrementada com oviposição prolongada, pode-se especular que a competição larval represente o mecanismo da interferência aludida. Embora não se tenha, neste trabalho, analisado a viabilidade de larva a adulto, a consideração acima encontra fundamento também nas observações de Lewontin (1955) e Bakker (1961), de que a maior sobrevivência de D. melanogaster ocorre em densidade larval intermediária.

Conforme foi salientado na Introdução e em Materiais e Métodos o primeiro modelo para o cálculo da aptidão competitiva, sugerido por Ayala (1969d), conduz a uma superestimação do valor de W, o que, não se verifica com procedimento alternativo baseado no coeficiente de regressão. Tanto quanto foi possível verificar, essa superestimação é devida a modificações bruscas no número de uma das espécies competidoras. Essa afirmação está ilustrada no quadro que se segue, no qual apresentamos os números das espécies (D. melanogaster e D. pseudoobscura) da população do tipo I do cromossomo n° 10.



censos	<u>D. melanogaster</u>		<u>D. pseudoobscura</u>		W_{mp}
	i	i + 1	i	i + 1	
1 - 2	200	109	200	85	0,545/0,425 =1,28
2 - 3	109	182	85	5	1,6697/0,0588= 28
3 - 4	182	185	5	20	1,0165/4,0 =0,25
4 - 5	185	239	20	73	1,2919/3,65 =0,35
5 - 6	239	353	73	18	1,4770/0,2466=5,99
6 - 7	353	310	18	59	0,8782/3,2778=0,27
7 - 8	310	477	59	29	1,5387/0,4915=3,13
8 - 9	477	358	29	34	0,7505/1,1724=0,64
9 - 10	358	526	34	61	1,4693/1,7941=0,82
10 - 11	526	508	61	53	0,9658/0,8689=1,11
11 - 12	508	578	53	24	1,1378/0,4528=2,51
W_{mp}					=4,07

Como se pode constatar no quadro apresentado, a aptidão competitiva média foi de 4,07, portanto mais que quatro vezes maior que o valor de W (1,18) baseado no coeficiente de regressão (cf. Resultados, item 3.9.).

Substituindo-se nesse quadro, no caso 2-3, as frequências de D. pseudoobscura de 85 para 5, por 85 para 50 (por exemplo), o W_{mp} desse intervalo reduz-se de aproximadamente 90% (de 28,40 passa para 2,84) e consequentemente a aptidão competitiva média (W_{mp}) passa de 4,07 para um valor próximo do ob

tido pelo método de regressão (1,75).

Esses dados mostram que o primeiro método é muito mais sensível que o baseado no coeficiente de regressão; enquanto o primeiro procedimento é um escore entre as espécies no início e ao final de um determinado intervalo de tempo, no segundo esses números são tomados em relação a uma variável física constante, as semanas.

Uma vez iniciado o experimento de competição interespecífica, reextraímos a carga genética do cromossomo II de indivíduos de D. melanogaster das populações do tipo III; verificamos que apenas quatro linhagens (n^{os} 8, 12, 17 e 32) apresentaram a mesma viabilidade que a obtida na primeira extração enquanto as 8 restantes, considerando-se também as réplicas não homogêneas, apresentaram 12 (63%) de modificações não drásticas e 7 (37%) modificações drásticas da viabilidade (cf. Resultados, item 3.7.). Essas modificações da viabilidade tanto podem ser mutações, como produto de recombinação (cf. Cunha, Magalhães, Toledo, Toledo Jr. e Souza, 1966).

Constatamos (cf. Resultados, item 3.7., tabela 24) o surgimento de letais nas três réplicas da reextração dos cromossomos 18 e 19 e na réplica 10 do cromossomo 10 e um semi-letal extremo na réplica 108 do cromossomo 10.

Segundo Cordeiro (1952) e Cunha e cols (1958), quando o heterozigoto para o letal tem viabilidade maior (letal heterótico) ou quando o letal é neutro (completamente recessivo), pode ser acumulado em alta frequência nas populações do mais do que quando o letal é desvantajoso. Todavia, conforme Greenberg e Crow (1960), a maioria dos genes letais das populações naturais são "clássicos" e não heteróticos e representam, de fato,

uma desvantagem para o heterozigoto.

Essas considerações, embora de modo sumário e incompleto, pretenderam enforçar (cf. Magalhães, 1969; "ainda não temos elementos suficientes para descrever claramente a dinâmica dos letais em populações naturais"), a presença desses letais também em populações experimentais.

Dobzhansky e Spassky (cf. Dobzhansky, 1970) mantiveram populações experimentais de D. pseudoobscura homozigotas para os cromossomos II e IV. Após 50 gerações, na reextração da carga genética, constataram que das 14 populações experimentais, 7 apresentaram letais em homozigose, 5 apresentaram-se sem modificações e 2 mostraram melhora evidente.

Mukai (1964), com a descendência do cruzamento de um único macho portador de um cromossomo II P_m e um cromossomo II selvagem (de ótima viabilidade em homozigose), cruzado com fêmeas de linhagem CyL/ P_m , estabeleceu 104 linhagens $P_m/+$ com o objetivo de "acumular" mutações nas 104 linhagens do cromossomo II selvagem, protegido da seleção natural pelo estado heterozigótico.

Na 25ª geração dos heterozigotos $P_m/+$, extraiu o cromossomo II selvagem em homozigose, verificando que 15 deles haviam adquirido mutações letais recessivas e 2 haviam adquirido mutações semi-letais. Mukai (1964) concluiu que cerca de 15% dos cromossomos II de D. melanogaster adquirem novos mutantes espontâneos em cada geração, e que cerca de um vigésimo são letais ou semi-letais; a maioria envolvendo pequenas modificações subvitalis (cf. também, a esse respeito, Dobzhansky, 1970).

Mukai (1964, cf. Mukai, 1969) estimou para o cromossomo II D. melanogaster, a taxa de mutação espontânea dos poligenes

controladores da viabilidade em 0,1411 por geração (estimativa mínima).

No presente experimento, das 35 linhas de resstração da carga genética, 7 (108, C; 18A, B; 19A, B, C) ou 20% apresentaram mutações letais ou semi-letais extremas. Sperlich e Karlik (1972), em publicação recente, demonstraram que populações de D. melanogaster homozigotas para o cromossomo II selvagem, são significativamente mais capazes que as heterozigotas, em incorporar novas mutações recém-surgidas; verificaram num intervalo de 135 dias que nas populações heterozigotas a frequência de letais induzidos por raios-X diminui de 26% a 10% e nas populações homozigotas, a frequência permanece ao redor de 25%.

Essas observações de Sperlich e Karlik (1972) confirmam, para D. melanogaster, os resultados de Magalhães e cols. (1965), obtidos em D. willistoni, (cf. Magalhães, 1969), Magalhães e cols. (1965), em experimento de grandes proporções, analisaram a dinâmica de letais naturais e letais induzidos por irradiação, em populações experimentais mantidas em caixas; verificaram que a diminuição da frequência dos letais foi muito lenta, comparada com a diminuição mais ou menos abrupta na natureza (cf. Cunha e cols., 1961 e Magalhães, 1969); constataram também a existência de genes recessivos supressores da ação do letal, explicando a sobrevivência desses letais em homozigose.

A vantagem do estudo das populações experimentais, segundo Sperlich e Karlik (1972), é de que não se mede somente a viabilidade mas a quantidade total da aptidão líquida dos genótipos.

No presente caso, quando comparamos a viabilidade média de 55 cromossomos II selvagens em condição heterozigótica, em



relação a viabilidade média desses mesmos cromossomos em situação homozigótica, encontramos uma desvantagem da ordem de 51% para os homozigotos (cf. Resultados, item 3.4.), daí, a natureza heterótica da carga genética em D. melanogaster.

De acordo com Sved e Ayala (1970), o melhor dos cromossomos analisados em seu trabalho, mostrou desvantagem em condições de homozigose da ordem de 40-50%, o que pode estar sugerindo, segundo esses autores, a ocorrência de muitos genes, cada um com pequeno efeito; esta conclusão, dizem eles, é semelhante à de Vann (1966). Greenberg e Crow (1960) estimaram a redução da aptidão devida à homozigose em cerca de 47%.

Entretanto, nas populações experimentais de estudo do estado-de-ser-adaptado a desvantagem dos homozigotos foi estimada em cerca de 30%; nas populações de competição do tipo I, em cerca de 20%; nas do tipo II em cerca de 10% e nas do tipo III em cerca de 13%.

Assim, a observação de Sperlich e Karlik (1972), há pouco referida, sobre a superioridade do estudo das populações experimentais em relação à simples determinação da viabilidade, para estimativa da aptidão dos genótipos, bem como as observações de Ayala (1969a) referidas no início da discussão, de que a estimativa da aptidão em termos de carga genética (média de números relativos) podem ser evocadas como justificativa do aumento da aptidão dos indivíduos homozigotos em relação aos heterozigotos, nas populações experimentais referidas.

Convém repetir que os indivíduos heterozigotos usados para as populações experimentais, foram constituídas pela mistura do patrimônio genético das doze linhagens homozigotas para os cromossomos II selvagens.



Esse fato poderia estar enviesando os resultados, dado que na natureza os heterozigotos são produtos de mesclagem mais ampla, dos patrimônios genéticos. Não obstante, essa consideração pode ser tomada como inócua, dado o objetivo proposto de analisar as possíveis relações entre os experimentos da viabilidade (carga genética) e de parâmetros de populações experimentais. Desse modo, tanto o controle de carga genética como os das populações experimentais, foram constituídos de uma mesclagem restrita de patrimônios genéticos diferentes porém, satisfatórios para o objetivo proposto.

Assim, Dobzhansky e Queal (1938), Dobzhansky, Holz e Spassky (1942) e Mourão e Ayala (1972), entre outros, tomam como normal a viabilidade média (carga genética) e a aptidão média (populações experimentais) dos indivíduos que transportam os dois membros de um par de determinado cromossomo, tomados ao acaso da população natural, para análise em condições de homozigose.

Os cromossomos conhecidos como subvitalis, no presente caso os cromossomos n^{os} 7 e 15, mostraram-se significativamente inferiores aos cromossomos normais em relação ao tamanho médio da parcela adulta das populações de estudo do estado-de-ser-adaptado; contudo, quanto a produtividade não diferiram significativamente dos cromossomos normais (cf. Resultados, item 3.8.).

Quanto a aptidão competitiva, a média dos 10 cromossomos normais não diferiu significativamente da média dos dois cromossomos subvitalis; os subvitalis mostraram-se superiores aos normais nas populações do tipo I: a segunda maior aptidão competitiva foi do subvital n^o 15 e o subvital n^o 7 foi superior a cinco populações de cromossomos normais. A tabela 35 mos-

tra a notável uniformidade da norma de reação dos cromossomos 18 (normal) e 15 (subvital).

Todavia, pelos resultados das análises de correlação (item 3.12., Resultados), a viabilidade não se mostrou correlata com nenhum dos valores dos tres parâmetros estimados através das populações experimentais.

Os resultados da análise conjunta das várias medidas realizadas parecem ser concordantes com a teoria da relatividade de genética (cf. Mayr 1969, pgs. 295-296). Assim, nenhum gene tem um valor seletivo fixo; um mesmo gene pode conferir uma alta aptidão num determinado "background" genético e ser virtualmente letal em outro.

No presente caso por exemplo, os genótipos homozigotos apresentaram variações da aptidão em relação ao ambiente biótico e genotípico; assim, o cromossomo nº 15 (subvital) apresentou alta aptidão competitiva, produzindo um afastamento de sua norma de reação relativamente uniforme; da mesma forma, outros genótipos apresentaram variação do valor da aptidão competitiva com a variação de ambiente biótico (aumento de frequência inicial de D. pseudoobscura). Também o cromossomo subvital nº 7 mostrou aptidão darwiniana superior às de cinco cromossomos normais, como se pode observar pela ordenação dos valores desse parâmetro (tabela 35) quando da variação do ambiente genotípico, como ocorreu nessas populações de estimativa da aptidão darwiniana.

Finalizando, conforme Dobzhansky (1964), a aptidão de um determinado genótipo pode ser alta em algumas situações e diminuir em outras.

5. CONCLUSOES

As experiências contidas neste trabalho permitiram as seguintes conclusões:

1º) Quanto as classes dos cromossomos marcados em F_3 :

- a) o cromossomo CyL, em condição heterozigótica, acelerou o desenvolvimento de seus portadores e não reduziu a viabilidade de seus portadores em relação à combinação de dois cromossomos II selvagens normais iguais;
- b) o cromossomo Pm não reduziu a viabilidade de seus portadores, em relação à classe heterozigota selvagem;
- c) o cromossomo Pm foi mais viável que o cromossomo CyL, em combinação com cromossomos selvagens normais; os cromossomos marcadores Pm e CyL, em combinação com alguns letais naturais, produziram combinações significativamente mais viáveis;
- d) a classe CyL/Pm não apresentou viabilidade abaixo do esperado, nem retardamento significativo do desenvolvimento.

2º) Quanto a classe selvagem em F_3 :

- a) a frequência de letais e semi-letais encontrada foi de 48,1%;
- b) foram detectadas três culturas homozigotas para o cromossomo II, não detrimenais quanto à viabilidade, mas significativamente semi-letais para fêmeas, no conjunto;
- c) foi detectado um letal limitado ao sexo feminino;

d) a razão detritmental: letal (1,16) mostrou, de acordo com seu fundamento teórico, um considerável acúmulo de locos super-dominantes, com pequeno efeito nos homozigotos.

3º) Quanto às populações experimentais:

- a) a aptidão competitiva mostrou-se diretamente proporcional ao número total de indivíduos da espécie que vence a competição;
- b) quanto a alguns genótipos, a aptidão competitiva exibiu influência da frequência inicial;
- c) à uma frequência determinada, uma espécie pode influir na produção da primeira progênie da outra espécie, em culturas mistas de duas espécies;
- d) o tamanho médio da parcela adulta das populações homozigotas de estudo do estado-de-ser-adaptado mostrou-se inversamente proporcional a aptidão competitiva;
- e) a produtividade média não é o único fator determinante do tamanho médio da parcela adulta da população;
- f) a aptidão darwiniana média dos homozigotos para cromossomos II selvagens correspondeu a 0,36 da aptidão darwiniana de heterozigotos para cromossomos II selvagens;
- g) não foi observada correlação entre aptidão darwiniana e aptidão competitiva, assim como entre aptidão darwiniana e tamanho médio da parcela adulta das populações de estudo do estado-de-ser-adaptado.

4º) Quanto a geração F_3 e as populações experimentais

- a) foi encontrada correlação positiva entre os índices

de velocidade do desenvolvimento e a aptidão darwiniana de doze culturas homozigotas para cromossomos II selvagens;

- b) as populações de cromossomos normais exibiram tamanho médio significativamente superior ao dos cromossomos subvitalis, em culturas puras;
- c) cromossomos normais e subvitalis não diferiram quanto a aptidão darwiniana, nem quanto à aptidão competitiva;
- d) não se constatou correlação entre viabilidade e os parâmetros estado-de-ser-adaptado, aptidão competitiva e aptidão darwiniana.

5ª) Conclusões gerais:

- a) é proposta uma fórmula para estimativa do índice de velocidade do desenvolvimento;
- b) as relações entre as diversas medidas realizadas evidenciaram uma considerável heterogeneidade dos elementos experimentais em questão.

6. SUMÁRIO

A presente contribuição engloba a análise da carga genética do cromossomo II de Drosophila melanogaster e do desempenho de quinze linhagens em populações experimentais, destinadas à medida do estado-de-ser-adaptado ("adaptedness"), da aptidão competitiva ("competitive fitness") e da aptidão darwiniana ("Darwinian fitness") de cromossomos II selvagens em condições homo e heterozigótica.

Para tanto, foram preparadas 133 linhagens homozigotas e 55 heterozigotas, utilizando-se a linhagem CyL/Pm. As 55 linhagens foram utilizadas como testemunha das 133 homozigotas, para: viabilidade, velocidade de desenvolvimento (calculada por uma fórmula proposta no presente trabalho) e produtividade, por período de oviposição, por dia de emergência (=contagens) e por sexo.

As 55 linhagens heterozigotas formadas por combinações casuais de cromossomos II selvagens e a média aritmética das viabilidades de dois cromossomos em homozigose, transportados em dose simples pelo heterozigoto, forneceram informações quanto à viabilidade e/ou produtividade, das seguintes combinações de cromossomos II selvagens: quase-normal/quase-normal, quase-normal/semi-letal, quase-normal/letal, letal/semi-letal e letal/letal.

Das 133 linhagens homozigotas e das 55 heterozigotas, foram calculadas as viabilidades das combinações cromossômicas: $normal_1/normal_1$, $normal_1/normal_2$, Pm/normal, Pm/drástico, CyL/normal e CyL/drástico.

Com 10 linhagens homozigotas para diferentes cromossomos II selvagens normais e 2 linhagens homozigotas para diferentes cromossomos II selvagens subvitalis, das 133 linhagens, foram constituídas 60 populações homozigotas, e 15 heterozigotas (com misturas desses 12 cromossomos normais e subvitalis), das quais foram obtidas informações quanto à estado-de-ser-adaptado, aptidão competitiva, interferência na produção de progênie e aptidão darwiniana.

Em um certo momento, três machos homozigotos para o cromossomo II selvagem foram coletados nas populações de competição, sendo reextraída a carga genética do cromossomo II, a fim de comparar com os valores obtidos na 1ª extração, relativos à viabilidade, à proporção sexual e à velocidade de desenvolvimento.

A síntese do comportamento dos genótipos, através do estudo simultâneo das diversas medidas, nas diferentes situações experimentais a que foram submetidos, permitiu conhecer sobre a importância das medidas, tomadas separada e conjuntamente, no fenômeno da adaptação, e o grau de correspondência entre essas medidas.

7. SUMMARY

This is an analysis of Drosophila melanogaster, second chromosome: genetic load, and of the performance of fifteen strains in experimental populations to measure adaptedness, competitive fitness and Darwinian fitness of the carriers of wild second chromosomes in homozygous and heterozygous conditions.

For this reason 133 homozygous and 55 heterozygous wild second chromosome strains were extracted by the CyL/Pm technique. The 55 heterozygous strains were used as witness for the measures of 133 homozygous strains of F_3 : viability, development speed and productivity, by oviposition interval, by day of emergence (= countings) and by sex.

The 55 heterozygous wild second chromosome strains, formed as random combinations of the wild second chromosomes, and the arithmetic mean of the two homozygous chromosomes viability, carried simultaneously in single dose by the heterozygous individuals, yielded information about viability and/or productivity of the following second chromosome combinations: quasinormal/quasinormal, quasinormal/semilethal, quasinormal/lethal, lethal/semilethal and lethal/lethal.

Thereafter the 133 homozygous and the 55 heterozygous strains were used to estimate the viabilities of the following chromosome combinations: normal₁/normal₁, normal₁/normal₂, Pm/normal, Pm/drastic, CyL/normal and CyL/drastic.

With 10 homozygous strains for different wild normal second chromosomes and 2 homozygous strains for different wild subvital second chromosomes, out of the 133 initial homozygous strains, sixty homozygous and fifteen heterozygous (found with

mixtures of the twelve chromosomes) experimental populations were established; from these populations, information was obtained about adaptedness, competitive fitness, interference in progeny production and about Darwinian fitness.

At a certain moment, three males, homozygous for the wild second chromosomes, were collected in the competition populations, the genetic load of which was reextracted in order to compare their viability, sexual proportion and development speed with those obtained in the first extraction.

The synthesis of the genotype performances through the simultaneous study of various measures, under different experimental conditions, made possible to get knowledge about the importance of the measures, considered separately and as a whole, in the process of adaptation, and the degree of correlation between such measures.

Ayala, F.J., 1969b Evolution of fitness. V. Rate of evolution of irradiated populations of *Drosophila*. *P.N.A.S.*, 66 (3): 790-793.

Ayala, F.J., 1969c Experimental invalidation of the Principle of Competitive Exclusion. *Nature*, 224 (5224): 1076-1079.

Ayala, F.J., 1969d Genetic polymorphisms and interspecific competitive ability in *Drosophila*. *Cont. Res. Comb.*, 14: 95-102.

Ayala, F.J., 1970a Population fitness of geographic strains of *Drosophila serrata* as measured by interspecific competition. *Evolution*, 24: 483-494.

Ayala, F.J., 1970b Competition, coexistence, and evolution. In "Change in Evolution and Genetics in honor of Theodosius Dobzhansky". Capitulo 4: 121-138. Appleton-Century-Crofts, New York.

Ayala, F.J., 1971 Competition between species: Frequency dependence. *Science*, 171 (3973): 320-323.

Ayala, F.J., 1972 Principles of Competitive Exclusion: Experimental invalidation. (in press).

8. BIBLIOGRAFIA

- Anderson, W.W., 1969 Selection in experimental populations. I. Lethal genes. *Genetics*, 62 (3): 653-672.
- Andrewartha, H.G., and L.C. Birch, 1954 The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press.
- Ayala, F.J., 1965a Evolution of fitness in experimental populations of Drosophila serrata. *Science*, 150 (3698): 903-905.
- Ayala, F.J., 1965b Relative fitness of populations of Drosophila serrata and Drosophila birchii. *Genetics*, 51 (4): 527-544.
- Ayala, F.J., 1967 Dynamics of populations. Factors controlling population growth and population size in Drosophila pseudoobscura and D. melanogaster. *Ecology*, 48 (1): 67-75.
- Ayala, F.J., 1968 Genotype, Environment, and Population Numbers. *Science*, 162: 1453-1459.
- Ayala, F.J., 1969a An evolutionary dilemma: fitness of genotypes versus fitness of populations. *Canadian Journal of Cytology*, vol. XI (2): 439-456.
- Ayala, F.J., 1969b Evolution of fitness. V. Rate of evolution of irradiated populations of Drosophila. *P.N.A.S.*, 63 (3): 790-793.
- Ayala, F.J., 1969c Experimental Invalidation of the Principle of Competitive Exclusion. *Nature*, 224 (5224): 1076-1079.
- Ayala, F.J., 1969d Genetic polymorphism and interspecific competitive ability in Drosophila. *Genet. Res. Camb.* 14: 95-102.
- Ayala, F.J., 1970a Population fitness of geographic strains of Drosophila serrata as measured by interspecific competition. *Evolution*, 24: 483-494.
- Ayala, F.J., 1970b Competition, coexistence, and evolution. In "Essays in Evolution and Genetics in honor of Theodosius Dobzhansky". Capítulo 4: 121-158. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Ayala, F.J., 1971 Competition between Species: Frequency Dependence. *Science*, 171 (3973): 820-823.
- Ayala, F.J., 1972 Principle of Competitive Exclusion: Experimental Invalidation. (no prelo).

- Band, H.T. and P.T.Ives, 1963 Genetics structure of populations. I. On the nature of the genetic load in the South Amherst population of Drosophila melanogaster. Evolution, 17 (2): 198-215.
- Band, H.T., 1963 Genetic structure of populations. II. Viabilities and Variances of Heterozygotes in constant and fluctuating environments. Evolution, 17 (3): 307-319.
- Band, H.T., 1964 Genetic structure of populations. III. Natural selection and concealed genetic variability in a natural population of Drosophila melanogaster. Evolution, 18: 384-404.
- Band, H.T., and P.T. Ives, 1968 Genetic structure of populations. IV. Summer environment variables and lethal and semilethal frequencies in a natural population of Drosophila melanogaster. Evolution, 22: 633-641.
- Barker, J.S.F., 1967 The Estimation of Relative Fitness of Drosophila Populations. V. Generation Interval and Heterogeneity in Competition. Evolution, 21 (2): 299-309.
- Barker, J.S.F., 1971 Ecological Differences and Competitive Interaction between Drosophila melanogaster and Drosophila simulans in Small Laboratory Populations. Oecologia (berl.), 8: 139-156.
- *Bakker, K., 1961 An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of Drosophila melanogaster. Arch. Néerl. Zool., 14: 200-281.
- Beardmore, J.A., Th. Dobzhansky and O. Pavlovsky, 1960 An Attempt to compare the fitness of polymorphic and monomorphic experimental populations of Drosophila pseudoobscura. Heredity, 14: 19-33.
- Birch, L.D., 1955 Selection in Drosophila pseudoobscura in relation to crowding. Evolution, 9: 389-399.
- Birch, L.C., Th. Dobzhansky, P.O. Elliott and R.C. Lewontin, 1963 Relative fitness of geographic races of Drosophila serrata. Evolution, 17: 72-83.
- Brieger, F.G., 1961 A evolução filogenética nos trópicos. Atas do Primeiro Simpósio Sul-Americano de Genética: 154-161.
- Budnik, M., S. Koref-Santibañez and D. Brncic, 1971 Rate of development and inversion polymorphism in Drosophila pavanii at two temperatures. Genetics, 69: 227-233.

- Carson, H.L., 1958 Increase in fitness in experimental populations resulting from heterosis. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S., 44 (11): 1136-1141.
- Carson, H.L., 1961a Relative fitness of genetically open and closed experimental populations of Drosophila robusta. Genetics, 46: 553-567.
- Cavalcanti, A.G.L., 1950 Contribuição à genética das populações naturais: análise dos gens autossômicos recessivos dos cromossomos II e III de Drosophila prosaltans Duda.. Tese de Concurso à Cátedra. Dep. de Imp. Nacional, 1-90.
- Claringbold, P.J., and J.S.F. Barker, 1961 The Estimation of Relative Fitness of Drosophila Populations. J. Theoret. Biol., 2: 190-203.
- Cordeiro, A.R., 1952 Experiments on the effects in heterozygous condition of second chromosomes from natural populations of Drosophila willistoni. Proc. Natl. Acad. U.S., 38: 471-478.
- Cordeiro, A.R., 1954 Viabilidade de Heterozigotos e a Dinâmica das Populações Naturais de Drosophila willistoni. Sturt. Instituto de Ciências Naturais, Univ. R.G.Sul, Boletim, 1: 1-54.
- Crow, J.F., and M. Kimura, 1963 The theory of genetic loads. Proceedings of the XI International Congress of Genetics, 3: 495-506.
- Crow, J.F., 1958 Some possibilities for measuring selection intensities in man. Human Biol., 30: 1-13.
- Crumpacker, D.W., 1967 Genetics Loads in Maize (Zea mays L.) and Other Cross-Fertilized Plants and Animals. Em "Evolutinary Biology", vol. I Capítulo 8: 306-424. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Cunha, A.B., da, 1954 Studies on adaptive chromosomal polymorphism in Drosophila willistoni. Caryologia, 6 (supl.): 655-656.
- Cunha, A.B., da, 1955 Chromosomal Polymorphism in the Diptera. Advances in Genetics, VII: 93-138.
- Cunha, A.B. da, 1957 Contribuição ao estudo da adaptação das populações de Drosophila (Diptera) a diferentes levedos. Univ. de S. Paulo, Fac. Fil. Ciên. e Letras. Boletim nº 220. Biologia Geral, 10:1-56.

- Cunha, A.B. da, J.S. de Toledo, C. Pavan, H.L. de Souza, H.E. Melara, N. Gabrusowycz, M.R. Gama, M.L. Pires de Camargo and L.C. de Mello, 1958 A comparative analysis of the effects of natural and of radiation-induced lethals in heterozygous individuals and of their frequencies in natural populations of Drosophila willistoni. Proceedings of the Second United Nations International Conference on the Peaceful Uses of Atomic Energy, 22: 330-332.
- Cunha, A.B. da, J.S. de Toledo, C. Pavan, H.L. de Souza, N.G. Gabrusowycz e M.R. Gama, 1961 Análise comparativa dos comportamentos de gens letais naturais e de gens letais induzidos por radiação em populações naturais. Atas do Primeiro Simpósio Sul-Americano de Genética: 259-261.
- Cunha, A.B. da, 1963 As Fases Genéticas da Evolução. Em "Genética: aspectos modernos da genética pura e aplicada". Capítulo 2: 318-349. Editora Nacional, São Paulo.
- Dawood, M.M., 1961 The genetic load in the second chromosomes of some populations of Drosophila melanogaster in Egypt. Genetics, 46 (3): 239-246.
- Dawson, P., 1968 Mutation as a source of indeterminism in Tribolium "competition experiments". Genetics, 60(1), parte 2: 172 (abstracts).
- Dobzhansky, Th., and M.L. Queal, 1938 Genetics of natural populations. II. Genic variation in populations of Drosophila pseudoobscura inhabiting isolated mountain ranges. Genetics, 23: 463-484.
- Dobzhansky, Th., 1939 Experimental studies on genetics of free-living populations of Drosophila. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 14 (4): 339-368.
- Dobzhansky, Th., A.M. Holz and B. Spassky, 1942 Genetics of natural populations. VIII. Concealed variability in the second and the fourth chromosomes of D. pseudoobscura and its bearing on the problem of heterosis. Genetics, 27: 463-490.
- Dobzhansky, Th., and B. Spassky, 1953 Genetics of natural populations. XXI. Concealed variability in two sympatric species of Drosophila. Genetics, 38: 471-484.
- Dobzhansky, Th., 1955 Genética y el Origen de las Especies. Copyright by IBYS S.A. Madrid.

- Dobzhansky, Th., 1957 Genetic loads in natural populations. *Science*, 126 (3266): 191-194.
- Dobzhansky, Th., and D. Pavlovsky, 1961 A further study of fitness of chromosomally polymorphic and monomorphic populations of Drosophila pseudoobscura. *Heredity*, 16 (2): 169-179.
- Dobzhansky, Th., 1964 How Do The Genetic Loads Affect the Fitness of Their Carriers in Drosophila Populations? *American Naturalist*, 98: 154-166.
- Dobzhansky, Th., R.C. Lewontin, and O. Pavlovsky, 1964 The capacity for increase in chromosomally polymorphic populations of Drosophila pseudoobscura. *Heredity*, 19: 597-614.
- Dobzhansky, Th., 1967 "Considerações sobre a Biologia cartesiana e darwiniana". Conferência de abertura do Simpósio Internacional de Genética, traduzida pelo Dr. Warwick Estevam Kerr. *Ciência e Cultura*, 19 (1): 3-13.
- Dobzhansky, Th., 1968a Are they Compatible? On cartesian and darwinian aspects of Biology. *The Graduate Journal*, vol. VIII (1): 99-117.
- Dobzhansky, Th., 1968b On Some Fundamental Concepts of Darwinian Biology. Em "Evolutionary Biology", vol. 2. Capítulo 1: 1-34. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Dobzhansky, Th., 1970 Genetics of the Evolutionary Process. Columbia University Press, New York and London.
- Drescher, W., 1964 The sex limited genetic load in natural populations of Drosophila melanogaster. *Am. Naturalist*, 98: 167-171.
- Dubinín, N.P., 1946 On lethal mutations in natural populations. *Genetics*, 31: 21-38.
- Fisher, R.A., 1949 Métodos estadísticos para investigadores. Aguilar, s.a. de Ediciones, Madrid.
- Freire-Maia, N., e A. Freire-Maia, 1961 Uma nova fórmula para a estimativa do número médio de gens deletérios por pessoa. Atas do Primeiro Simpósio Sul-Americano de Genética: 264-265.
- Freire-Maia, N., 1963 Carga Genética, o preço da evolução. Em "Genética: aspectos modernos da genética pura e aplicada". Capítulo 8: 290-317. Editora Nacional, São Paulo.

- Gallo, A.J., 1970 Estudo da carga genética em populações naturais de Drosophila melanogaster, para genes de cromossomo X. Tese apresentada à F.F.C.L. de S.J.R.P. para obtenção de grau de Doutor em Ciências (não publicada).
- *Goldschmidt, E., 1951 Deleterious genes in wild Drosophila melanogaster from Israel. Am. Naturalist, 85: 201-205.
- Greenberg, R., and J.F. Crow, 1960 A comparison of the effect of lethal and detrimental chromosomes from Drosophila populations. Genetics, 45 (8): 1153-1168.
- *Hannah, A., 1953 The effect of aging the maternal parent upon the sex ratio in D. melanogaster. Zeitschrift für indukt. Abstammungs und vererbungslehre, Bd., 86: 5574-599.
- Hedrick, P. W., 1972 Possible stable equilibrium for D. melanogaster and D. simulans. DIS, 48: 128-129.
- Hiraizumi, Y., and J.F. Crow, 1960 Heterozygous effects on viability, fertility, rate of development, and longevity of Drosophila chromosomes that are lethal when homozygous. Genetics, 45 (8): 1071-1083.
- Hoenigsberg, H.F., L. Granobles, J.G. de Navas, L. Castro and M.B. Szekessy, 1964 Lethals and semi-lethal from natural populations of Drosophila melanogaster, DIS, 39: 128.
- Hoenigsberg, H.F., and Y.G. de Navas, 1965 Population genetics in the American tropics. I. Concealed recessives in different bioclimatic regions. Evolution, 19 (4): 506-513.
- Hoenigsberg, H.F., L.E. Castro, and L.A. Granobles, 1968 Population genetics in the American tropics. III. The various Colombian populations of D. melanogaster. Evolution, 22 (1): 66-75.
- Hoenigsberg, H.F., L.E. Castro e L.A. Granobles, 1969 Population genetics in the American tropics. V. The sterility content in the second chromosomes of Drosophila melanogaster from Fusagasugá, Colombia, Genética, 40: 543-554.
- Hoenigsberg, H.F., L.A. Granobles e L.E. Castro, 1969 Population genetics in the American tropics. IV. Temporal changes effected in natural populations of Drosophila melanogaster from Colombia. Genética, 40: 201-215.
- Hoenigsberg, H.F., L.E. Castro, L.A. Granobles and J.M. Idrobo, 1969 Population genetics in the American tropics. II. The comparative genetics of Drosophila in European and Neo-tropical environments. Genética, 40: 43-60.

- Hoenigsberg, H.F., 1971 A new environmental variable that changes the rate of development of some members of the willistoni group of species. DIS, 47: 75.
- Ives, P.T., 1945 The genetic structure of American populations of Drosophila melanogaster. Genetics, 30: 167-196.
- *Lewontin, R.C., 1955 The effects of population density and composition on viability in Drosophila melanogaster. Evolution, 9: 27-41.
- Li, C.C., 1955 Population Genetics. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Magalhães, L.E. de, A.B. da Cunha, J.S. de Toledo, S.A. Toledo F², H.L. de Souza, H.J. Targa, V. Setzer and C. Pavan, 1965 On lethals and their suppressors in experimental populations of Drosophila willistoni. Mutation Research, 2: 45-54.
- Magalhães, L.E., de, 1969 Dinâmica de letais em populações de Drosophila. Ciência e Cultura, 21: 47-52.
- Magalhães, L.E. de, 1972 Estudo da seleção do mutante "ebony" em algumas fases do ciclo reprodutivo de Drosophila melanogaster. Tese apresentada à Faculdade de Ciências Médicas e Biológicas de Botucatu para Concurso de Livre Docência em Genética Geral. (não publicada).
- Mayr, E., 1969 Animal Species and Evolution. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Mettler, L.E., and T.G. Gregg, 1969 Populations Genetics and Evolution, Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.
- Mourão, C.A., e F.J. Ayala, 1971a "Valor adaptativo", "aptidão competitiva" e o "estado-de-ser-adaptado" em populações experimentais de Drosophila willistoni. VIII Jornadas de Genética Luso-Espanholas, Programa e Resumos: 60-61.
- Mourão, C.A., and F.J. Ayala, 1971b Competitive fitness, in experimental populations of Drosophila willistoni. Genética, 42: 65-78.
- Mourão, C.A., and F.J. Ayala, 1971c Competition between strains of Drosophila willistoni and D. pseudoobscura. Experientia, 27: 343.
- Mourão, C.A., and W.W. Anderson, 1972 A test for the importance of heterosis in populations of Drosophila willistoni (no prelo).

- Mourão, C.A., and F.J. Ayala, 1972 Fitness versus Adaptedness in experimental populations of Drosophila willistoni (no prelo).
- Muller, H.J., 1950 Our load of mutations. Am. J. Human Genet., 2: 111-176.
- Mukai, T., 1964 The genetic structure of natural populations of Drosophila melanogaster. I. Spontaneous mutation rate of polygenes controlling viability. Genetics, 50: 1-19.
- Mukai, T., 1969 The genetic structure of natural populations of Drosophila melanogaster. VII. Synergistic interaction of spontaneous mutant polygenes controlling viability. Genetics, 61: 749-761.
- Mukai, T., and D. Yamaguchi, 1972 Effects of inversions on viabilities in a local population of D. melanogaster. DIS, 48: 43.
- *Oshima, C., 1963 The persistence of some recessive lethal genes in natural populations of Drosophila melanogaster. III. Difference between lethal and semi-lethal genes. Proc. Japan. Acad., 39: 125-130.
- Oshima, C., 1966 Persistence of some recessive lethal genes in natural populations of Drosophila melanogaster. Inter. Symposium on Genetics: 11-13. Piracicaba, São Paulo.
- Pavan, C., 1951 Alelismo de letais do segundo cromossoma de Drosophila willistoni. Tese apresentada para o concurso de Livre Docência de Biologia Geral da Fac. Filos., Ciên. e Letras da U.S.P.
- Pavan, C., A.R. Cordeiro, N. Dobzhansky, C. Malogowkin, B. Spassky, and M. Wedel, 1951 Concealed genic variability in brazilian populations of Drosophila willistoni. Genetics, 36 (1): 13-30.
- Pisani, J.F., and W.E. Kerr, 1961 Lethal Equivalents in domestic animals. Genetics, 46: 773-786.
- Polivanov, S., 1964 Selection in experimental populations of Drosophila melanogaster with different genetic backgrounds. Genetics, 50: 81-100.
- Prout, T., 1965 The Estimation of Fitness from Genotypic Frequencies. Evolution, 19: 546-551.
- Scheffler, W.C., 1969 Statistics for the biological sciences. Addison-Wesley Publishing Company, Inc. EEUU.

- Sene, F.M., e L.E. de Magalhães, 1971 Valor adaptativo do mutante "ebony" de D. melanogaster em cruzamentos de laboratório: influência do genótipo e envelhecimento dos pais e do espermatozóide. Ciência e Cultura, 23 (1): 8-20.
- Sene, F.M., 1972 Mudança do valor adaptativo do mutante "ebony" de Drosophila melanogaster em caixas de população. Tese apresentada ao Departamento de Biologia do Instituto de Bio-Ciências da USP, para obtenção do grau de Doutor em Ciências (não publicada).
- Sinnott, E.W., L.C. Dunn and Th. Dobzhansky, 1961 Princípios de Genética. Ediciones Omega S.A., Barcelona.
- Spassky, B., N. Spassky, O. Pavlovsky, M.G. Krimbas, C. Krimbas and Th. Dobzhansky, 1960 Genetics of natural populations. XXVIII. The magnitude of the genetic load in populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics, 45 (6): 723-740.
- Spencer, W.P., 1947 Mutation in Wild Populations in Drosophila. Advances in Genetics, 1: 359-402.
- Sperlich, D. and A. Karlik, 1970 The genetic conditions in heterozygous and homozygous populations of Drosophila. I. The fate of alien chromosomes. Genetica, 41: 265-304.
- Sperlich, D. and A. Karlik, 1972 The genetic conditions in heterozygous and homozygous populations of Drosophila. II. X-ray induced lethals in a homozygous and a heterozygous population. Genetica, 43 (3): 443-452.
- Spiegel, M.R., 1971 Estatística. Editora McGraw-Hill do Brasil, Ltda., Rio de Janeiro, Guanabara.
- Strickberger, M.W., 1963 Evolution of fitness in experimental populations of Drosophila pseudoobscura. Evolution, 17 (1): 40-55.
- Strickberger, M.W., 1965 Experimental control over the evolution of fitness in laboratory populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics, 51 (5): 759-800.
- Sved, J.A., and F.J. Ayala, 1970 A population cage test for heterosis in Drosophila pseudoobscura. Genetics, 66: 97-113.
- Tedeschi, M.V., L.E. de Magalhães e S.M. Zanardi, 1966 A distribuição zigótica de fatores detrimentais e normais para o cromossomo II de Drosophila melanogaster. Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Genética. Programa e Resumos: 14-15.

- Tedeschi, M. Valéria and Luiz Edmundo de Magalhães, 1967 Sex-limited effect of detrimental autosomic chromosome in D. melanogaster. DIS, 42: 65.
- Temin, R.G., 1966 Homozygous viability and fertility loads in Drosophila melanogaster. Genetics, 53: 27-46.
- Kerr, W.E. and L. Kerr, 1952 Concealed variability in the X-chromosome of Drosophila melanogaster. Am. Naturalist, 86: 405-407.
- Kerr, W.E., 1965 Estrutura genética das populações naturais e domesticadas. Fitotecnica Latinoamericana, 2 (1 e 2): 73-90.
- Krimbas, C.B., 1959 Comparison of the concealed variability in Drosophila willistoni with that in Drosophila prosaltans. Genetics, 44 (6): 1359-1369.
- Wallace, B., 1951 Genetics changes within populations after X-irradiation. Genetics, 36: 612-628.
- Wallace, B., and C. Madden, 1953 The frequencies of sub and supervitals in experimental populations of Drosophila melanogaster. Genetics, 38: 456-470.
- Wallace, B., 1956 Studies on irradiated populations of Drosophila melanogaster. J. Genet. 54: 280-293.
- Wallace, B., 1959 The role of heterozygosity in Drosophila populations. Proc. 10th Intern. Congr. Genet., 1: 408-419.
- Wallace, B., E. Zouros, and C.B. Krimbas, 1966 Frequencies of second and third chromosome lethals in a tropical population of Drosophila melanogaster. The American Naturalist, 100 (912): 245-251.
- Wallace, B., 1968 Topics in Population Genetics. Copyright by W.W. Norton & Company, Inc., New York.
- Wallace, B., 1970 Genetic Load its Biological and Conceptual Aspects. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- *Wright, S., 1960 On the appraisal of genetic effects of radiation in Man. Em "The Biological Effects of Atomic Radiations", pgs. 18-24. National Academy of Science, Washington.

NOTA - 1ª) As referências assinaladas com um asterisco (*) não foram consultadas diretamente.

2ª) As referências abaixo relacionadas foram omitidas da relação alfabética.

Brncic, D., 1966 Ecological and cytogenetic studies of Drosophila flavopilosa, a neotropical species living in Cestrum flowers. Evolution, 20: 16-29.

Brncic, D., 1967 Chromosomal polymorphism in an ecologically restricted species of Drosophila living in Chile. Ciência e Cultura, 19 (1): 45-53.

Buzzatti - Traverso, A.A., 1955 Evolutionary changes in components of fitness and other polygenic traits in Drosophila melanogaster populations. Heredity, 9: 153-186.

Carson, H.L., 1961b Heterosis and fitness in experimental populations of Drosophila melanogaster. Evolution 15: 496-509.

Cunha, A.B. da, L.E. de Magalhães, J.S. de Toledo, S. A. Toledo Jr., e H.M.L. de Souza, 1966 On the origin of new lethal chromosomes and its rate in laboratory populations of Drosophila willistoni. Mutation Res., 3: 458-460.

Morton, N.E., James F. Crow and H.J. Muller, 1956 An estimate of the mutational damage in man from data on consanguineous marriages. Proc. N.A.S., 42: 855-863.

*Patterson, J.T. and R.P. Wagner, 1943 Studies in the genetics of Drosophila III. The Drosophilidae of the South-West. Geographical description of species of the Genus Drosophila in the United States and Mexico. Univ. Texas Pub., 4313: 217-281.

Patterson, J.T., and W.S. Stone, 1952 Evolution in the genus Drosophila. Macmillan, New York.

Pavan, C., 1959 Relações entre populações naturais de Drosophila e o meio ambiente. Boletim Fac. Fil. Ciên. e Letras, USP, Biol. Geral, 11: 1-81.

9. AGRADECIMENTOS

Na realização deste trabalho contamos com o inestimável auxílio de um grande número de pessoas que dele participaram direta ou indiretamente.

Devemos ao Professor Doutor Celso Volpe que, como Diretor da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de São José do Rio Preto, mostrou-se sempre muito preocupado em criar oportunidades para elevar a qualificação profissional de seus docentes; dando-nos todas as condições materiais necessárias para a realização deste trabalho.

Ao Professor Doutor Warwick Estevam Kerr que desde junho de 1970, sempre nos recebeu em seu laboratório, e ao par das nossas limitações, sempre teve para conosco uma palavra de estímulo. Parece-nos ser possível equacionar, no pensamento de Alexandre Herculano "Todos necessitam de ti, mesmo os que te ignoram, e - mais que os ignorantes - os que te conhecem", a consciência e dedicação da vida do Doutor Kerr, à elevação do homem é ao progresso da Ciência.

À Professora Doutora Hermione Elly Melara de Campos Bicudo, pelo interesse com que acompanhou este trabalho; pelas discussões que sempre procurou estabelecer para que pudéssemos melhor aproveitar os resultados; pela contribuição ao conteúdo , com a sugestão do procedimento de cálculo da velocidade do desenvolvimento; e pelas suas manifestações de apoio e incentivo.

À D. Nair de Andrade Mourão e Ana Maria de Souza Vartanian, pelo auxílio solícito na fundação e recenseamento das populações experimentais.

Aos Professores Doutores Lionel Segui Gonçalves e Francisco A. Moura Duarte do Departamento de Genética e Matemática Aplicada à Biologia da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP, pelas sugestões e ensinamentos.

Ao Departamento de Matemática em geral e especialmente aos Professores Antonio Espada Filho e Douglas Peres Bellomo , pelo tratamento afável e ensinamentos valiosos.

Ao Professor Doutor Alejo Wendt P.R. von der Pahlen do Instituto de Investigación en Ciencias Agronómicas de Castelar (Argentina), pelas valiosas críticas e sugestões.

Ao Professor Doutor Ross J. Mc. Intyre do Departamento de Genética da Cornell University de Ithaca, N.Y., por ter-nos

gentilmente fornecido um estoque de linhagem CyL/Pm.

Ao geólogo Paulo Roberto Moura Castro, da Escola de Engenharia de Limeira, por ter-nos ensinado a leitura de mapas.

À D. Urbana Antonia da Silva Gonçalves e ao universitário Paulo Antonio Maziero, pela eficiência e zelo com que prepararam o meio de cultura.

Ao Professor Doutor Carlos Daghljan, pela revisão do summary.

Ao Professor Walfredo Guimarães Fogaça e aos Senhores Enio Poli o Antonio de Freitas Mendonça, pelas constantes manifestações de apoio e amizade.

À Professora Doutora Marileila Varella Garcia, aos estagiários de pós-graduação, Adelina Buzzini, Maria Astride Saad, Erasmo Renesto, Muracy Bélo Eliézer José Marques, Wladimir João Tadei e Wanderley Pedro Tadei, pela amizade e carinho com que sempre nos distinguiram e acompanharam este trabalho.

Aos estudantes de graduação e estagiários do laboratório Marlene K. Hosaki, Maria Clara N. Marques e Jussara Machado, pelo interesse com que acompanharam este trabalho.

À D. Maria Leone Andrade dos Santos e aos jovens Haruo Matsushima, Jesus Jocelim Curtolo, José Francisco Zoconi, Wanilson Teixeira de Freitas, Edison Ferreira da Silva, pela execução dos serviços de datilografia e mimeografia.

Aos Professores Doutores Aluísio José Gallo e Celso Abbade Mourão, aos quais devo a felicidade de ter podido escrever estas linhas.

