

Elza Aparecida Vetorazzi

**Componentes do Valor Adaptativo de
Megaselia Scalaris em Populações
Experimentais**



Elza Aparecida Vetorazzi

Componentes do Valor Adaptativo de
Megaselia scalaris em Populações Experimentais

Dissertação apresentada para a obtenção do grau de Mestre em Genética, no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Genética, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho".



T-383/88

São José do Rio Preto

Orientador: Prof. Dr. Elso Abbade Mourão

1987



Este trabalho foi realizado no Departamento de Biologia
do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas
de São José do Rio Preto, da Universidade Estadual - Pa-
lista "Júlio de Mesquita Filho", com auxílio do Conse-
lho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnolôgi-
co (CNPq).

Orientador: Prof. Dr. Celso Abbade Mourão



A memória de minha mãe

Este trabalho foi realizado no Departamento de Biologia do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto, da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", com auxílio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

"Aqueles que os deuses amam morrem cedo, independentemente de quanto vivam".

Elbert Green Hubbard

A memória de minha mãe

"Aqueles que os deuses amam
morrem cedo, independente-
mente de quanto vivam".

Elbert Green Hubbard



ÍNDICE

I. INTRODUÇÃO.....	1
II. MATERIAIS E MÉTODOS.....	19
III. RESULTADOS.....	23
III.1. Números de Moscas.....	25
III.2. Biomassa.....	46
III.3. Mortalidade e Inseminação.....	65
IV. DISCUSSÃO.....	70
V. RESUMO E CONCLUSÕES.....	79
VI. SUMMARY AND CONCLUSIONS.....	81
VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	83
VIII. AGRADECIMENTOS.....	

"O processo total não pode ser simplificado mas pode ser analisado em parte. Ele não é compreendido em toda a sua espantosa complexidade, mas algum entendimento está ao nosso alcance e podemos confiar em nossa própria capacidade para obter mais".

George Gaylord Simpson, 1953

ÍNDICE

I. INTRODUÇÃO.....	1
II. MATERIAIS E MÉTODOS.....	19
III. RESULTADOS.....	23
III.1. Números de Moscas.....	25
III.2. Biomassa.....	46
III.3. Mortalidade e Inseminação.....	65
IV. DISCUSSÃO.....	70
V. RESUMO E CONCLUSÕES.....	79
VI. SUMMARY AND CONCLUSIONS.....	81
VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	83
VIII. AGRADECIMENTOS.....	

I. INTRODUÇÃO

Dobzhansky (1968) distingue valor adaptativo e estado -de-ser-adaptado (=adaptedness, cf. Dobzhansky, 1973, pag. 6) ao ambiente, de uma população. Enquanto o primeiro é uma medida relativa, o segundo é uma medida absoluta, da habilidade de uma população em transformar os recursos disponíveis do ambiente em matéria de sua própria espécie e também da habilidade de sobreviver e reproduzir-se em um dado ambiente. O valor adaptativo pode ser definido como a contribuição média que os portadores de um genótipo, ou de uma classe de genótipos fazem ao conjunto gênico da geração seguinte, relativa às contribuições de outros genótipos.

O valor adaptativo de uma população não existe independente das condições de sua medida. O mesmo genótipo pode ter valores adaptativos diferentes em condições ambientais diferentes. Para serem comparados, os valores adaptativos de diferentes genótipos devem ser medidos sob as mesmas condições ambientais e no mesmo intervalo de tempo.

✓ Há necessidade também de se fazer uma distinção entre estado-de-ser-adaptado individual e da população. Viabilidade e longevidade (parâmetros do organismo), fertilidade, fecundidade e tamanho populacional (considerados parâmetros da população) são em geral positivamente correlacionados, mas não de modo perfeito. Estado-se-ser-adaptado de indivíduos e de populações podem ocasionalmente operar em sentidos opostos.

A afirmação de que um indivíduo está vivo não diz da qualidade ou do grau de seu estado-de-ser-adaptado. O mesmo é verdadeiro para as populações. São necessárias pesquisas para descobrir a quais ambientes o organismo está adaptado, por que

meios e em que extensão.

Um estado-de-ser-adaptado perfeito poderia capacitar o organismo a viver para sempre; no entanto, a quase imortalidade de individual não garante a preservação da espécie, enquanto que, em outras situações, a morte de alguns indivíduos da população pode melhorar as condições de vida dos sobreviventes.

Medidas diretas do estado-de-ser-adaptado e do valor adaptativo são difíceis de serem obtidas. Prout (1965) demonstrou que medidas experimentais do valor adaptativo são melhor realizadas fracionando-o em seus componentes.

Carson (1957) propôs o uso de biomassa, peso úmido de moscas recém-nascidas, produzidas por unidade de tempo em uma população, para medir o estado-de-ser-adaptado de populações experimentais de Drosophila, utilizando esse procedimento em três espécies: D. robusta, D. americana e D. melanogaster. D. americana apresentou a maior biomassa e D. melanogaster a menor. Esse procedimento experimental permitiu detectar diferenças interespecíficas e intraespecíficas.

Ayala (1969a) sugere duas medidas relacionadas ao estado-de-ser-adaptado: a produtividade, dada pelo número ou a biomassa de indivíduos produzidos por unidade de tempo; e o tamanho da população, dado pelo número médio de indivíduos, ou suas biomassas, vivendo na população. Essas medidas não precisam ser sempre estritamente correlacionadas. Um aumento na longevidade média dos adultos leva a um aumento da população mesmo se a produtividade permanece constante. Da mesma forma um aumento na produtividade, acompanhada por uma diminuição na longevidade, pode não levar a um aumento do tamanho da população. Se as medidas do tamanho da população e da produtividade serão feitas pelo número de indivíduos ou pela biomassa, depende da natureza



específica das populações. Em alguns casos pode-se usar as duas formas.

✓ Tamanho populacional então, é um dos parâmetros para estimativas do valor adaptativo e do estado-de-ser-adaptado de populações. Uma das questões centrais da biologia de populações são os fatores que determinam o seu tamanho e de que maneira a quantidade de indivíduos se mantém constante, apesar das mortes e migrações e permanece limitado, mesmo ocorrendo reprodução.

Em "A origem das espécies", Darwin escreveu:..."não há exceção à regra de que cada ser orgânico naturalmente aumenta em taxas altas até que, se não for destruído, a Terra seria rapidamente coberta pela progênie de um único casal. Para cada espécie, muitos controles diferentes, atuando nos diferentes períodos de vida e em diferentes estações ou anos, entram provavelmente em ação: alguns ou vários controles são mais efetivos, mas todos irão concorrer na determinação do número médio ou mesmo na existência da espécie" (cf. Mettler e Gregg, 1973).

Como afirmam Andrewartha e Birch (1974), as populações animais simplesmente aumentam quando é possível e declinam quando as condições são desfavoráveis.

Segundo MacArthur e Connell (1966) as variações no tamanho das populações são devidas a causas diferentes em circunstâncias diferentes.

Essas idéias, que aparentemente não explicam as causas das variações no número de indivíduos de uma população, dimensionam a complexidade de fatores envolvidos na regulação do tamanho populacional.

Para Clark e Feldman (1981), embora os trabalhos realizados com fracionamento do valor adaptativo sejam feitos por

diferentes técnicas, os componentes medidos geralmente estão dentro de quatro categorias: desvio meiótico, viabilidade, seleção sexual e fecundidade.

Geneticistas de populações consideram como componentes do valor adaptativo a viabilidade, a fecundidade, a virilidade, a taxa de desenvolvimento e a distribuição de esperma. Para ecologistas populacionais os componentes são a taxa intrínseca de crescimento (r_m), a capacidade de suporte do meio em que uma população se encontra (K), a seleção de cruzamento e o comportamento alimentar (Mueller e Ayala, 1981).

Embora Dobzhansky tenha diferenciado claramente valor adaptativo e estado-de-ser-adaptado, os dois parâmetros são funções dos mesmos componentes. Por isso, tem sido possível em alguns casos medi-los simultaneamente.

Como foi citado, medidas diretas do valor adaptativo são difíceis de serem obtidas. Além de raras, todas tem um ponto comum: são medidas do valor adaptativo de linhagens de Drosophila homozigotas para um de seus cromossomos. Assim foram usados o cromossomo II de D. pseudoobscura (Sved e Ayala, 1970), de D. melanogaster o X (Vartanian, 1973 e Wilton e Sved, 1979), o II (Sved, 1971 e Tracey e Ayala, 1974), o III (Tracey e Ayala, 1974 e Sved, 1975) e o II e III simultaneamente (Seager, 1979, cf. Ayala, 1982), e de D. willistoni o cromossomo II (Mourão e col., 1972).

Nesse caso então, a quase totalidade dos numerosos trabalhos de medidas do valor adaptativo e do estado-de-ser-adaptado são o que Prout (1965) demonstrou: estudo dos componentes, mais do que medidas diretas desses parâmetros. Embora os resultados dos muitos experimentos tenham pontos concordantes há sempre peculiaridades em cada um.

Beardmore e col. (1960) estudaram populações monomór



ficas e polimórficas de D. pseudoobscura. Os resultados obtidos mostraram que as populações polimórficas, em comparação com as monomórficas, apresentam tamanho maior, o número e o peso dos indivíduos são menos variáveis e a biomassa produzida é maior. O peso médio é comparável nos dois tipos de populações. Os autores concluíram que as populações polimórficas apresentam valor adaptativo maior que as monomórficas.

Medidas do estado-de-ser-adaptado foram feitas por Mourão e col. (1972) em populações experimentais de D. willistoni. Os parâmetros medidos foram tamanho médio da população e produtividade. Populações homizogotas para 15 cromossomos II selvagens apresentaram estado-de-ser-adaptado ao ambiente experimental menor que as populações controle, estabelecidas com misturas dos quinze cromossomos II selvagens, com maior variabilidade genética. A aptidão darwiniana e o estado-de-ser-adaptado dos genótipos neste experimento não foram correlacionados significativamente. Segue-se que certas medidas usadas por geneticistas de população, tais como carga genética e aptidão darwiniana, não podem ser dados como índices gerais de quanto bem adaptada uma população está ao seu ambiente.

Vartanian (1975) estudou o estado-de-ser-adaptado de linhagens homozigotas e heterozigotas para o cromossomo II de D. melanogaster, com viabilidade normal e subvital. Foram observadas diferenças significativas quanto ao estado-de-ser-adaptado, com superioridade dos heterozigotos sobre os homozigotos. Foi possível constatar também que as linhagens homozigotas normais diferem das subvitalis quanto ao tamanho das populações.

Hartl e Jungen (1978) estimaram o valor adaptativo médio e a evolução do valor adaptativo em populações experimentais de Drosophila melanogaster. As populações estudadas conti



nam misturas de moscas selvagens e linhagens com cromossomos compostos. Cromossomos compostos apresentam dois braços direitos ou dois braços esquerdos. Constataram que o valor adaptativo aumenta muito rapidamente nas populações, com ganhos significativos para os tipos selvagem e composto. Esse aumento no valor adaptativo pode ser devido ao rearranjo recombinacional de variação pré-existente. Algumas vezes as linhagens selvagens apresentam um aumento tão grande do valor adaptativo que a sua fixação ocorre em cerca de 3 a 4 gerações.

Ayala (1965) também encontrou um aumento do estado-de-ser-adaptado em populações experimentais de Drosophila serrata, as quais estavam sob o efeito de seleção natural forte. O aumento foi maior nas híbridas do que nas populações puras, porque a variabilidade genética foi maior nos fundadores das populações híbridas.

Ocorreu também aumento do valor adaptativo em populações experimentais de D. melanogaster como resultado de heterose (Carson, 1958). Foi introduzido na população experimental, com tamanho em equilíbrio e em ambiente rigidamente controlado, um macho tipo selvagem F_1 resultante do cruzamento de uma fêmea da mesma linhagem experimental com macho de outra linhagem. Essa introdução, que equivale a um gameta de material estranho, isto é, a um conjunto haplóide de autossomos mais um cromossomo Y, foi seguida de um aumento imediato no tamanho da população. Esse aumento foi atribuído à contribuição imediata ao valor adaptativo, dada pela variabilidade genética introduzida na população.

Carson (1961) também comparou o desempenho de linhagens marginais e centrais de D. robusta. Algumas populações foram mantidas geneticamente fechadas e outras abertas pela contínua adição de machos selvagens, e outras ainda foram hibridiza

das em massa. Não foram encontradas diferenças significativas entre as populações geneticamente abertas e as hibridizadas em massa, quando comparadas com as fechadas. O autor concluiu que as populações abertas e as hibridizadas estavam próximas de seu ponto de saturação e, pelo menos nas condições do experimento, não puderam ser significativamente aumentadas pela adição de mais variabilidade genética.

A evolução do valor adaptativo de populações foi estudada também em condições de competição interespecífica. Ayala (1969) mediu o valor adaptativo de linhagens de várias procedências, de D. serrata e D. pseudoobscura, em competição e em condições ambientais variáveis. Encontrou resultados diferentes, dependendo da procedência das linhagens que competiam e das condições do experimento. Concluiu que o problema geral da quantificação do estado-de-ser-adaptado de populações aos seus ambientes é discutível. A questão de diferentes métodos para medir valor adaptativo, produzindo resultados consistentes, merece investigações futuras.

Mueller e Ayala (1981) estudaram o valor adaptativo e o crescimento populacional de linhagens de D. melanogaster, homozigotas para diferentes cromossomos II, analisando o tamanho da progênie em 8 densidades diferentes, de 5 a 500 casais. Em cada densidade, o controle era constituído de indivíduos heterozigotos para combinações casuais dos homozigotos. As populações homozigotas mostraram grande heterogeneidade nas densidades baixas, com o valor adaptativo aumentando progressivamente até a densidade de 750 moscas. Ao contrário, a taxa de crescimento populacional decresceu com o aumento da densidade.

Uma medida operacionalmente útil do estado-de-ser-adaptado de uma população é a estatística r_m , ou capacidade para au

mentar em números. Esta estatística foi definida por Andrewartha e Birch (1974) como a taxa máxima de crescimento alcançada por uma população quando a quantidade e a qualidade de alimentos, umidade, temperatura, espaço vital e animais da mesma espécie são conservados em um ótimo e organismos de outras espécies são excluídos. Estimativas de r_m requerem experimentos extremamente laboriosos e foram feitas para muito poucos organismos, especialmente Drosophila.

Dobzhansky e col. (1964) estimaram a capacidade intrínseca para crescer em números de indivíduos sob uma série de condições ambientais e mostraram que, além das dificuldades em se realizar o experimento, os valores de r_m são muito sensíveis às variações de temperatura.

Em outro experimento que estima a estatística r_m , em populações de D. pseudoobscura, Ohba (1967) demonstrou que ele varia dependendo da quantidade de alimento. Em condições ótimas ou próximas disso, não houve diferenças significativas entre populações polimórficas e monomórficas sendo os valores observados de r_m muito altos.

Ayala (1968) estudou populações experimentais de diferentes linhagens de D. serrata e D. birchii, utilizando a técnica da transferência seriada, a 19°C e 25°C. Encontrou que a produtividade é determinada principalmente pela quantidade de alimento, sendo pouco afetada pela temperatura, enquanto que o tamanho da população é determinado pelo espaço disponível e é independente da quantidade de alimento e da temperatura. Ambos os parâmetros são afetados pela composição genética da população.

Ao observarem grandes variações no tamanho de populações experimentais de D. subobscura, Codina e Frutos (1979) concluíram que essas variações dependem de um conjunto complexo de



fatores. Entre esses destaca-se a densidade populacional que se expressa por competição e, junto a fatores específicos como valor do peso mínimo, tempo de desenvolvimento, fecundidade, parece influir preferencialmente na fase larval. Segundo Bakker (1961, cf. Codina e Frutos, 1979), as larvas devem alcançar um peso mínimo para assegurar sua sobrevivência nos processos de pupação e terminalização deste estágio.

Tadei e Mourão (1981), estudando populações experimentais de D. sturtevanti, encontraram uma situação *sui generis* de equilíbrio de tamanho com oscilações cíclicas. Cada ciclo tem duração de 12 semanas e compreende 4 fases, contração, ascensão, explosão e descensão, que se sucedem de modo regular. Neste trabalho dois resultados não esperados foram encontrados: a fecundidade das fêmeas e a biomassa dos adultos são mais baixas na fase de contração e mais altas na fase de explosão. Com os resultados do trabalho, os autores concluíram que a natalidade, a mortalidade, a razão pais-descendentes, a fecundidade e a biomassa das moscas variam de modo regular, sendo consideradas como fatores dependentes da densidade e que na regulação de tamanho da população ocorrem fases alternadas de competição forte e fraca, de adultos e larvas.

Em qualquer população, considerando-se o número de indivíduos existentes, é necessário distinguí-los em três categorias: a) o número total de indivíduos; b) o número total de indivíduos em idade reprodutiva; e c) o número efetivo de indivíduos em idade reprodutiva que contribuem com descendentes para a geração seguinte, isto é, o tamanho efetivo da população.

O conceito de tamanho efetivo da população (N_e), introduzido por Wright (1931, cf. Wright, 1984), provou ser muito útil para comparações de sistemas de cruzamentos. O tamanho efe

tivo pode diferir muito do tamanho aparente e geralmente é muito menor. Ainda segundo Wright (1931, cf. Wright, 1984), é obvio que algum tipo de abstração deve ser feito dos números brutos para obter o número da população mais significativo do ponto de vista de tamanho efetivo. Wright (1984) ainda considera que o número efetivo depende primeiramente do número de indivíduos em idade reprodutiva por geração e não do número total de indivíduos de todas as idades. Uma complicação adicional é que as idades reprodutivas diferem muito em produtividade.

São relativamente escassos os estudos teóricos e principalmente experimentais referentes à distribuição de idades em populações. Um dos poucos trabalhos experimentais de distribuição etária de populações, talvez o único, é o de Corradi e Mourão (1980). Neste trabalho foi evidenciada uma distribuição estável de idades em populações experimentais de oito espécies de Drosophila, mantidas em garrafas pela técnica da transferência seriada. Antes de serem reunidas aos adultos sobreviventes, as moscas recém-nascidas eram marcadas, usando-se uma cor diferente em cada censo. As diferentes cores das moscas permitiram determinar a idade de cada uma nos censos subsequentes.

Os valores de N_e são calculados a partir de um aumento da homozigocidade por endocruzamento (efeito do endocruzamento) e de uma oscilação nas frequências gênicas devido a variância da amostragem (efeito da variância).

O número efetivo pode então ser definido como o "tamanho de uma população ideal que teria a mesma quantidade de endocruzamento e de oscilação casual de frequências gênicas que a população que está sendo considerada". Crow e Kimura (1970) dão fórmulas para valores de N_e em populações com diferentes tipos de reprodução: monóicas e com sexos separados, com números

iguais e diferentes de fêmeas e machos. As variáveis das fórmulas são os números de indivíduos em diferentes gerações, números médios de progênie por pais, variância desses números médios e medida do afastamento das proporções de Hardy- Weinberg.

Em populações ideais com tamanho em equilíbrio e cada indivíduo contribuindo com 2 gametas para a próxima geração o valor de N_e será igual ao valor de N , que corresponde ao número total de indivíduos da população.

Nos casos mais simples, uma população tem o mesmo número efetivo para qualquer dos efeitos, de variância ou de endocrozamento, e por esta razão Wright usou-os mais ou menos indistintamente. Para situações mais complexas é necessário fazer uma distinção (Crow e Kimura, 1970). Enquanto o número efetivo de endocruzamento está naturalmente relacionado ao número na geração dos pais, ou em espécie com sexos separados à dos avós, o número efetivo de variância está relacionado ao número na geração da progênie. Isto é esperado, desde que a probabilidade de igualdade dos descendentes depende do número de progenitores, enquanto que a variância de amostragem depende do número de indivíduos da progênie. Em populações em equilíbrio estes números são iguais.

Se a população está crescendo, o número efetivo de endo cruzamento, sendo relacionado à geração anterior, é geralmente menor do que o número efetivo de variância. Se a população está diminuindo, o inverso é verdadeiro. Desde que as populações aumentam e diminuem indefinidamente, exceto nos casos de extinção, os períodos de crescimento e declínio cancelam-se aproximadamente e os dois números são semelhantes.

Ewens (1982) considera um terceiro número efetivo da população, o valor de Eigen, que em vários modelos tem um valor

diferente dos outros dois. O autor mesmo ressalta que em um certo número de situações o valor de Eigen seria semelhante aos dos números efetivos por endocruzamento e por variância e poderia ser idêntico ao terceiro conceito proposto por Crow (1954; cf. Evens, 1982), de extinção ao acaso, descrito e não desenvolvido.

Begon (1977) estimou o tamanho efetivo de populações de Drosophila subobscura da Reserva Natural de Adel Dam (Inglaterra) que foi próximo de 400 para número efetivos tanto de endocruzamento como de variância. O tamanho total das populações variou para os machos de 300 a 4.800 e para fêmeas de 1.000 a 22.200.

Estimativas do tamanho efetivo de populações experimentais de D. melanogaster por complementação letal foram feitas por Malpica e Briscoe (1981). Em seis populações mantidas com aproximadamente 5.000 indivíduos por censo, o tamanho efetivo variou de 190 a 1.350.

Petit e col. (1980) concluíram, a partir de experimentos com D. melanogaster, que nas linhagens estudadas sob condições de competição, o número efetivo de machos não corresponde ao número total de machos da população. Cerca de 25% dos machos não copularam e os 75% restantes contribuíram de maneira desigual para a próxima geração, devido a diferentes números de cruzamentos.

Begon e col. (1980) estimaram o tamanho efetivo de uma população natural de Drosophila subobscura de Mount Parnes (Grécia), por três métodos independentes. As estimativas pelos métodos de alelismo de letais e ecológico, sugerem que a população é extremamente grande e efetivamente infinita. O método temporal apresentou resultados contraditórios: a estimativa para o 2º pe

ríodo de tempo é concordante com as anteriores, enquanto que a encontrada para o primeiro período é de somente 268.

Em população experimental de Ceratitis capitata, a razão N_e/N é igual a 0,41 (Debouzie, 1980).

Há muitos estudos teóricos relacionados com a discussão e definição de N_e (e.g. Wright, 1984). Não há, todavia, experimentação na mesma proporção. O assunto fica restrito predominantemente a argumentos teóricos pois sua verificação experimental é difícil e em muitas situações impossível.

Por isso o conceito de tamanho efetivo tem sido muito usado na literatura de forma teórica, e uma atenção muito menor tem sido dada para sua estimativa em populações reais (Ewens, 1982). Esse conceito é uma necessidade prática nos resultados com populações naturais. Considerando a importância de N_e , não é surpreendente que tão poucos biólogos de populações tenham tentado estimá-lo para populações de campo, nas quais as dificuldades são maiores que nas populações de laboratório.

Por vezes pesquisadores defrontam-se com situações experimentais muito particulares que possibilitam estimativas não matemáticas e de modo quase acidental do valor de N_e . Tal foi o caso de Corradi (1979), em experimento com D. hydei. Com as técnicas da transferência seriada e de marcação de insetos de Tadei e Mourão (1976), foi possível determinar a parcela de moscas reprodutivas de diferentes idades, possibilitando assim uma boa aproximação do tamanho efetivo da população, para cada sexo. Os cálculos resultaram em cerca de 25% (435 em 1759) para fêmeas e 24% (522 em 2196) para machos.

Como se vê, da literatura citada, espécies de Drosophila têm sido quase o único material para estudos da natureza deste trabalho. A razão disso são as reconhecidas qualidades de

certas espécies de Drosophila, como material experimental para estudos populacionais.

No presente trabalho transferiu-se para Megaselia scalaris técnicas de uso corrente em Drosophila, pois ambas criam-se facilmente em laboratório, nos mesmos meios de cultura e têm ciclos de vida semelhantes. Entretanto ao lado do amplo conhecimento de muitas espécies de Drosophila põe-se o quase total desconhecimento de Megaselia scalaris.

Os Phoridae compreendem cerca de 2.600 espécies distribuídas em 220 gêneros. Mais da metade das espécies conhecidas estão incluídas no gênero Megaselia.

As espécies de Megaselia são geograficamente muito difundidas, abundantes em todas as regiões nas quais existem e encontradas em uma extensa variedade de habitats. São espécies que se adaptam às condições ambientais modificadas pelo homem e quase não existem em ambientes naturais. Cerca de 400 espécies vivem na região neotropical.

Há registros de encontro de larvas e pupas de M. scalaris nos mais variados substratos: animais e plantas em decomposição, graxa de sapatos, resíduos de leite, meios de cultura de outros organismos, fezes humanas e de outros mamíferos, e também como parasitas de plantas e de animais e provocando miíases no homem e em outros animais (Robinson, 1971).

Das pouco mais de 150 referências sobre o gênero Megaselia, um terço trata de taxonomia, outro terço são estudos sobre a ocorrência das moscas como pragas e causadoras de miíases e apenas uma dezena são estudos da biologia e da genética de M. scalaris. Estes dados justificam o porquê a introdução está fundamentada em trabalhos com Drosophila.

Mainx (1964) constatou que a espécie tem 3 pares de



cromossomos e mapeou 11 genes. Todavia os cromossomos politênicos em tecidos de larvas dividem-se em cromátides individuais, pelo que não é possível seu estudo.

O sexo masculino é determinado por uma unidade subcromossômica denominada de "sex-realizer" por Mainx (1964) e de "Fator M" por Green (1980). Essa unidade pode ligar-se terminalmente a qualquer dos 3 cromossomos. O mecanismo de ligação do "Fator M" aos 3 cromossomos foi discutido por Mainx (1964), White (1973) e Green (1980).

Springer (1967) e Doschek (1972) estudaram populações com machos fundadores tendo o "Fator M" ligado aos cromossomos I, II e III, em diferentes frequências iniciais. O cromossomo II^M sempre foi mal sucedido, o cromossomo I^M foi o melhor em garrafas, em condições de apinhamento, e o cromossomo III^M, em caixas de populações.

Cabe mencionar o trabalho de Miller (1979) sobre o curioso padrão de deslocamento de M. scalaris. Consiste de breves deslocamentos regularmente interrompidos por pequenas paradas, quando então o inseto fica completamente imóvel. Deslocamentos e paradas têm durações aproximadamente iguais e ocorrem 5 a 8 vezes por segundo. Esse padrão, de direção imprevisível, pode representar uma estratégia com a qual as moscas evitam predação. Durante o deslocamento a velocidade relativa média é de 80 comprimentos da mosca por segundo, uma das mais altas entre os insetos.

Carareto-Camargo e Mourão (1986) estudaram o dimorfismo sexual de M. scalaris, medindo o comprimento e a largura de pupas de 4 linhagens geográficas. Em todas elas superpõem-se as medidas dos 2 sexos, mas em grau diferente em cada linhagem. Concluíram que o tamanho das pupas não é um indicador seguro do

sexo.

Além dos aspectos abordados sobre a constituição cromossômica, o mecanismo de determinação do sexo e o padrão de deslocamento, da dezena de referências sobre a biologia e a genética de M. scalaris, 5 tratam de questões de algum modo relacionadas a este trabalho.

Mainx (1964) verificou que as fêmeas copulam assim que emergem e apenas uma vez. Usualmente colocam todos os ovos depois da cópula e não são férteis o resto da vida. Fêmeas virgens colocam todos os ovos não fertilizados poucos dias depois de emergirem. A fertilidade dos machos também é limitada a um curto período. Mainx considera 28°C a temperatura ótima para a cultura das moscas. Sob condições ótimas os machos começam a emergir 18 dias e as fêmeas 20 dias após a postura. A 17°C cada geração demora cerca de 2 meses e a 30°C muitas pupas não emergem. Mesmo em condições favoráveis, nem todas as fêmeas e machos são férteis.

Prawirodisastro e Benjamin (1979) estudaram M. scalaris em temperaturas e densidades larvais diferentes. A temperatura de 25°C foi considerada como padrão e nela a oviposição inicia-se um ou 2 dias após a cópula e dura em média 16 dias. A longevidade das moscas foi em média de 30 dias para as fêmeas e 25 dias para os machos. A 20°C e 16°C prolonga-se o tempo de desenvolvimento, decresce a sobrevivência em alguns estágios do ciclo de vida, diminui o tempo de oviposição, aumenta a longevidade das fêmeas e reduz-se a atividade dos adultos. Foi observado também que em densidade de 100 e 200 larvas em comparação com densidades de 10 e 25 larvas, aumenta o tempo do desenvolvimento e a mortalidade de larvas, e diminui a sobrevivência de pupas dos 2 sexos. A fecundidade não foi significativamente



diferente nas várias densidades.

O tempo de desenvolvimento e a sobrevivência até o estágio adulto foram estudados em temperaturas de 21°C, 27°C e 32°C e em fotoperíodos de claro-escuro 12-12 e 16-8 horas, por Trumble e Pienkowski (1979). Os autores observaram que em geral o tempo de desenvolvimento decresce com o aumento da temperatura. O fotoperíodo de 12-12 permitiu uma sobrevivência mais uniforme em todas as temperaturas. O fotoperíodo afeta significativamente o desenvolvimento nas temperaturas de 21°C e 27°C, mas não a 32°C.

Zanon (1982) estudou três linhagens de M. scalaris e verificou a ocorrência de cópulas múltiplas tanto para os machos quanto para as fêmeas. Mesmo após o início da postura, as fêmeas realizaram mais de uma cópula, inclusive com machos diferentes. A postura inicia-se de 8 a 24 horas após o acasalamento e as fêmeas depositaram ovos durante 3 a 5 dias. Fêmeas virgens colocaram ovos que não eclodiram a estes foram sempre em menor número, em relação aos das fêmeas fecundadas. Verificou também redução do tempo de desenvolvimento com o aumento de temperatura. Neste mesmo trabalho, as moscas foram submetidas a endocruzamento, o que provoca diminuição gradativa na viabilidade e alteração na razão sexual dos descendentes. Após 5 ou 6 gerações de endocruzamento, as fêmeas passaram a depositar ovos abortivos e, segundo a autora, provavelmente devido à ação de genes deletérios em homozigose, que ocasionaram também grande mortalidade de larvas e pupas.

Benner e Ostermeyer (1980) estudaram populações experimentais de M. scalaris e observaram que machos emergiram aproximadamente 4 dias antes das fêmeas, além de um excesso de machos na progênie. Os acasalamentos ocorrem tardiamente e este

fato, como também o nascimento de machos antes das fêmeas, seria uma possível forma de evitar o endocruzamento.

X Como se viu os resultados dos trabalhos não são inteiramente concordantes. Benner e Ostermeyer (1980) consideram que as diferenças no tempo de desenvolvimento dos estágios do ciclo de vida, refletem diferenças nas condições de cultura; que as discrepâncias sobre a temperatura ótima para o desenvolvimento podem significar que as diferenças de temperatura usadas não são suficientes para alterar o tempo de desenvolvimento; e que as diferenças na longevidade, acasalamento, e oviposição requerem mais estudos.

O presente trabalho é um estudo de componentes do valor adaptativo e do estado-de-ser-adaptado de Megaselia scalaris em populações experimentais. Foram estudadas 3 linhagens geográficas e 3 tipos de populações diferindo na quantidade de variabilidade genética inicial.

A escolha de M. scalaris como material biológico para estes estudos deveu-se a alguns pontos altamente positivos tais como a facilidade de trabalho pois, como já foi mencionado, a espécie desenvolve-se bem nos meios e condições de cultura utilizados para Drosophila. Parte do interesse deveu-se também ao conhecimento de sua biologia, que embora escasso mostra particularidades tais como, o tipo diferente de determinação sexual, a identificação da unidade subcromossômica que determina o sexo dos machos como transposon, a enorme diversidade de hábitos alimentares e a ampla distribuição geográfica.



II. MATERIAIS E MÉTODOS

Para a realização do presente trabalho foram empregadas 3 linhagens de Megaselia scalaris, das seguintes procedências do Estado de São Paulo: C de Campinas, J de Jaboticabal, R de São José do Rio Preto.

As linhagens foram estudadas em populações experimentais, mantidas pela técnica de transferência seriada, com censos semanais. Esta técnica, inicialmente proposta por Buzzatti-Traverso (1955) e modificada por Dobzhansky e Pavlovsky (1961), encontra-se descrita em Tadei e Mourão (1981).

As moscas fundadoras são introduzidas em uma garrafa, na qual depositam ovos durante uma semana. No sétimo dia, e sucessivamente a cada 7 dias, as moscas sobreviventes são coletadas, eterizadas, contadas e pesadas por sexo, e transferidas para uma garrafa nova. Quando as moscas começam a nascer nas garrafas em que os ovos foram depositados, nos dias dos censos elas são também coletadas, eterizadas, contadas e pesadas por sexo, e em seguida transferidas para a garrafa nova, juntamente com a população adulta sobrevivente. No trigésimo quinto dia, correspondente ao quinto censo, a população tem 5 garrafas; a partir de então, em cada um dos censos seguintes, é feita uma garrafa nova e descartada a mais velha das 5 existentes. Desse modo a parcela adulta da população fica sempre em uma única garrafa, com meio de cultura fresco, enquanto as outras 4 contêm ovos, larvas, pupas e moscas recém-emergidas, que constituem a parcela jovem da população.

As populações foram iniciadas com fêmeas e machos virgens. Como consta ocorrerem cópulas logo após o nascimento (Mainx, 1964), fêmeas e machos foram separadas na fase de pupa. Das garrafas do estoque foram retiradas as pupas maiores, supos



tas como fêmeas e as menores, supostas como machos (cf. Mainx, op. cit.). O tempo de eterização foi sempre de 40 segundos.

Dos censos das populações foram obtidos os seguintes dados: a) tamanho da população, dado pelos números de fêmeas e machos sobreviventes na garrafa mais nova; b) produtividade em número de indivíduos, dada pelo número de moscas de cada sexo que emergiram durante a semana nas 4 garrafas mais velhas; c) mortalidade para cada sexo, dada pelo número de moscas sobreviventes mais o de nascidas na semana, menos o de sobreviventes na semana seguinte; d) razão de sexo, dada pela expressão $RS = 100F/M$, na qual F é o número de fêmeas e M o de machos; e) produtividade por 100 fêmeas, dada pelas expressões $100 FJ/FA$ e $100 MJ/FA$, nas quais FJ e MJ são respectivamente os números de fêmeas e machos produzidos e FA o número de fêmeas adultas; e f) biomassa individual de fêmeas e de machos, expressa em $mg \cdot 10^{-3}$, dada pela biomassa total (biomassa de todas as moscas) dividida pelo número de moscas.

Ao todo, foram fundadas 21 populações, sendo 3 réplicas de cada um dos 7 tipos estudados. Abaixo são indicados os números de moscas fundadoras das populações:

tipos de populações	linhagem C		linhagem J		linhagem R	
	fêmeas	machos	fêmeas	machos	fêmeas	machos
C	45	45	-	-	-	-
J	-	-	45	45	-	-
R	-	-	-	-	45	45
CJ	23	22	23	22	-	-
CR	23	22	-	-	23	22
JR	-	-	23	22	23	22
CJR	15	15	15	15	15	15

As réplicas de cada tipo de população foram numeradas de 1 a 3, por exemplo C1, C2 e C3. As réplicas 1 foram recenseadas sempre às quartas-feiras, as de número 2 às quintas-feiras e as de número 3 às sextas-feiras. Todas as 21 populações foram mantidas durante 24 semanas.

No momento do descarte das populações, na vigésima quarta semana, algumas foram usadas para a obtenção de dados complementares:

a) Mortalidade - com os dados dos censos das populações obtém-se taxas de mortalidades semanais. Para estimativas da taxa de mortalidade em períodos de tempo menores, procedeu-se do seguinte modo:

1. Encerrados os censos das réplicas 2, na vigésima quarta semana, elas foram recenseadas por mais 2 vezes, na segunda e na quinta-feira seguintes, possibilitando a estimativa da taxa de mortalidade em meia semana (3,5 dias).

2. Do mesmo modo, as réplicas 3, uma vez retiradas as moscas utilizadas para estudo da frequência de inseminação, foram recenseadas ainda por 3 vezes, na segunda, na quarta e na sexta-feira seguintes após a vigésima quarta semana, possibilitando a estimativa da taxa de mortalidade em um terço de semana (2,25 dias).

b) Frequências de fêmeas inseminadas - As fêmeas jovens e adultas das réplicas 1 até o máximo de 40 de cada, foram postas individualmente em tubos comumente usados para Drosophila, os quais foram observados até o aparecimento de larvas. Foram consideradas inseminadas as fêmeas em cujos tubos ocorreram larvas e não-inseminadas as fêmeas em cujos tubos não ocorreram larvas. O mesmo procedimento foi feito com moscas das réplicas 3, porém as fêmeas jovens foram postas individualmente em

tubos 2 dias após o último censo. Nesse caso, foi possível obter a frequência de fêmeas jovens inseminadas e não-inseminadas, expostas aos machos durante 2 dias.

Os experimentos foram feitos em garrafas de 1/4 de litro e tubos, a 25°C, com meio de cultura à base de banana e agar, com a seguinte composição:

água	1000 ml
mel Karo	25 ml
solução alcoólica de nipagin a 8%	8 ml
banana nanica	800 g
fermento Fleischmann	15 g
agar-agar	12 g
ácido propiônico	2 ml

Nas garrafas usadas nas populações, para aumentar a superfície de pouso das moscas, foi colocada uma tira quádrupla de guardanapo de papel absorvente em forma de arco, com as extremidades enterradas nos bordos do meio de cultura. Para impedir o desenvolvimento de fungos, as tiras de papel foram previamente embebidas em uma solução alcoólica de nipagin a 2% e secadas em estufa.

Para a análise dos dados, além dos tratamentos usuais de t de Student, qui-quadrado e análise de correlação, foram empregadas análises de variância segundo os modelos de 2 critérios de classificação e uma única observação (two-way anova without replication) e o de 2 níveis de agrupamentos (two-level nested anova), ambas conforme Sokal e Rohlf (1969).



III. RESULTADOS

Este trabalho é um estudo de parâmetros populacionais de componentes do valor adaptativo e do estado-de-ser-adaptado, relacionados com:

- a) variabilidade genética interpopulacional, representada pelas 3 linhagens; e
- b) quantidade de variabilidade genética inicial, representada pelas populações de uma, duas e três linhagens:

Para obtenção dos resultados apresentados foram iniciadas 21 populações, cada uma com 45 casais, totalizando 1.890 moscas fundadoras.

Cada população foi recenseada 22 vezes, com um total de 462 censos para as 21 populações. Das cerca de 110.000 moscas contadas nos censos, 78% (83.559) eram fêmeas e 22% (23.919), machos, correspondendo a pouco mais de 100 gramas de biomassa.

As análises de variância para produtividade por 100 fêmeas (tabela 6) biomassa individual de machos adultos (tabela 10), biomassas individuais relativas (tabelas 12 e 13) e índices de dimorfismo sexual (tabela 14) foram feitas segundo o modelo de dois critérios de classificação e uma única observação (two-way anova without replication) e para as médias dos demais parâmetros foi utilizado o modelo de dois níveis de agrupamentos (two-level nested anova), ambos segundo Sokal e Rohlf (1969).

Os dados obtidos com o estudo das populações estão representados em 17 tabelas e 14 figuras. Para cálculos das médias e demais procedimentos estatísticos, não foram considerados, para as fêmeas e para os machos jovens, os números obtidos nos dois primeiros censos de cada população. Para os estudos dos ma

chos adultos foram considerados os dados obtidos nos 22 censos realizados para cada população, porque o número de censos nos quais os machos estavam presentes foi muito pequeno.

Os resultados de todos os censos, referentes a números de moscas, estão representados graficamente nas figuras 1 a 7 e nas tabelas 1 a 7.

A análise dos gráficos mostra que, nas contagens dos jovens, as médias de machos e fêmeas foram aproximadamente iguais com valores de cerca de 50 moscas. Isto não aconteceu com as moscas adultas que apresentaram médias em torno de 140 fêmeas para menos que 6 machos. Por esse motivo a parcela adulta da população está representada nos gráficos apenas pelas fêmeas.

A produtividade foi aproximadamente estável em todas as populações, embora tenham ocorrido variações de quase zero até mais de 120 moscas, como por exemplo nos censos das semanas 18 e 22 da população J2 (figura 2). Os picos de produtividade ocorreram principalmente com fêmeas, 6 de fêmeas para 3 de machos. Os números mais baixos de produtividade também foram verificados nas fêmeas. Neste parâmetro, as três populações de cada tipo apresentaram variações semelhantes.

O mesmo não aconteceu com o tamanho, que não foi estável em todas as populações. Apresentaram estabilidade as populações C3, CJ2 e CJ3 (figuras 2 e 4). Aparentemente estavam aumentando de tamanho as populações J3 e JR2 (figuras 2 e 6) e diminuindo as populações J1 e R3 (figuras 2 e 3). Nas demais populações as variações não configuram estabilidade, aumento ou diminuição de tamanho. Em algumas populações, como C1 (figura 1), CR2 (figura 5) e JR1 (figura 6) houve explosões de tamanho, enquanto em outras, contrações acentuadas, como em JR3 (figura 5) e CJR3 (figura 7).

Como as moscas adultas são representadas quase exclusi-



III.1. Números de Moscas

Os resultados de todos os censos, referentes a números de moscas, estão representados graficamente nas figuras 1 a 7 e nas tabelas 1 a 7.

A análise dos gráficos mostra que, nas contagens dos jovens, as médias de machos e fêmeas foram aproximadamente iguais com valores de cerca de 50 moscas. Isto não aconteceu com as moscas adultas que apresentaram médias em torno de 140 fêmeas para menos que 6 machos. Por esse motivo a parcela adulta da população está representada nos gráficos apenas pelas fêmeas.

A produtividade foi aproximadamente estável em todas as populações, embora tenham ocorrido variações de quase zero até mais de 120 moscas, como por exemplo nos censos das semanas 16 e 22 da população J2 (figura 2). Os picos de produtividade ocorreram principalmente com fêmeas, 6 de fêmeas para 3 de machos. Os números mais baixos de produtividade também foram verificados nas fêmeas. Neste parâmetro, as três populações de cada tipo apresentaram variações semelhantes.

O mesmo não aconteceu com o tamanho, que não foi estável em todas as populações. Apresentaram estabilidade as populações C3, CJ2 e CJ3 (figuras 2 e 4). Aparentemente estavam aumentando de tamanho as populações J3 e JR2 (figuras 2 e 6) e diminuindo as populações J1 e R3 (figuras 2 e 3). Nas demais populações as variações não configuram estabilidade, aumento ou diminuição de tamanho. Em algumas populações, como C1 (figura 1), CR2 (figura 5) e JR1 (figura 6) houve explosões do tamanho, enquanto em outras, contrações acentuadas, como em CR3 (figura 5) e CJR3 (figura 7).

Como as moscas adultas são representadas quase exclusi

vamente por fêmeas, pode-se concluir que nestas a estratégia da manutenção do tamanho da população decorreu de natalidade e mortalidade baixas e longevidade alta. Nos machos, ao contrário, com um tamanho populacional pequeno, a natalidade e a mortalidade foram altas e a longevidade, baixa.

As tabelas 1 e 2 contêm os números de fêmeas e machos adultos. Há diferenças acentuadas entre os dois sexos. Enquanto para as fêmeas as médias variam de 102 na população R2 a 187 na população JR3, nos machos, em 19 das 21 populações as médias são inferiores a 5 moscas. Esse valor é pouco ultrapassado nas populações J2 e CR3 com médias de 5,4 e 5,6, respectivamente.

Dos censos de cada população, os números deles em que ocorreram machos variaram de 5 na população CJ1 a 16 na população CR1. Do total de 462 censos realizados, 235 apresentaram machos, com média de 11 censos com machos, dos 22 de cada população.

A análise de variância para as médias de fêmeas adultas de todas as populações (tabela 1) mostra que existem diferenças significativas entre as réplicas ($F = 3,80$; $P < 0,01$) e entre os tipos de populações ($F = 3,09$; $P < 0,05$). As diferenças entre réplicas podem estar relacionadas com o fato dos censos terem sido feitos em dias diferentes para cada uma. Embora as 7 populações de cada um dos 3 grupos tenham sido recenseadas no mesmo dia, também apresentam diferenças significativas que devem ser decorrentes de diferenças genéticas entre as linhagens. Entretanto, quanto aos machos (tabela 2), não há diferenças significativas entre as réplicas e entre as populações, pois os valores de F têm probabilidades superiores a 5%.

A tabela 3 contém os números de fêmeas e machos jovens. Para fêmeas os números variam de 40 nas populações C1 e CJR3 a



60 em J2. Para machos a variação vai de 36 na população CJR3 a 59 na população R3. Considerando-se as 21 populações, as médias das médias foram para as fêmeas 48 ± 5 e para os machos 46 ± 6 , as quais não diferem significativamente ($t = 0,55$; $P > 0,05$). Verifica-se que a mesma população (CJR3) apresentou as menores médias de fêmeas e machos jovens. Para todas as populações as médias referentes a fêmeas e machos foram comparadas por teste t de Student. Não foram observadas diferenças significativas pois todos os valores de t foram menores que 2,02 ($P = 0,05$). Quanto às análises de variância, só foi significativo o valor de F correspondente as médias de machos entre populações ($F = 6,74$; $P > 0,01$).

Como já foi ressaltado nas observações sobre os gráficos dos censos, os números aproximadamente iguais de fêmeas e machos jovens não são acompanhados por números também iguais de fêmeas e machos adultos. Ao contrário, a parcela adulta da população é representada quase só por fêmeas, indicando estratégias diferentes dos dois sexos para a manutenção do tamanho populacional, com mortalidade baixa nas fêmeas e alta nos machos. Esse fato se confirma com os dados de mortalidade.

Na tabela 4 estão as médias dos percentuais de mortalidade semanal para os dois sexos, calculados para cada população com base na mortalidade observada em 20 censos para as fêmeas e 22 para os machos. As médias das taxas de mortalidade variam de 20% nas populações J3, JR3 e CJR3 a 28% em R2 para as fêmeas, e de 90% nas populações C1 e J2 a 98% em R3, nos machos, o que equivale a uma mortalidade semanal de machos cerca de 4 a 5 vezes maior que a de fêmeas. Para os dois sexos, os resultados das análises de variância indicam inexistência de

diferenças significativas entre réplicas e entre populações.

Dos 462 censos, considerados para a análise dos parâmetros populacionais de machos adultos, 49% (227) não apresentaram machos. Dos 235 censos nos quais os machos estavam presentes, em mais de metade (135 = 52%) o número deles foi menor que 5. Em 28% (132) dos 462 censos ocorreram menos que 5 machos, em 10% (48) 5 a 10 machos e em 12% (55) mais que 10. Foram encontrados mais que 20 machos em apenas 4% (17) dos censos. Portanto, em 76% (350) dos censos o número de machos era menor que 5 ou eles não estavam presentes e em 24% (112), esse número era maior ou igual a 5. Estas considerações, relacionadas com as taxas de mortalidade contribuem para o entendimento do porquê as médias referentes a machos adultos são todas no máximo iguais a 5 moscas não existindo diferenças significativas entre elas (tabela 2).

Considerando agora os números de censos com machos, em cada uma das 21 populações, em 15 delas esse número variou de 9 a 12 censos 9, 11 e 12 em 4 populações, e 10 em 3 populações. Isso significa que em 71% das populações o número de censos com machos foi igual ou menor que 13. Todos esses dados são indicativos da acentuada escassez ou ausência de machos adultos.

As médias da razão de sexo das moscas jovens das 21 populações estão na tabela 5. Apesar do valor de F significativo para as médias de machos jovens (tabela 3) e de as razões de sexo terem variado de 100 nas populações J3 e R1 a 141 em C3, os resultados da análise de variância foram não significativos para réplicas e para populações.

A tabela 6 contém a produtividade calculada por 100 fêmeas. Cada valor dessa tabela foi obtido dividindo-se os nú



meros de jovens da tabela 3 pelos respectivos números de fêmeas adultas da tabela 1 e multiplicando-se o quociente por 100. A produtividade de fêmeas, por 100 fêmeas, variou de 29 na população CJR3 a 46 em R2 e a de machos variou de 24 na população JR3 a 53, também na R2. Para as 21 populações, média e erro padrão para fêmeas e para machos jovens foram $34,4 \pm 0,9$ e $33,5 \pm 1,5$ respectivamente. A diferença entre essas médias não é significativa ($t = 0,52$; $P > 0,05$). A igualdade dessas médias concorda com a homogeneidade das razões de sexo.

A produtividade assim analisada permite concluir que, para as 21 populações, dados os valores das médias, cerca de no máximo um terço das fêmeas produziu descendentes, fêmeas ou machos. Admitindo-se que machos e fêmeas foram produzidos por fêmeas diferentes, cerca de no máximo dois terços das fêmeas produziram descendentes. Dos 7 tipos de populações destacam-se as R que apresentaram cerca da metade das fêmeas produzindo descendentes, fêmeas ou machos: a média dos 6 valores das populações R da tabela 6 é, independente do sexo, 44 descendentes por 100 fêmeas, valor este acentuadamente superior aos dos outros 6 tipos de populações, que variam de 30 (populações CJR) a 34 (populações C e JR). Entre as populações R destaca-se a réplica 2, na qual o número de fêmeas que produziram descendentes é no mínimo a metade e, considerando-se fêmeas e machos produzidos por fêmeas diferentes, praticamente todas as fêmeas produziram descendentes.

No estudo das populações algumas variáveis como números de moscas dos dois sexos, adultas e jovens, foram obtidas diretamente. Outros dados, como mortalidade de machos e fêmeas e produtividade por 100 fêmeas foram calculados a partir dos primeiros. Os resultados das análises de correlação entre algu



mas dessas variáveis encontram-se na tabela 7 e nas figuras 8 a 11.

Não há correlação entre números de fêmeas e de machos adultos (figura 8), com $r = -0,112$ ($t = 0,49$; $P > 0,05$). Os números de fêmeas e machos adultos variam de forma independente e seriam então mantidos por variáveis diferentes, nas diferentes populações. Entretanto, quando são considerados fêmeas e machos jovens (figura 8), a correlação é significativa, com $r = 0,451$ ($t = 2,20$; $P < 0,05$), indicando que nas populações com alta produtividade, o aumento em número de descendentes ocorre igualmente nos dois sexos.

Na figura 9, que ilustra a correlação entre número e mortalidade de fêmeas, destacam-se dois pontos que correspondem a uma das réplicas R com o menor número de fêmeas e a maior mortalidade e a uma das réplicas JR, na qual ocorreu o inverso, com o maior número de fêmeas e a menor mortalidade. Na correlação que inclui esses pontos, $r = -0,548$ ($t = 2,86$; $P < 0,01$). Essa correlação não é usual, porque era de se esperar que em altas densidades, a mortalidade fosse maior. De fato, a correlação sem os pontos acima mencionados não é significativa, com $r = -0,361$ ($t = 1,60$; $P > 0,05$). Pode-se então considerar que não há associação entre esses parâmetros, indicando que a mortalidade das fêmeas deve ocorrer independente da densidade populacional, nas condições em que foram estudadas.

A inexistência de correlação entre densidade e mortalidade não é incompreensível nas condições do experimento, pois o número de moscas na garrafa nova de cada censo, considerando-se a soma das sobreviventes e recém-nascidas, variou em geral entre 200 e 300 moscas, limites que podem ser considerados baixos.



As correlações entre número de fêmeas e produtividade por 100 fêmeas, de fêmeas ou de machos (figura 10), são altas e negativas, com $r = -0,670$ ($t = 3,93$; $P < 0,01$) para fêmeas e $r = -0,721$ ($t = 4,53$; $P < 0,01$) para machos. Essas correlações poderiam ser esperadas porque quando a densidade de fêmeas de uma população é baixa, cada uma delas deve deixar mais descendentes. Nas duas correlações, a réplica R2 destaca-se das demais, por corresponder à maior produtividade e à menor densidade. Na possibilidade de que a significância das correlações pudessem estar relacionada à essa população, foram calculados novos valores de r : o relativo a fêmeas não foi significativo ($r = -0,016$; $t = 0,07$; $P > 0,05$), mas continuou significativo o de machos ($r = -0,659$; $t = 3,72$; $P < 0,01$). Isso pode ser atribuído ao fato de, excluída a população R2, nas demais a produção de machos (24 em JR3 e 45 em R1) ser mais variável que a de fêmeas (29 em CJR3 e 39 em R3), como se vê na tabela 6.

As correlações entre mortalidade de fêmeas e produtividade por 100 fêmeas, de fêmeas ou de machos (figura 11), são positivas e significativas, com $r = 0,747$ ($t = 4,90$; $P < 0,01$) para fêmeas e $r = 0,607$ ($t = 3,33$; $P < 0,01$) para machos. Pode-se considerar que a produtividade maior compensa a mortalidade maior ou, em outras palavras, a produtividade tem valores maiores nas populações com densidades menores.

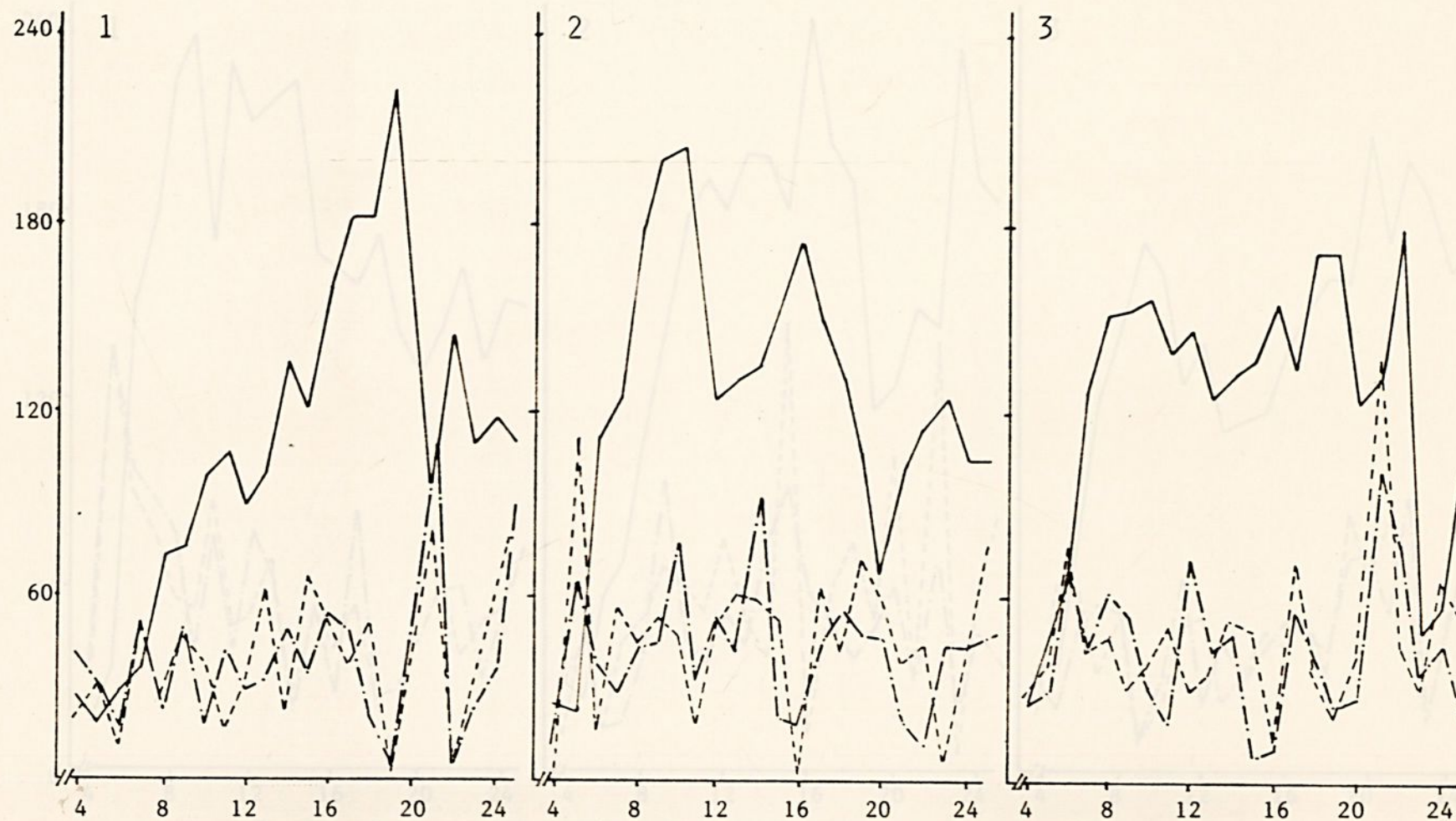


Figura 1. Números (ordenada) de fêmeas adultas (—) e de fêmeas (----) e machos (-.-.-) jovens das 3 réplicas das populações C. Abscissa: semanas.

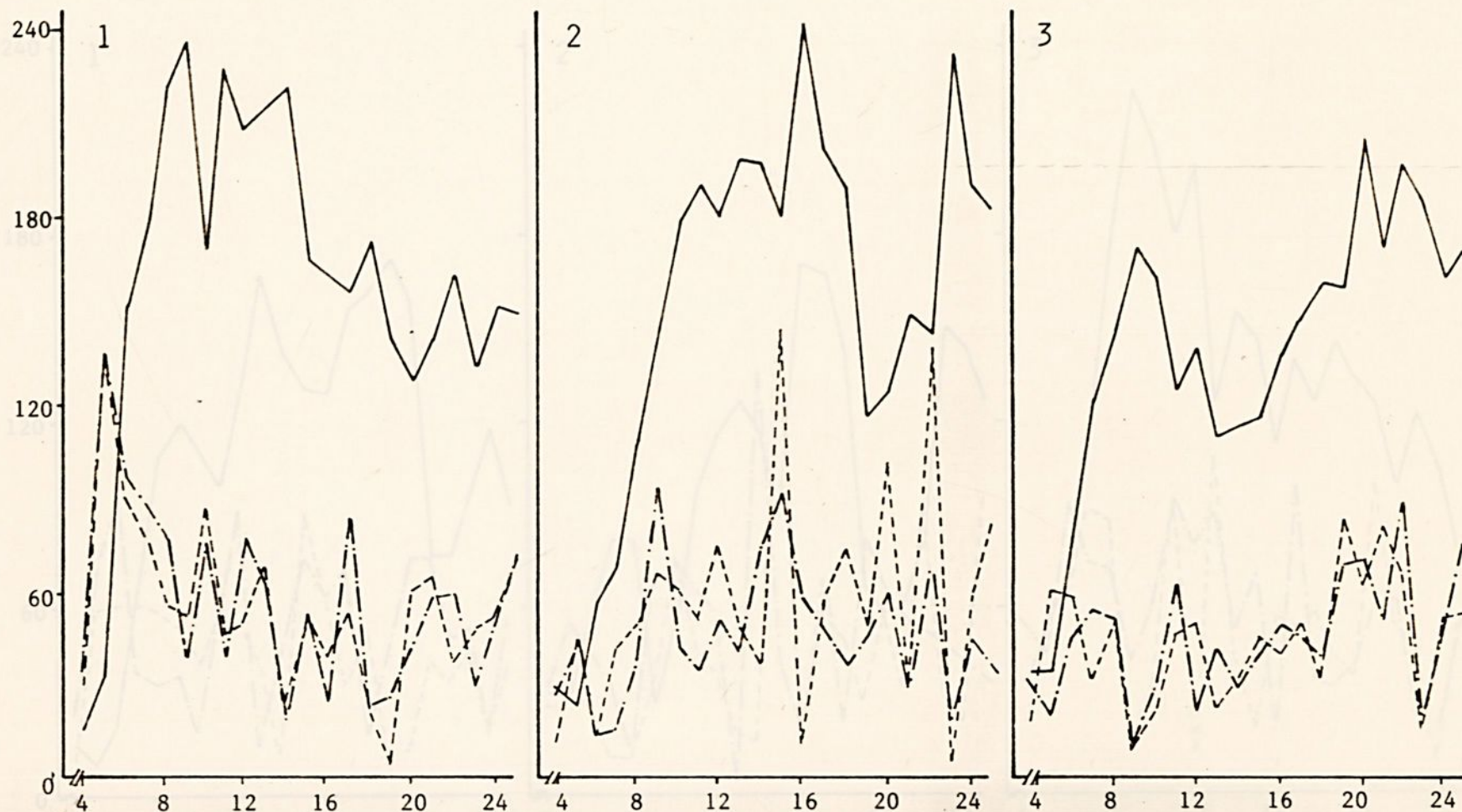


Figura 2. Números (ordenada) de fêmeas adultas (—) e de fêmeas (----) e machos (-.-.-) jovens das 3 réplicas das populações J. Abscissa: semanas.

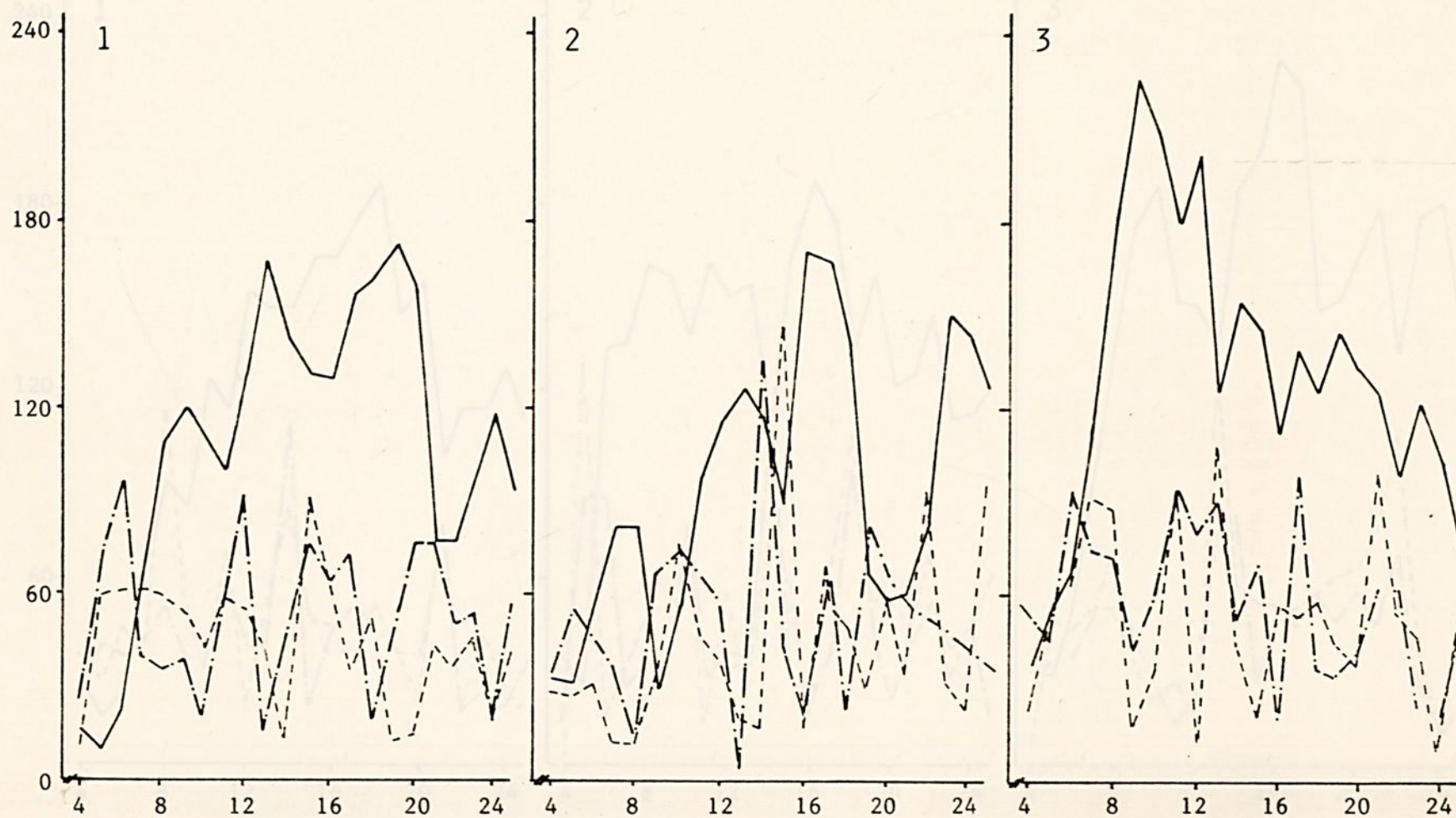


Figura 3. Números (ordenada) de fêmeas adultas (—) e de fêmeas (----) e machos (-.-.-) jovens das 3 réplicas das populações R. Abscissa: semanas.

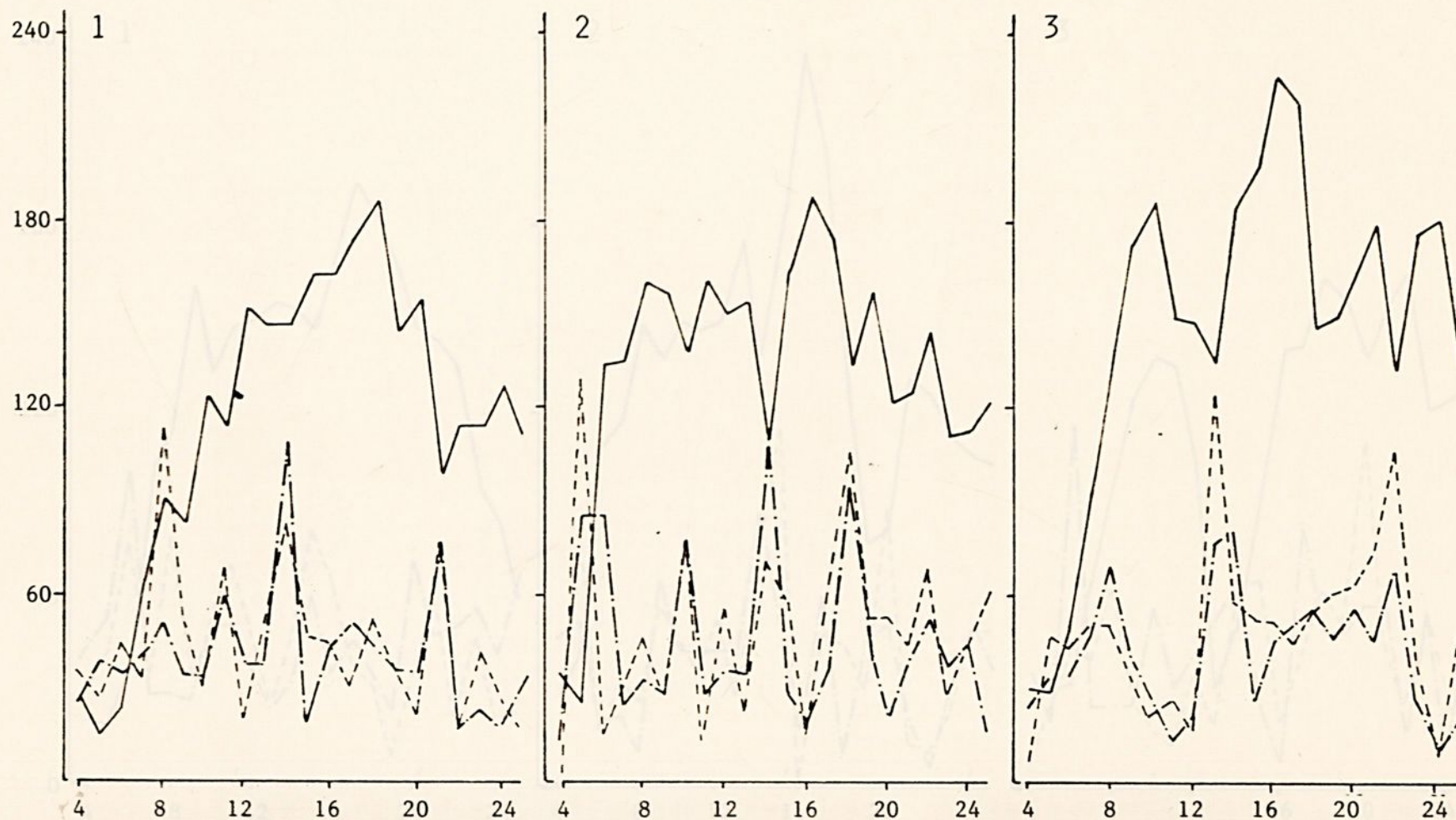


Figura 4. Números (ordenada) de fêmeas adultas (—) e de fêmeas (-----) e machos (-.-.-) jovens das 3 réplicas das populações CJ. Abscissa: semanas.

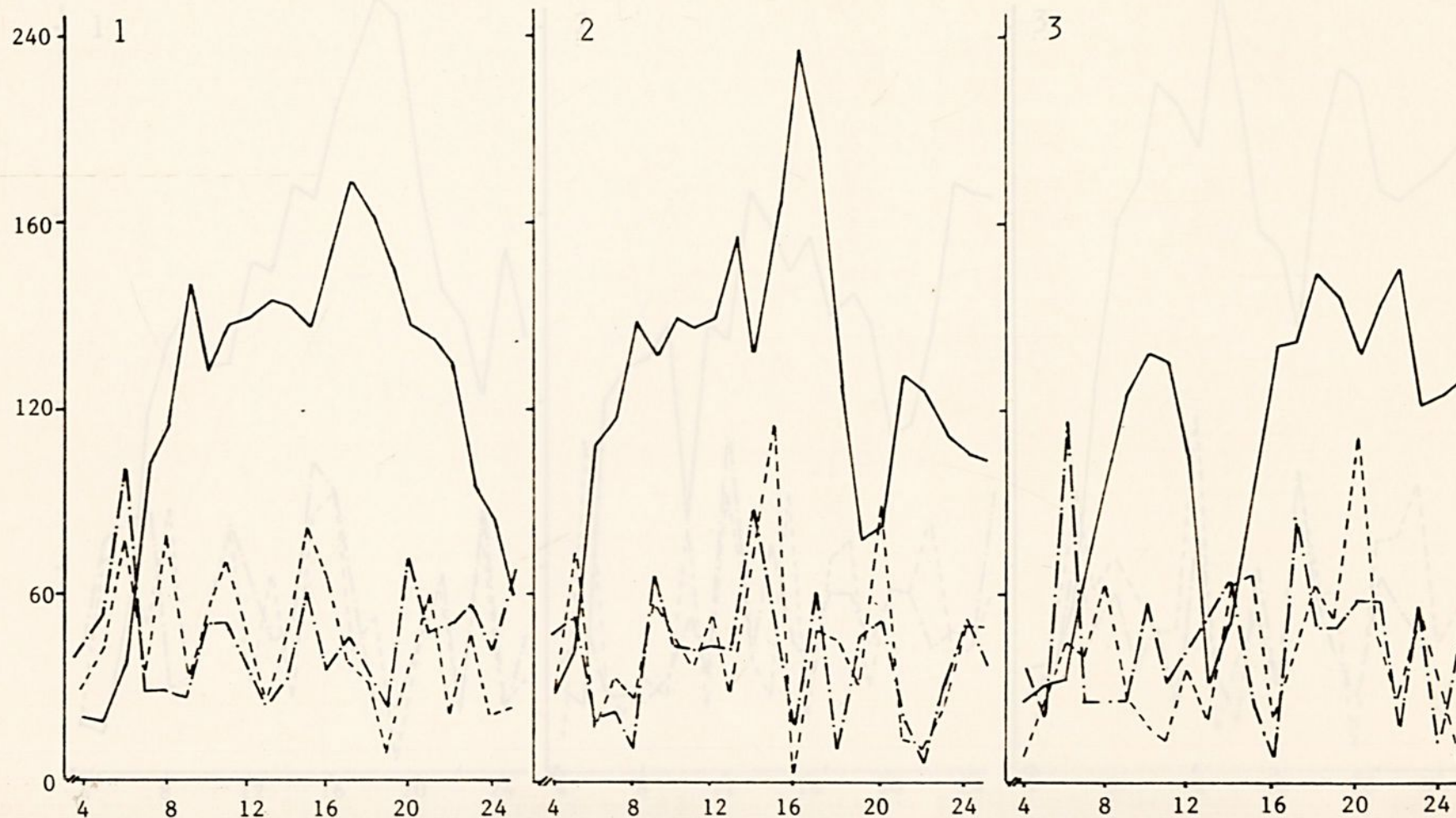


Figura 5. Números (ordenada) de fêmeas adultas (—) e de fêmeas (----) e machos (-.-.-) jovens das 3 réplicas das populações CR. Abscissa: semanas.

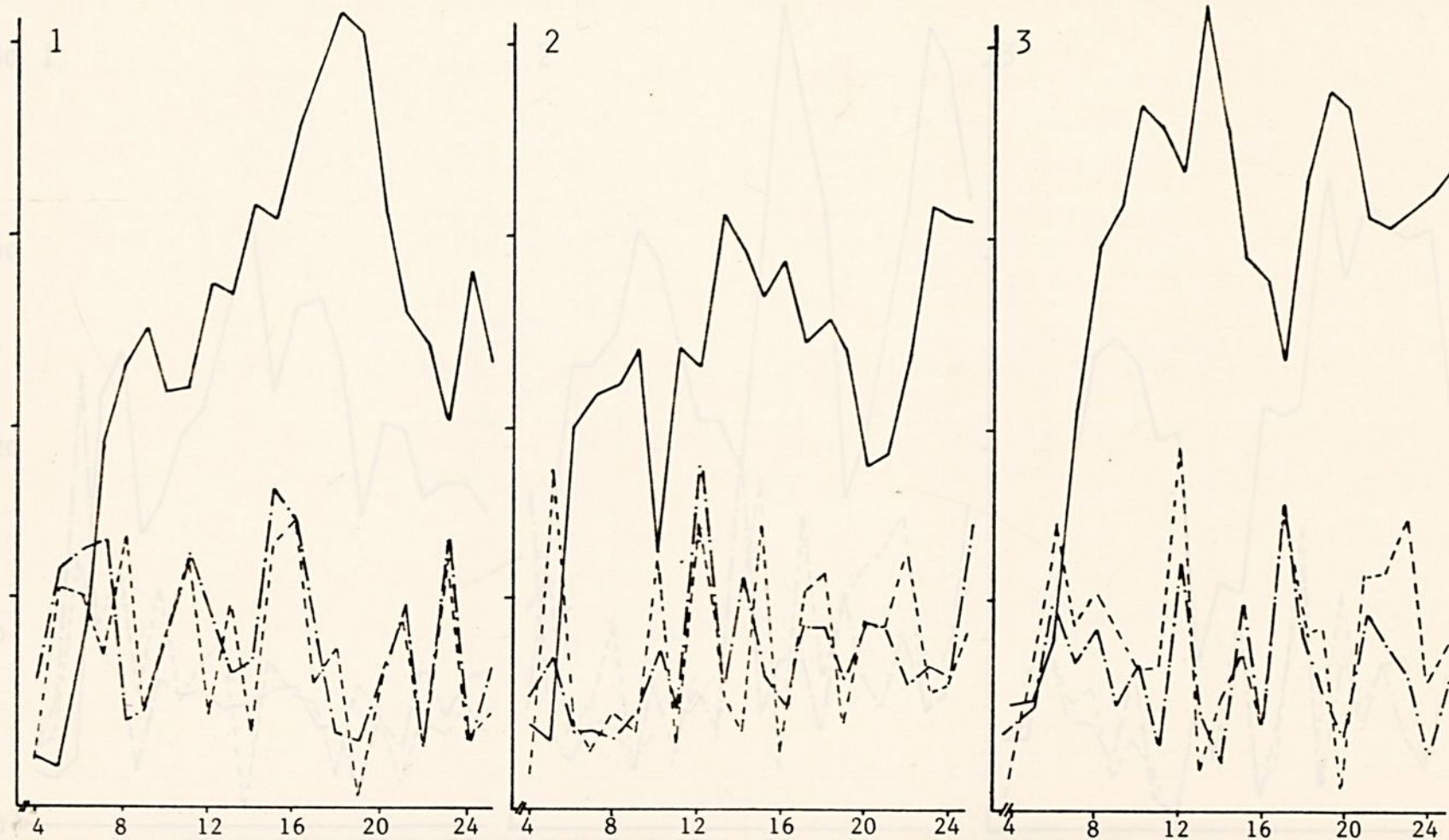


Figura 6. Números (ordenada) de fêmeas adultas (—) e de fêmeas (-----) e machos (-.-.-) jovens das 3 réplicas das populações JR. Abscissa: semanas.

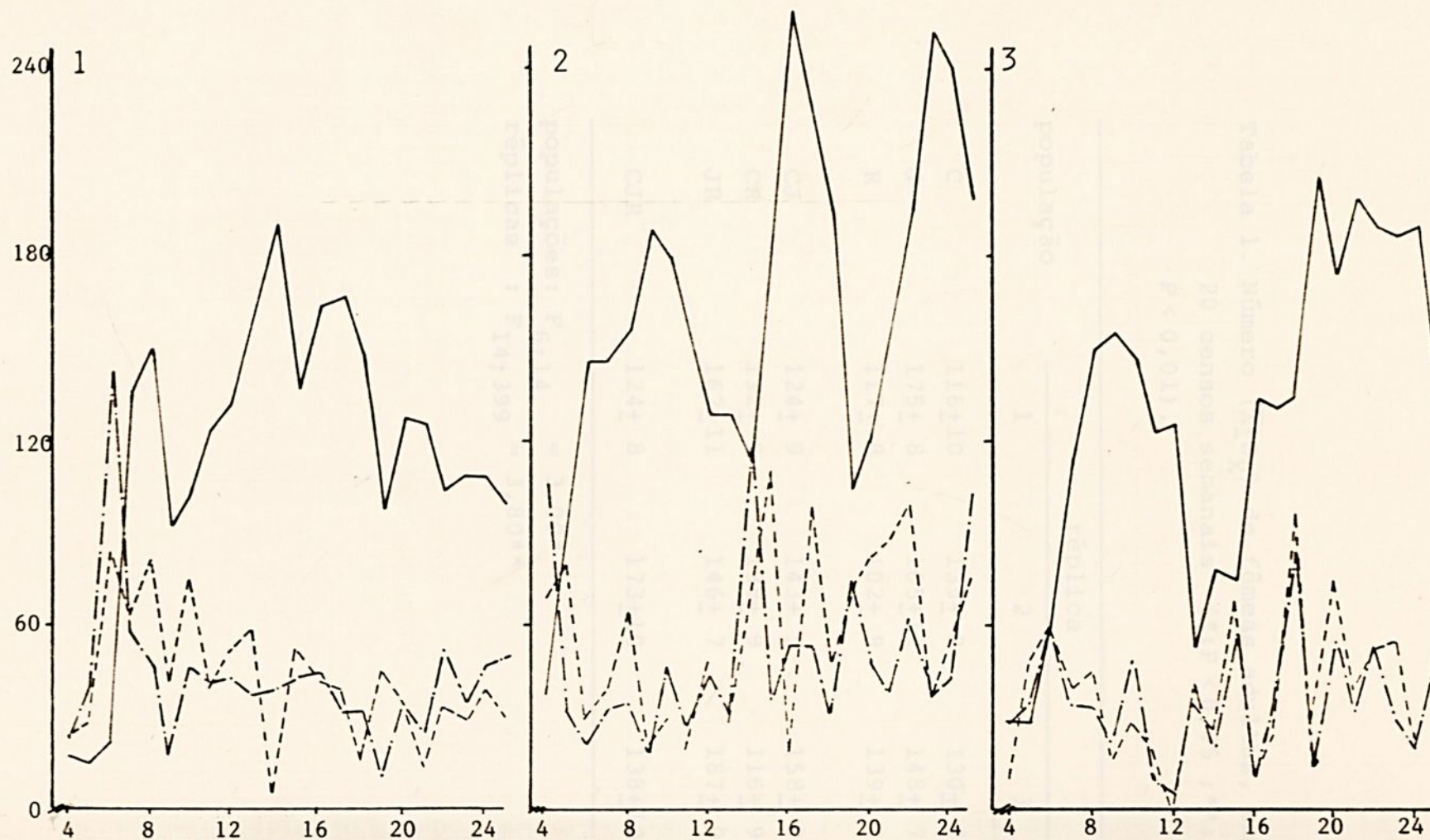


Figura 7. Números (ordenada) de fêmeas adultas (—) e de fêmeas (-----) e machos (-.-.-) jovens das 3 réplicas das populações CJR. Abscissa: semanas.

Tabela 1. Número ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$) de fêmeas adultas, em 20 censos semanais (*: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

população	réplica		
	1	2	3
C	116 $\pm$ 10	135 $\pm$ 8	130 $\pm$ 8
J	175 $\pm$ 8	165 $\pm$ 11	148 $\pm$ 7
R	117 $\pm$ 8	102 $\pm$ 9	139 $\pm$ 9
CJ	124 $\pm$ 9	143 $\pm$ 5	158 $\pm$ 9
CR	132 $\pm$ 9	138 $\pm$ 9	116 $\pm$ 9
JR	162 $\pm$ 11	146 $\pm$ 7	187 $\pm$ 9
CJR	124 $\pm$ 8	173 $\pm$ 10	138 $\pm$ 10

populações: $F_{6;14} = 3,09^*$

réplicas : $F_{14;399} = 3,80^{**}$

Tabela 2. Número ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$) de machos adultos, em 22 censos semanais.

população	réplica		
	1	2	3
C	4,8 $\pm$ 1,4	3,3 $\pm$ 1,4	3,3 $\pm$ 1,2
J	2,4 $\pm$ 0,5	5,4 $\pm$ 1,6	3,6 $\pm$ 1,6
R	2,1 $\pm$ 0,8	4,8 $\pm$ 1,6	3,4 $\pm$ 2,1
CJ	1,3 $\pm$ 0,7	4,5 $\pm$ 1,8	3,5 $\pm$ 1,3
CR	4,6 $\pm$ 1,3	3,9 $\pm$ 1,4	5,6 $\pm$ 2,2
JR	3,3 $\pm$ 1,2	4,0 $\pm$ 1,6	3,9 $\pm$ 1,1
CJR	2,5 $\pm$ 0,9	2,8 $\pm$ 1,0	4,8 $\pm$ 1,6

populações: $F_{6;14} = 0,54$

réplicas : $F_{14,441} = 0,73$

Tabela 3. Número ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$) de fêmeas e machos jovens, em 20 censos semanais (**: $P < 0,01$).

população	réplica 1		réplica 2		réplica 3	
	fêmeas	machos	fêmeas	machos	fêmeas	machos
C	40 $\pm$ 5	40 $\pm$ 6	46 $\pm$ 4	42 $\pm$ 4	49 $\pm$ 6	45 $\pm$ 5
J	53 $\pm$ 5	55 $\pm$ 5	60 $\pm$ 8	48 $\pm$ 5	44 $\pm$ 5	47 $\pm$ 4
R	46 $\pm$ 4	53 $\pm$ 5	47 $\pm$ 8	54 $\pm$ 7	53 $\pm$ 6	59 $\pm$ 6
CJ	46 $\pm$ 6	41 $\pm$ 5	48 $\pm$ 5	42 $\pm$ 6	52 $\pm$ 6	44 $\pm$ 5
CR	46 $\pm$ 5	46 $\pm$ 4	43 $\pm$ 6	39 $\pm$ 5	43 $\pm$ 5	47 $\pm$ 6
JR	50 $\pm$ 6	53 $\pm$ 6	48 $\pm$ 6	48 $\pm$ 5	58 $\pm$ 6	46 $\pm$ 5
CJR	43 $\pm$ 5	44 $\pm$ 6	56 $\pm$ 6	45 $\pm$ 6	40 $\pm$ 5	36 $\pm$ 4

populações: F $\frac{6;14}{14;399} = 1,08$ fêmeas machos
 réplicas : F $\frac{14;399}{14;378} = 0,94$ 6,74** 0,46



Tabela 4. Mortalidade ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$, em %) de fêmeas (20 censos semanais) e de machos (22 censos semanais).

população	réplica - fêmeas			réplica - machos		
	1	2	3	1	2	3
C	21 $\pm$ 5	26 $\pm$ 5	25 $\pm$ 3	90 $\pm$ 3	96 $\pm$ 2	95 $\pm$ 1
J	23 $\pm$ 2	22 $\pm$ 2	20 $\pm$ 2	95 $\pm$ 1	90 $\pm$ 3	95 $\pm$ 3
R	25 $\pm$ 3	28 $\pm$ 4	27 $\pm$ 3	97 $\pm$ 1	93 $\pm$ 3	98 $\pm$ 1
CJ	27 $\pm$ 5	26 $\pm$ 3	21 $\pm$ 3	97 $\pm$ 2	94 $\pm$ 2	95 $\pm$ 2
CR	25 $\pm$ 2	23 $\pm$ 3	23 $\pm$ 4	92 $\pm$ 2	93 $\pm$ 2	94 $\pm$ 2
JR	21 $\pm$ 2	22 $\pm$ 3	20 $\pm$ 2	93 $\pm$ 2	94 $\pm$ 2	94 $\pm$ 2
CJR	25 $\pm$ 3	23 $\pm$ 3	20 $\pm$ 3	95 $\pm$ 2	96 $\pm$ 2	94 $\pm$ 2

	fêmeas	machos
populações: $F_{6;14}$	= 2,48	1,05
réplicas : $F_{14;378}$	= 0,51	0,79

Tabela 5. Razão de sexo ($RS=100F/M$; $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$) das moscas jovens, em 20 censos semanais.

população	réplica		
	1	2	3
C	115 $\pm$ 13	125 $\pm$ 18	141 $\pm$ 28
J	103 $\pm$ 14	131 $\pm$ 14	100 $\pm$ 8
R	100 $\pm$ 14	132 $\pm$ 35	102 $\pm$ 15
CJ	113 $\pm$ 13	129 $\pm$ 16	124 $\pm$ 11
CR	107 $\pm$ 12	130 $\pm$ 22	121 $\pm$ 19
JR	101 $\pm$ 15	104 $\pm$ 10	132 $\pm$ 12
CJR	117 $\pm$ 19	130 $\pm$ 15	112 $\pm$ 12

populações: $F_{6;14} = 0,57$

réplicas : $F_{14;399} = 0,72$

Tabela 7. Análises de correlação entre número de moscas (N), mortalidade (M) e produtividade (P), das 21 populações (t para significância de r; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

variáveis	r	t
N fêmeas adultas x N machos adultos	-0,112	0,49
N fêmeas jovens x N machos jovens	0,451	2,20*
N fêmeas adultas x M fêmeas	-0,548	2,86**
N fêmeas adultas x P 100 fêmeas, de fêmeas	-0,670	3,93**
N fêmeas adultas x P 100 fêmeas, de machos	-0,721	4,53**
M fêmeas x P 100 fêmeas, de fêmeas	0,747	4,90**
M fêmeas x P 100 fêmeas, de machos	0,607	3,33**

Figura 3. Correlações entre números de fêmeas (abscissa) e de machos (ordenada), das 21 populações (O=C, □=J, △=B, ●=CJ, ■=CR, ▲=JR e ○=CJR).

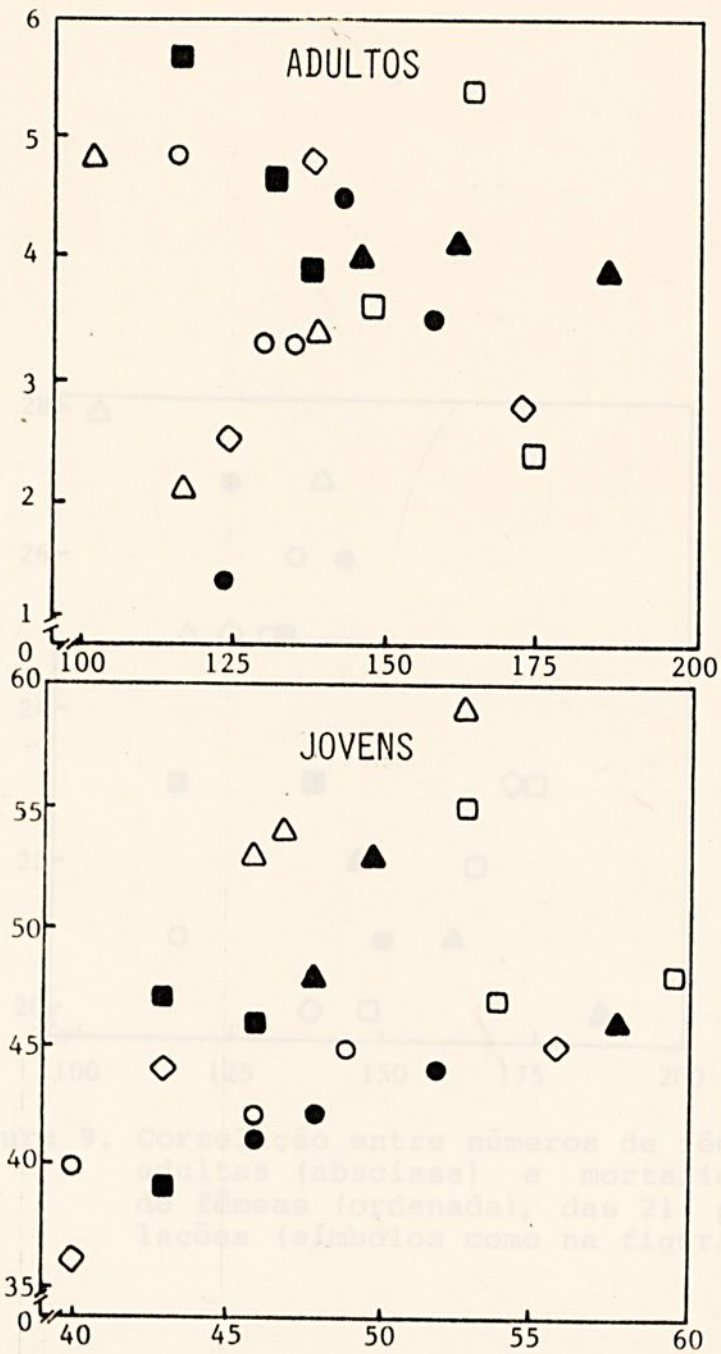


Figura 8. Correlações entre números de fêmeas (abs cissa) e de machos (ordenada), das 21 pō pulações (○=C, □=J, △=R, ●=CJ, ■= CR, ▲= JR e ◇= CJR).

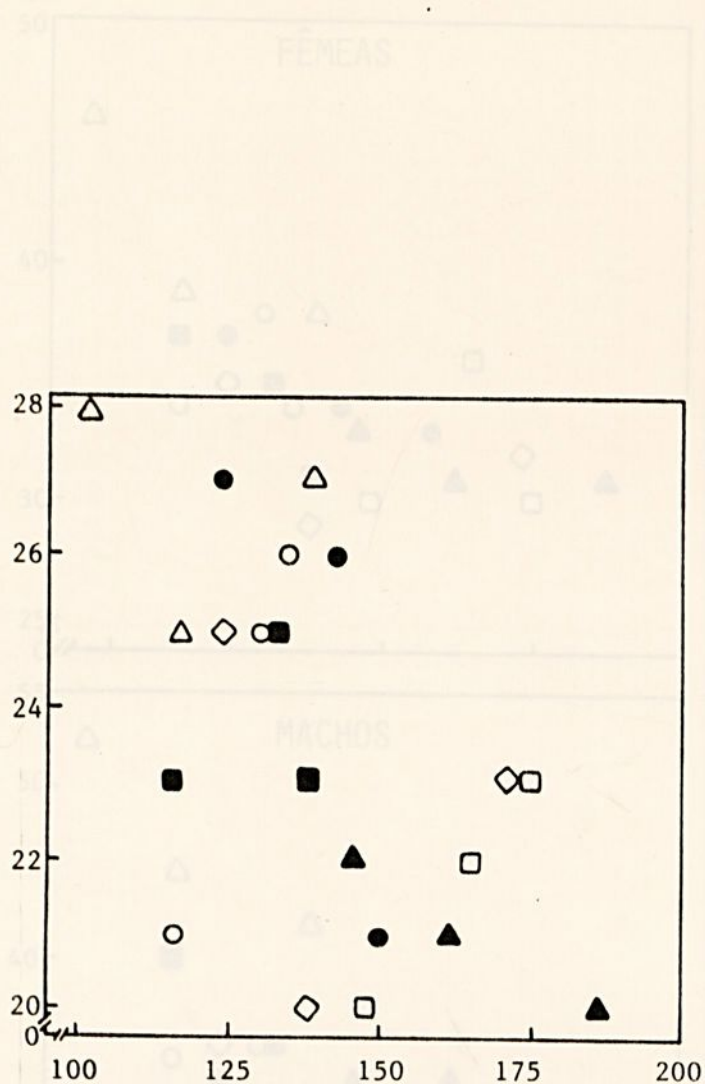


Figura 9. Correlação entre números de fêmeas adultas (abscissa) e mortalidade de fêmeas (ordenada), das 21 populações (símbolos como na figura 8).

Figura 10. Correlações entre números de fêmeas adultas (abscissa) e produtividade por 100 fêmeas (ordenada), das 21 populações (símbolos, como na figura 8).

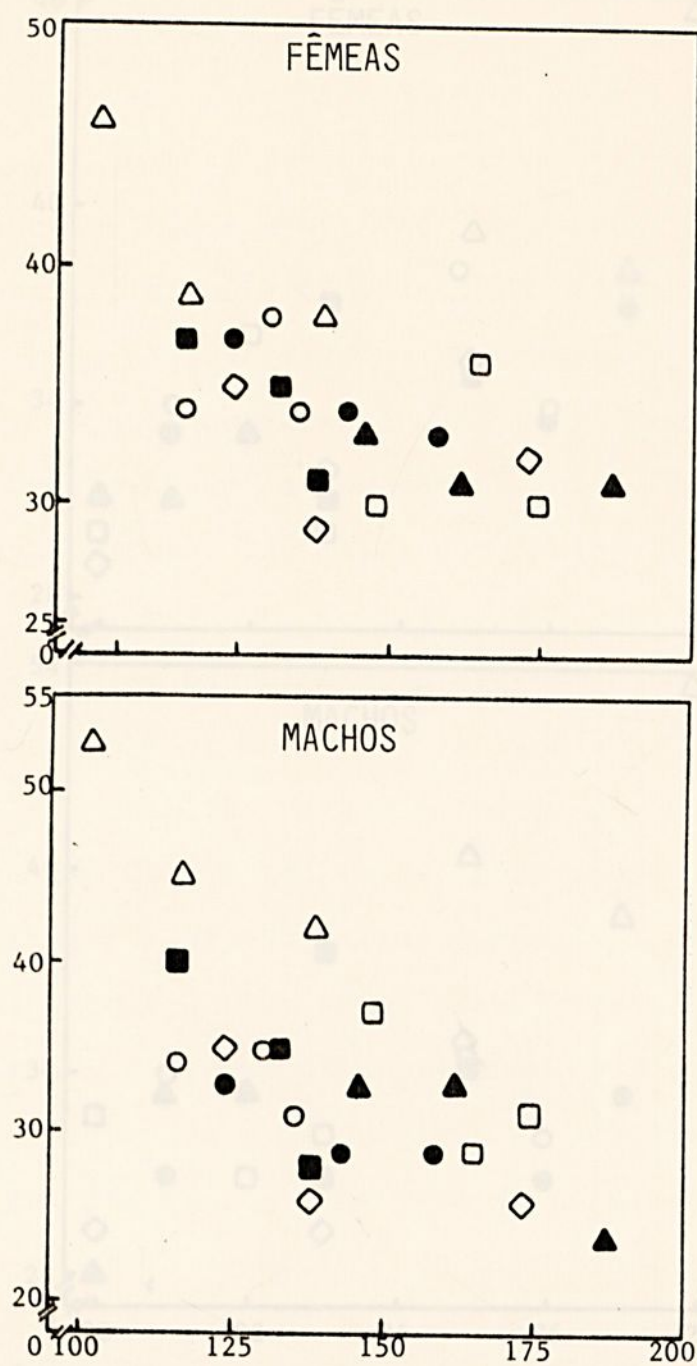


Figura 10. Correlações entre números de fêmeas adultas (abscissa) e produtividade por 100 fêmeas (ordenada), das 21 populações (símbolos, como na figura 8).

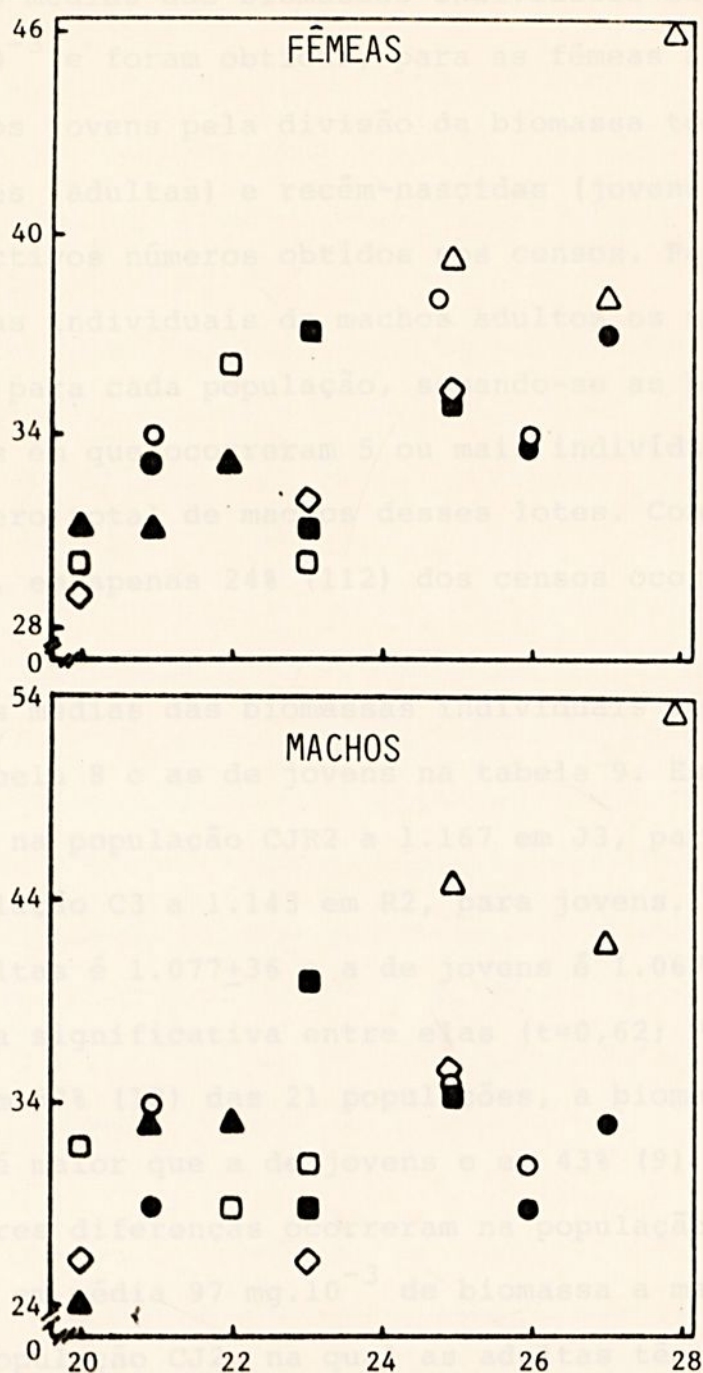


Figura 11. Correlações entre mortalidade de fêmeas (abscissa) e produtividade por 100 fêmeas (ordenada), das 21 populações (símbolos como na figura 8).

III.2. Biomassa

As médias das biomassas individuais das moscas são da das em $\text{mg} \cdot 10^{-3}$ e foram obtidas, para as fêmeas adultas e jovens e para machos jovens pela divisão da biomassa total de moscas sobreviventes (adultas) e recém-nascidas (jovens), na semana, pelos respectivos números obtidos nos censos. Para a obtenção das biomassas individuais de machos adultos os números foram calculados, para cada população, somando-se as biomassas de todos os lotes em que ocorreram 5 ou mais indivíduos e dividindo-se pelo número total de machos desses lotes. Como mencionado anteriormente, em apenas 24% (112) dos censos ocorreram 5 ou mais machos.

As médias das biomassas individuais de fêmeas adultas estão na tabela 8 e as de jovens na tabela 9. Essas médias variam de 996 na população CJR2 a 1.167 em J3, para adultas e de 960 na população C3 a 1.143 em R2, para jovens. A média das médias de adultas é 1.077 ± 36 e a de jovens é 1.067 ± 46 , não havendo diferença significativa entre elas ($t=0,62$; $P > 0,05$).

Em 57% (12) das 21 populações, a biomassa individual de adultas é maior que a de jovens e em 43% (9) ocorreu o inverso. As maiores diferenças ocorreram na população C2, na qual as adultas têm em média $97 \text{ mg} \cdot 10^{-3}$ de biomassa a mais que as jovens e na população CJ2, na qual as adultas têm em média $48 \text{ mg} \cdot 10^{-3}$ a menos que as jovens.

Nas tabelas 10, de adultos, e 11, de jovens, estão as biomassas individuais de machos que variam, para os adultos, de 574 na população CJR1 a 810 em CJ1, e para os jovens de 608 na população C2 e 676 em R2. A média das médias das biomassas individuais dos machos jovens é 633 ± 19 e a de adultos é 690 ± 55 , com

diferença significativa entre elas ($t=4,14$; $P < 0,01$).

Em 76% (16) das 21 populações os adultos apresentam biomassa maior que a de jovens e em 24% (5) os jovens apresentam biomassa maior. As maiores diferenças ocorreram na população CJ1, em que a biomassa dos adultos é $138\text{mg} \cdot 10^{-3}$ maior que a dos jovens e na população CJR2, na qual ocorreu o inverso com uma diferença de $63 \text{mg} \cdot 10^{-3}$.

Para uma comparação entre as biomassas individuais de adultos e jovens, fêmeas e machos, foram calculadas biomassas individuais relativas (100 jovens/adultos). Os valores obtidos estão na tabela 12. Os números, próximos de 100, indicam que não há variações acentuadas entre as biomassas de jovens e adultos, sugerindo que os jovens, dos dois sexos, são biologicamente adultos, isto é, quando introduzidos na população já apresentam o tamanho de adultos. A análise de variância para fêmeas mostra que há diferença entre réplicas ($F=4,86$; $P < 0,05$), mas não entre populações; para machos não há diferenças entre réplicas, mas sim entre populações ($F=4,58$; $P < 0,05$). Há também diferença significativa entre as médias das médias das biomassas relativas de fêmeas ($99,2 \pm 0,8$) e machos ($94,2 \pm 1,8$) ($t=2,58$; $P < 0,05$).

A tabela 13 contém as biomassas individuais relativas (100 machos/fêmeas) de adultos e jovens. Em geral as fêmeas, tanto as adultas como as jovens possuem cerca de 35% a 40% mais biomassa que os machos. Para as 21 populações, as médias das médias das biomassas relativas de machos e fêmeas são, para os adultos $62,8 \pm 1,1$ e para os jovens $59,6 \pm 0,6$. A diferença entre elas não é significativas, o que indica que a relação de tamanho entre os sexos é semelhante entre adultos e jovens ($t=1,41$; $P > 0,05$).



Índices de dimorfismo sexual calculados pela fórmula proposta por Storer, (1966, cf. Temeles, 1985) estão na tabela 14. Os valores desses índices variam nos adultos de 10,66 na população CJ1 a 19,89 em CJR3. Para os jovens a variação é de 14,55 na população C3 a 20,36 em JR2. Os resultados da análise de variância indicam homogeneidade dos valores dos índices, de réplicas e de populações, para jovens e adultos.

Foi constatada durante os censos uma variação muito grande nos tamanhos de fêmeas e machos, tanto jovens como adultos. Essa variação não foi quantificada porque as moscas não foram pesadas individualmente.

As biomassas individuais dos dois sexos, de adultos e jovens, foram correlacionadas das formas possíveis. Os resultados dessas correlações e também da correlação entre índices de dimorfismo sexual, de jovens e adultos, estão na tabela 15 e ilustrados graficamente nas figuras 12 e 14.

A correlação entre biomassas individuais de fêmeas e machos adultos é positiva e embora baixa, significativa, com $r = 0,439$ ($t = 2,13$; $P < 0,05$). Não há correlação entre biomassa de fêmeas e machos jovens, com $r = 0,369$ ($t = 1,73$; $P > 0,05$). Ambas as correlações estão ilustradas na figura 12 e, quando comparadas, pode-se constatar que não há correspondência, para as mesmas populações, nos dois gráficos. Nem sempre a jovens com maior biomassa correspondem adultos também com maior biomassa.

Quando se correlaciona as biomassas de jovens e adultos (figura 11), observa-se para as fêmeas correlação positiva e significativa com $r = 0,546$ ($t = 2,84$; $P < 0,05$), indicando que as biomassas de jovens influem nas de adultas. O mesmo não acontece com as biomassas de machos. Como poucos machos sobreviveram a uma semana, isto pode indicar que a seleção atuou sobre

eles independente da biomassa, isto é, os machos sobreviventes não foram necessariamente os de maiores ou menores biomassas. A não correspondência dos pontos entre as correlações das biomassas de fêmeas e machos jovens e fêmeas e machos adultos, citada acima, pode ser devida a não-correlação entre biomassas de machos adultos e jovens.

Não há correlação entre índices de dimorfismo sexual de jovens e adultos, possivelmente porque, como foi mencionado, ocorreu uma grande variação de tamanho entre as moscas dos dois sexos em todos os tipos de populações.

CJ	1116 $\pm$ 17	1055 $\pm$ 27	1072 $\pm$ 16
CH	1037 $\pm$ 18	1066 $\pm$ 17	1109 $\pm$ 40
JR	1088 $\pm$ 20	1101 $\pm$ 27	1042 $\pm$ 28
CJH	1090 $\pm$ 15	996 $\pm$ 17	1152 $\pm$ 26

populações: $F_{6,14} = 0,05$
 réplicas: $F_{14,199} = 4,02^{**}$

Tabela 8. Biomassa individual ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ em $\text{mg} \cdot 10^{-3}$) de fêmeas adultas das 21 populações, em 20 censos semanais (**P < 0,01).

população	réplica		
	1	2	3
C	1086 $\pm$ 22	1078 $\pm$ 20	1057 $\pm$ 14
J	1045 $\pm$ 20	1053 $\pm$ 27	1167 $\pm$ 39
R	1094 $\pm$ 22	1110 $\pm$ 38	1015 $\pm$ 17
CJ	1116 $\pm$ 17	1055 $\pm$ 27	1072 $\pm$ 16
CR	1037 $\pm$ 18	1066 $\pm$ 17	1109 $\pm$ 40
JR	1088 $\pm$ 20	1101 $\pm$ 27	1042 $\pm$ 28
CJR	1090 $\pm$ 15	996 $\pm$ 17	1152 $\pm$ 26

populações: $F_{6;14} = 0,05$

réplicas : $F_{14;399} = 4,02^{**}$

populações: $F_{6;14} = 0,91$

réplicas : $F_{14;399} = 0,89$

Tabela 9. Biomassa individual ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$, em $\text{mg} \cdot 10^{-3}$) de fêmeas jovens em 20 censos semanais.

população	réplica		
	1	2	3
C	1071 $\pm$ 52	1008 $\pm$ 42	960 $\pm$ 47
J	1085 $\pm$ 50	1031 $\pm$ 54	1069 $\pm$ 51
R	1104 $\pm$ 37	1143 $\pm$ 70	1012 $\pm$ 32
CJ	1083 $\pm$ 44	1103 $\pm$ 69	1051 $\pm$ 44
CR	1082 $\pm$ 38	1067 $\pm$ 42	1078 $\pm$ 45
JR	1085 $\pm$ 28	1141 $\pm$ 64	1035 $\pm$ 52
CJR	1084 $\pm$ 54	1013 $\pm$ 42	1125 $\pm$ 51

populações: $F_{6;14} = 0,91$

réplicas : $F_{14;399} = 0,89$

Tabela 10. Biomassa individual ($\text{mg} \cdot 10^{-3}$) de machos adultos (N= número de machos).

população	réplica 1		réplica 2		réplica 3	
	N	BI	N	BI	N	BI
C	96	667	67	686	57	632
J	24	708	109	624	65	754
R	36	778	82	744	66	621
CJ	21	810	78	705	67	657
CR	84	690	71	648	116	698
JR	56	643	71	634	73	712
CJR	45	600	47	574	90	633

populações: $F_{6;12} = 1,99$

réplicas : $F_{2;12} = 2,57$

Tabela 11. Biomassa individual ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$, em $\text{mg} \cdot 10^{-3}$) de machos jovens, em 20 censos semanais.

população	réplica		
	1	2	3
C	617 $\pm$ 18	608 $\pm$ 16	620 $\pm$ 19
J	633 $\pm$ 28	640 $\pm$ 25	643 $\pm$ 22
R	647 $\pm$ 21	676 $\pm$ 28	629 $\pm$ 14
CJ	662 $\pm$ 18	610 $\pm$ 28	635 $\pm$ 22
CR	656 $\pm$ 24	640 $\pm$ 27	613 $\pm$ 28
JR	619 $\pm$ 15	618 $\pm$ 29	618 $\pm$ 23
CJR	654 $\pm$ 24	637 $\pm$ 24	644 $\pm$ 23

populações: $F_{6;14} = 2,07$

réplicas : $F_{14;399} = 0,48$

réplicas : $F_{2;12} = 4,86^*$

Tabela 12. Biomassa individual relativa (100 jovens/adultos) de fêmeas e machos (*: $P < 0,05$).

população	réplica-fêmeas			réplica-machos		
	1	2	3	1	2	3
C	99	94	91	92	89	98
J	104	98	92	90	102	85
R	101	103	100	83	91	101
CJ	97	104	98	82	86	96
CR	104	100	97	95	99	88
JR	100	104	99	96	97	87
CJR	99	102	98	109	111	102

	fêmeas	machos
populações: $F_{6;12}$	$= 1,85$	$4,58^*$
réplicas : $F_{2;12}$	$= 4,86^*$	$0,59$

Tabela 13. Biomassa individual relativa (100 machos/fêmeas) de adultos e jovens.

população	réplica-adultos			réplica-jovens		
	1	2	3	1	2	3
C	61	64	60	58	60	64
J	68	59	65	59	62	60
R	71	67	61	59	59	62
CJ	72	67	61	64	55	60
CR	66	61	63	61	60	57
JR	59	58	68	57	54	60
CJR	55	58	55	60	63	57

	adultos	jovens
populações: $F_{6;12}$	= 2,45	0,48
réplicas : $F_{2;12}$	= 1,03	0,20

Tabela 14. Índices de dimorfismo sexual de adultos e jovens.

população	réplica 1		réplica 2		réplica 3	
	adultos	jovens	adultos	jovens	adultos	jovens
C	16,21	18,32	15,03	16,80	17,10	14,55
J	12,95	17,65	17,39	15,86	14,53	17,63
R	11,36	17,77	13,32	17,46	16,33	15,82
CJ	10,66	16,38	13,42	19,68	16,29	16,76
CR	13,54	16,64	14,25	16,99	15,39	18,77
JR	17,49	18,70	18,09	20,36	12,66	17,14
CJR	19,83	16,80	18,31	15,43	19,89	18,54

	adultos	jovens
populações: $F_{6;12}$	= 2,74	0,60
réplicas : $F_{2;12}$	= 0,90	0,20



Tabela 15. Análises de correlação entre biomassa individual (BI) e índice de dimorfismo sexual (IDS) (t para significância de r; *: $P < 0,05$).

variáveis	r	t
BI fêmeas adultas x BI machos adultos	0,439	2,13*
BI fêmeas jovens x BI machos jovens	0,369	1,73
BI fêmeas adultas x BI fêmeas jovens	0,546	2,84*
BI machos adultos x BI machos jovens	0,293	1,34
IDS adultos x IDS jovens	0,015	0,06

Figura 12. Correlações entre biomassas individuais de fêmeas (abscissa) e machos (ordenada), das 21 populações (as mesmas bolhas como na Figura 8).

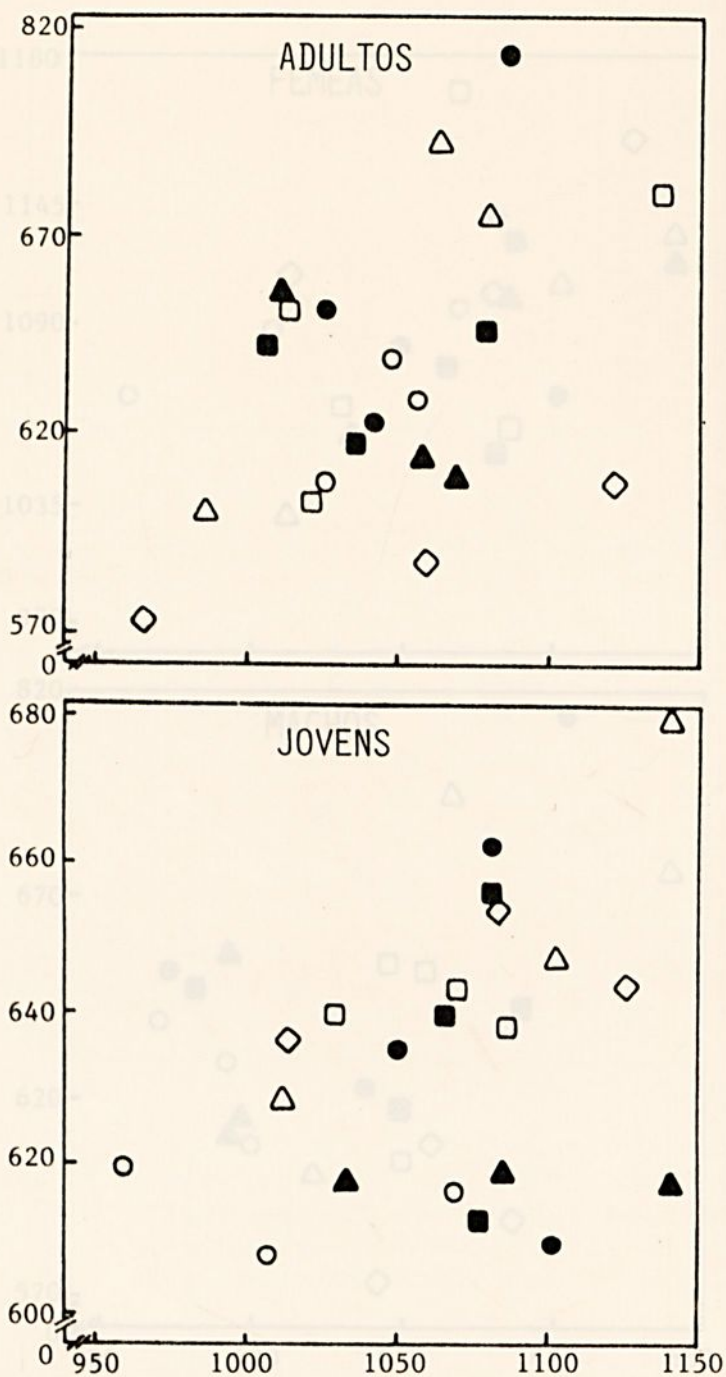


Figura 12. Correlações entre biomassas individuais de fêmeas (abscissa) e machos (ordenada), das 21 populações (símbolos com na figura 8).

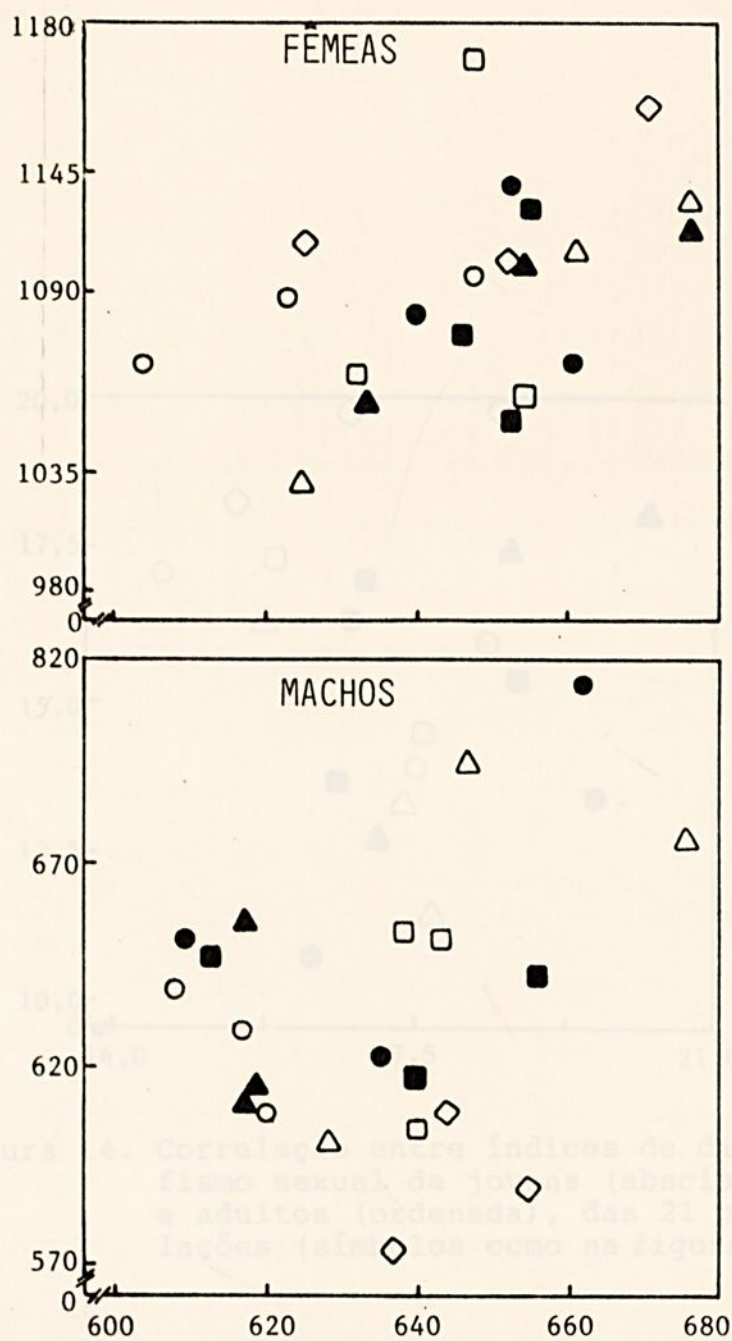


Figura 13. Correlações entre biomassas individuais de jovens (abscissa) e adultos (ordenada), das 21 populações (símbolos como na figura 8).

III.3. Mortalidade e Inseminação

Tendo em vista a importância da mortalidade e da inseminação, foram realizadas observações complementares que puderam esclarecer essas relações. Os resultados são apresentados nas tabelas 16 e 17 e referem-se:

a) a mortalidade dos machos, após a inseminação e

b) a mortalidade das fêmeas, após a inseminação e

c) a mortalidade dos filhotes, após a inseminação e

d) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

e) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

f) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

g) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

h) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

i) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

j) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

k) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

l) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

m) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

n) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

o) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

p) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

q) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

r) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

s) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

t) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

u) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

v) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

w) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

x) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

y) a mortalidade dos jovens, após a inseminação e

z) a mortalidade dos adultos, após a inseminação e

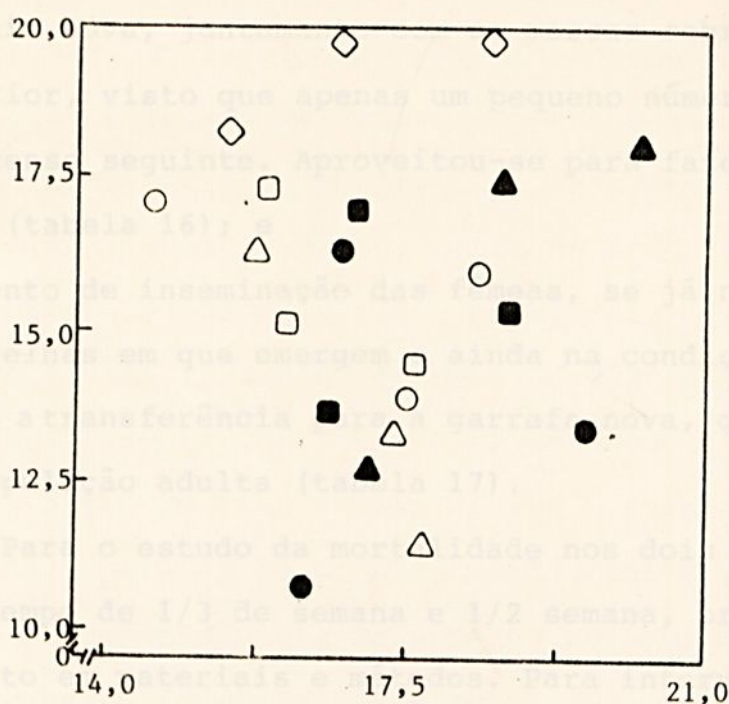


Figura 14. Correlação entre índices de dimorfismo sexual de jovens (abscissa) e adultos (ordenada), das 21 populações (símbolos como na figura 8).

III.3. Mortalidade e Inseminação

Tendo em vista a elevada mortalidade dos machos, constatada logo nos primeiros censos das populações, foram programadas observações complementares que pudessem esclarecer esse fato e outros a ele relacionados. Os resultados dessas observações, descritas em material e métodos, estão apresentados nas tabelas 16 e 17 e referem-se:

- a) à mortalidade dos machos, após a sua transferência para a garrafa mais nova, juntamente com as moscas sobreviventes da semana anterior, visto que apenas um pequeno número deles sobrevivia ao censo seguinte. Aproveitou-se para fazer o mesmo para as fêmeas (tabela 16); e
- b) ao momento de inseminação das fêmeas, se já nas 4 garrafas mais velhas em que emergem e ainda na condição de jovens, ou se após a transferência para a garrafa nova, quando acrescentadas à população adulta (tabela 17).

Para o estudo da mortalidade nos dois sexos, em intervalos de tempo de 1/3 de semana e 1/2 semana, procedeu-se como foi descrito em materiais e métodos. Para intervalos de tempo de uma semana as taxas são as médias das médias das 21 populações, contidas na tabela 4 (tabela 16).

As médias de porcentagem de mortalidade de fêmeas variam relativamente pouco nos três intervalos de tempo entre observações, com diferença não significativa para as médias obtidas para 1/3 e 1/2 semana ($t=0,73$; $P > 0,05$). Para os machos essas mesmas médias, de 12% e 27%, diferem significativamente ($t=3,52$; $P < 0,01$). Enquanto que a mortalidade de fêmeas em intervalos de uma semana (23,5%) é menos que o dobro da observada em intervalos de 1/3 de semana (13,5%) e 1/2 semana (15,1%), para

os machos, em relação à mortalidade em 1/3 de semana (12,0%), aquela encontrada em intervalos de 1/2 semana é mais que o do bro (26,6%) e a de uma semana é cerca de 8 vezes maior (94,3%).

Quando se compara os percentuais de mortalidade entre fêmeas e machos nos diferentes intervalos de tempo, encontra-se diferença não significativa apenas para 1/3 de semana, indicando que fêmeas e machos, neste intervalo de tempo, apresentam mortalidades semelhantes. Há diferenças significativas entre os sexos com intervalo de 1/2 semana ($t = 3,20$; $P < 0,01$) e uma se mana ($t = 99,73$; $P < 0,01$). Com essas observações, podemos con cluir que a mortalidade de fêmeas aumenta pouco em intervalos de tempo maiores entre as observações, enquanto que nos machos essa mortalidade aumenta muito, passando de pouco mais de 10% em 1/3 de semana e quase 100% em uma semana.

A tabela 17 contém as frequências de fêmeas inseminadas adultas, e jovens com 7 e 2 dias de exposição aos machos. As frequências entre adultas variam de 62% para fêmeas de populações R a 92% para as de populações CJ. Entre as fêmeas jovens, com 7 dias de exposição aos machos, os percentuais de inseminação menor e maior foram respectivamente 53% para fêmeas de populações JR e 80% para as de populações J e CJ; com 2 dias de exposição esses percentuais foram 18% para fêmeas de populações C e 68% para as de populações CJ. Pode-se notar que os percentuais de fêmeas inseminadas aumentam com o tempo de exposição aos machos em todas as populações, com exceção das populações R, para as quais a frequência de fêmeas com 7 dias de exposição aos machos (75%) é maior que a das adultas (62%). De fato, quando são comparadas as distribuições das frequências de fêmeas inseminadas e não-inseminadas, adultas e jovens com 7 e 2 dias de exposição aos machos, de cada tipo de população, to



dos os valores de X^2 são significativos ao nível de 1%, exceto para fêmeas de populações R.

Esses dados mostram que nas garrafas em que as moscas emergem podem ocorrer acasalamentos entre irmãos. Nas garrafas novas, em que moscas jovens são acrescentadas às adultas sobreviventes, restam cerca de 10% a 40% de fêmeas que podem ser inseminadas pelos machos acrescentados ou pelos sobreviventes, os quais também podem inseminar fêmeas jovens. Portanto, o sistema de acasalamentos nas populações é bastante complexo.

Comparadas as frequências de fêmeas inseminadas e não-inseminadas, os valores de X^2 são significativos apenas para fêmeas adultas ($X^2 = 50,51$; $P < 0,01$) e para as jovens com 2 dias de exposição aos machos ($X^2 = 12,69$; $P < 0,05$).

Para as populações de uma única linhagem (C, J e R), há diferenças significativas entre as frequências de fêmeas inseminadas adultas ($X^2 = 20,13$; $P < 0,01$) e jovens com 2 dias de exposição aos machos ($X^2 = 6,29$; $P < 0,05$), mas não para 7 dias de exposição ($X^2 = 2,37$; $P > 0,05$). Entre as fêmeas das populações de duas linhagens (CJ, CR e JR) os três valores de X^2 não são significativos. A condição das fêmeas, inseminadas ou não, deve estar relacionada com o tempo de sobrevivência dos machos.

Tabela 16. Mortalidade ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$, em %) de fêmeas e de machos, com diferentes tempos entre observações (N= número de observações; t para diferença entre médias; **:P<0,01).

semana	N	fêmeas	machos	t
		$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	
1/3	21	13,5 $\pm$ 1,9	12,0 $\pm$ 1,9	0,55
1/2	14	15,1 $\pm$ 2,3	26,6 $\pm$ 2,7	3,21**
t		0,73	3,52**	
1	21	23,5 $\pm$ 0,6	94,3 $\pm$ 0,4	99,73**

IV. DISCUSSÃO

Tabela 17. Frequências de fêmeas inseminadas adultas e jovens com 7 e 2 dias de exposição a machos (N= números de fêmeas; χ^2 para homogeneidade de frequências; *:P < 0,05; **:P < 0,01).

população	adultas		jovens- 7 dias		jovens-2 dias		χ^2_2
	N	%	N	%	N	%	
C	80	80	40	65	17	18	31,82**
J	80	91	40	30	32	53	21,09**
R	79	62	36	75	18	50	3,56
χ^2_2		20,13**		2,37		6,29*	
CJ	80	92	10	80	31	68	11,08**
CR	80	90	40	55	40	40	35,72**
JR	80	90	34	76	40	50	23,62**
χ^2_2		0,40		5,41		4,70	
CJR	80	90	40	78	34	53	19,39**
Total	559	85	240	75	212	49	106,15**
χ^2_6		50,51**		12,69*		10,92	

IV. DISCUSSÃO

Para a compreensão da biologia de uma população é necessário um conhecimento da sua dinâmica e da biologia dos indivíduos que a constituem. Segundo Solomon (1980), o termo dinâmica de populações se aplica ao estudo das variações no número de indivíduos da população e dos fatores que influenciam essas variações. Igualmente inclui a investigação das taxas em que se verificam as perdas e reposições de indivíduos e de qualquer processo regulador que tenda a manter o tamanho da população em equilíbrio.

A dinâmica de populações pode ser estudada de forma teórica ou experimental, no campo ou no laboratório.

Os estudos teóricos, embora às vezes de difícil aplicação prática, tanto no campo como no laboratório, têm proporcionado estímulos importantes para o desenvolvimento do conhecimento da dinâmica de populações. Têm sido também uma valiosa fonte de hipóteses para serem testadas na prática, fornecendo pontos de partida para uma grande parcela de pesquisas.

Os estudos experimentais em laboratório são sempre uma aproximação da realidade da natureza. Mesmo não se sabendo até que ponto os conhecimentos obtidos dessa maneira podem ser aplicados às condições mais complexas do campo, esses estudos têm sido importantes para a compreensão da dinâmica de populações e possibilitam o surgimento de hipóteses que podem ser testadas no campo.

A compreensão da dinâmica de populações pode permitir a obtenção de resultados de interesse direto para o homem, tais como o controle de pragas, a criação de animais domésticos, a preservação da natureza, como também o controle de sua própria



espécie (Solomon, 1980).

A dinâmica de populações relaciona-se com o número de indivíduos, a produtividade, a mortalidade, a razão de sexo, enfim, com parâmetros populacionais de componentes do valor adaptativo e do estado-de-ser-adaptado.

Como os trabalhos sobre a biologia e genética de Megaselia scalaris são escassos, são limitadas as possibilidades de uma discussão ampla dos resultados obtidos em confronto com a literatura existente, que mesmo em pequeno número apresenta pontos discordantes. Parte das comparações foi feita com trabalhos sobre Drosophila. Embora se desenvolva bem em condições experimentais utilizadas para este organismo, as populações de M. scalaris apresentaram peculiaridades.

O tamanho e a produtividade das populações foram relativamente pequenos quando comparados com espécies de Drosophila em condições experimentais semelhantes. As médias do tamanho populacional de M. scalaris, representado apenas pelas fêmeas, variaram de 116 a 187 moscas, com diferenças significativas entre réplicas e entre populações (tabela 1). A produtividade total variou de 82 a 112, com diferença significativa dos números de machos nas populações (tabela 3). Em populações de D. willistoni, por exemplo, com um cromossomo II selvagem portador de efeito letal e em populações controle, Martins (1979) encontrou médias do tamanho populacional variando de 140 a 323 e da produtividade de 307 a 614 moscas. A diferença entre esses parâmetros das duas espécies é mais acentuada na produtividade. A menor produtividade de D. willistoni é quase 3 vezes maior que a maior produtividade de M. scalaris. Em outros experimentos com Drosophila essas diferenças são ainda maiores (e.g. Mourão e col. 1972; Corradi e Mourão, 1980, Tadei e Mourão, 1981).

Em Drosophila a biomassa das fêmeas é maior que a dos machos, como em M. scalaris, embora nesta as diferenças entre os dois sexos tenham sido maiores. Corradi (1979) encontrou para D. hydei biomassas individuais médias variando nas fêmeas de $2.320 \text{ mg} \cdot 10^{-3}$ a $2.900 \text{ mg} \cdot 10^{-3}$ e nos machos de $2.140 \text{ mg} \cdot 10^{-3}$ a $2.380 \text{ mg} \cdot 10^{-3}$. Em M. scalaris essas médias variaram, nas fêmeas de $996 \text{ mg} \cdot 10^{-3}$ a $1.167 \text{ mg} \cdot 10^{-3}$ e nos machos de $574 \text{ mg} \cdot 10^{-3}$ a $810 \text{ mg} \cdot 10^{-3}$. A biomassa individual das fêmeas desta espécie pode chegar ao dobro da dos machos, enquanto que em D. hydei as fêmeas são no máximo 30% maiores que os machos.

Para avaliação do dimorfismo sexual dos imagos, o índice de dimorfismo sexual foi calculado com as biomassas de jovens e adultos. Os índices variaram nos jovens de 14,55 a 20,36 e nos adultos de 10,66 a 19,89 (tabela 14). Os valores concordam com os de Carareto-Camargo e Mourão (1986) que obtiveram para largura e comprimento de pupas índices variando de 5,43 a 7,63 e de 5,40 a 7,50, respectivamente. As diferenças entre os índices de dimorfismo sexual de pupas e imagos são devidas às grandezas medidas. Uma pequena variação do comprimento ou da largura resulta em uma variação maior da biomassa.

A razão de sexo de M. scalaris foi de aproximadamente 1:1, não concordante com a encontrada por Benner e Ostermeyer (1980), de 1:1,19, com um excesso de machos na progênie, o que também foi observado por Semenza (1953, cf. Benner e Ostermeyer, 1980).

Embora com razão de sexo média de 1:1, a produtividade e a própria razão de sexo variaram muito em cada censo, com fêmeas e machos apresentando alguns picos de emergência em censos diferentes. Essas diferenças nos números de machos e fêmeas não foram tão acentuadas quanto as observadas por Benner e Ostermeyer (1980) que estudaram o desenvolvimento das moscas em 2 obser-



vações diárias, com os machos apresentando estágios larval e de pupas mais rápidos que os das fêmeas e diferenças de 4 dias entre os picos de emergência dos dois sexos. No presente trabalho, os censos foram realizados a cada 7 dias, tempo suficiente para que ocorressem os picos de emergência das fêmeas e dos machos.

Diferenças entre razões de sexo iniciais parecem não influir no estado-de-ser-adaptado de populações. Mourão e col. (1981) estimaram o estado-de-ser-adaptado pelo tamanho e produtividade de populações experimentais de D. melanogaster com cromossomos X subvitalis, normais e supervitalis. Para cada cromossomo foram iniciados 2 tipos de populações, com 25% e 75% de fêmeas. Apesar de razões de sexo iniciais diferentes, as populações de mesmo cromossomo não diferiram significativamente quanto ao estado-de-ser-adaptado.

Os dados de mortalidade de fêmeas e machos mostraram que a longevidade das fêmeas é acentuadamente maior que a dos machos e são consistentes com os de outros autores, mesmo em condições experimentais diferentes.

Patton (1922, cf. Benner e Ostermeyer, 1980), observando 7 casais, constatou que as fêmeas viveram em média 29 dias e os machos morreram todos até o 7º dia. Tumrasvin e col. (1977, cf. Benner e Ostermeyer) observaram uma longevidade média de 5,2 dias para fêmeas e 2,7 dias para machos.

Verifica-se com estes trabalhos que a mortalidade dos machos é precoce e isto pode explicar as discrepâncias nos resultados da razão de sexo citadas anteriormente. Como o intervalo entre os censos, no presente trabalho, foi de 7 dias, alguns dos machos nascidos na semana devem ter morrido antes de serem contados.

Benner e Ostermeyer (1980) estudaram a longevidade de fêmeas e machos virgens e observaram que machos podem viver até



32 dias, mas 50% da mortalidade ocorre até o 12º dia, enquanto as fêmeas vivem aproximadamente 40 dias e 50% da mortalidade ocorre até o 23º dia. Esses resultados podem ser explicados pela condição de moscas produtivas ou não. Corradi (1979) encontrou efeitos acentuados da atividade reprodutiva nas taxas de mortalidade de fêmeas e machos de D. hydei. A atividade reprodutiva reduz a longevidade das fêmeas e aumenta a dos machos, ocorrendo o inverso sem atividade reprodutiva.

A comparação entre os dados de tamanho populacional, produtividade e mortalidade de M. scalaris e as espécies de Drosophila estudadas por Martins (1979) e Corradi (1979) mostra que a dinâmica das populações difere nestes 2 gêneros. Enquanto que em M. scalaris o tamanho populacional é mantido por produtividade e mortalidade baixas, nas duas espécies de Drosophila mencionadas ocorreu o inverso, com produtividade e mortalidade altas.

Embora os modelos que representam situações da natureza sejam sempre simplificações e apresentem limitações (Crow e Kimura, 1970), são contribuições importantes para o entendimento de uma situação real. Essas qualificações abrangem também o número efetivo da população, conceito introduzido por Sewall Wright em 1931 (cf. Wright, 1984).

O número ou tamanho efetivo de uma população (N_e) é o número de indivíduos da geração atual que serão os reais progenitores da geração seguinte (Dobzhansky, 1973). Segundo Wright (1984), é uma necessidade prática para comparações de populações naturais. Poucas tentativas têm sido feitas para estimá-lo devido a dificuldades teóricas (Lewontin, 1974) e práticas.

Excepcionalmente, situações experimentais, não programadas para este fim, possibilitaram estimativas do N_e de forma



direta, não matemática (Corradi, 1979; Petit e col., 1980). No presente trabalho, a natalidade de fêmeas ou de machos foi cerca de 1/3 do tamanho absoluto (N) da população. Admitindo que cada fêmea deixe apenas 2 descendentes, parece seguro concluir que o N_e não pode ser maior que 1/3 de N .

Estimativas do tamanho efetivo da população, de forma matemática (Begon, 1977; Debouzie, 1980; Begon e col, 1980; Malpica e Briscoe, 1981) ou não (Corradi, 1979; Petit e col. 1980; e o presente trabalho) mostram que esse número pode ser muito menor que o obtido nos censos. Segundo Debouzie (1980), em populações naturais a relação N_e/N varia de 0,01 a 0,9, limites dentro dos quais o N_e de M. scalaris encontra-se incluído, no caso das populações experimentais estudadas.

Como já foi discutido, o tamanho médio das populações de M. scalaris é relativamente pequeno e portanto o N_e dessas populações, sendo menor ainda, proporciona condição para possível ocorrência de oscilação genética.

Oscilação genética, definida como flutuações ao acaso nas frequências gênicas em populações efetivamente pequenas (Dobzhansky, 1964), pode ser um fenômeno importante nas divergências genéticas e portanto no valor adaptativo e no estado-de-ser-adaptado de populações pequenas e isoladas, de uma mesma espécie. Ao mesmo tempo pode também determinar valores semelhantes nos componentes desses parâmetros devido a pequena variabilidade genética presente em cada uma das populações.

Assim, como os parâmetros populacionais medidos devem ser regulados por sistemas poligênicos, a oscilação genética pode explicar, de um lado as diferenças entre réplicas e de outro, as diferenças relativamente pequenas entre os 7 tipos de populações.



Estudos da oscilação genética em populações iniciadas ou mantidas com pequenos e grandes números de indivíduos (Kerr e Wright, 1954a,b,c; Prout, 1954; Buri, 1956; Dobzhansky e Pavlovsky, 1957) mostraram que as divergências genéticas entre populações pequenas são muito maiores que entre populações grandes. Nos trabalhos citados as populações foram grandes e pequenas como procedimento experimental e no presente caso elas foram pequenas naturalmente.

Entre réplicas há diferenças no número e na biomassa individual de fêmeas adultas (tabelas 1 e 8) e na biomassa relativa de fêmeas adultas e jovens (tabela 12). Existem diferenças entre os tipos de populações no número de fêmeas adultas e sua produtividade (tabelas 1 e 6) e no número e na biomassa individual relativa de machos jovens (tabelas 3 e 12). Pode-se considerar que as diferenças na dinâmica dos tipos de populações de M. scalaris baseiam-se principalmente nas divergências genéticas das fêmeas, desde que as proporções iniciais de machos parecem não influir no estado-de-ser-adaptado de populações (Mourão e col. 1981).

Segundo Mainx (1964) os acasalamentos são precoces e restritos a um curto período de tempo. Todavia Patton (1922, cf. Benner e Ostermeyer, 1980) observou que eles não ocorrem antes do 2º dia após o nascimento. Zanon (1982) verificou que o tempo decorrido desde o momento em que o macho e a fêmea são colocados em contato até a ocorrência da cópula pode variar de 25 minutos a 40 horas, dependendo da idade do casal. De qualquer forma, como as moscas permanecem nas garrafas em que nasceram em média 3,5 dias, nas populações estudadas a maior parte dos acasalamentos deve ter ocorrido nessas garrafas.

Como mostram os dados (tabela 17), as fêmeas jovens,



na sua maioria, já estavam inseminadas quando transferidas para a garrafa mais nova, mas restavam ainda fêmeas virgens. Segundo Mainx (1964), fêmeas e machos copulam apenas uma vez. Entretanto Zanon (1982) observou acasalamientos múltiplos dos dois sexos, mesmo após o início da postura, que se estende de 3 a 5 dias (Zanon, 1982) a até 16 dias (Benner e Ostermeyer, 1980; Prawirodisastro e Benjamim, 1979). O sistema de acasalamientos deve então ser complexo. Pode-se admitir a ocorrência de consaguinidade, com cruzamentos entre irmãos e retrocruzamentos.

No presente trabalho as condições de temperatura e fotoperíodo foram de 25°C e aproximadamente 12 horas de claro e 12 horas de escuro. Trumble e Pienkowsky (1979) mostraram que a taxa de sobrevivência de M. scalaris é influenciada pela temperatura e pelo fotoperíodo. No fotoperíodo de 12-12 horas, estes autores constataram uma sobrevivência mais uniforme em cada temperatura utilizada, além de maior porcentagem na sobrevivência de larvas e adultos. A temperatura de 25°C, considerada padrão por Prawirodisastro e Benjamin (1979), utilizada por Benner e Ostermeyer (1980), é próxima das consideradas ótimas por Trumble e Pienkowski (1979) e Mainx (1964). Portanto, as condições de temperatura e fotoperíodo deste trabalho podem ser consideradas quase ótimas e poderiam também explicar em parte a grande uniformidade dos resultados, isto é, as pequenas variações entre as populações, desde que, em condições ideais existem poucas diferenças entre diferentes genótipos (Ohba, 1967).

Pelo menos nas condições deste trabalho, a dinâmica das populações de M. scalaris, condicionada por baixa produtividade e taxas de mortalidade baixa nas fêmeas e alta nos machos, faz dessa espécie um sistema biológico altamente econômico por três motivos.



As baixas produtividade e mortalidade não implicam em gasto de energia no esforço reprodutivo para gerar indivíduos que provavelmente não atingirão a idade reprodutiva. A população que dispenda grande parte da energia disponível em reprodução, disporá de menos energia para se manter (Emlen, 1970).

Um segundo motivo é o pequeno tamanho dos machos em comparação com o das fêmeas. Embora Carareto-Camargo e Mourão (1986) tenham mostrado superposição nos tamanhos de pupas e nas populações tenham sido observadas grandes variações no tamanho de imagos dos dois sexos e essas duas observações se confirmem, é evidente no entanto que em geral as fêmeas são muito maiores que os machos.

A mortalidade precoce dos machos, desta forma não competindo por espaço e alimento com as fêmeas, que após a fecundação são as responsáveis pelo processo reprodutivo, é o terceiro motivo.

A introdução deste trabalho baseou-se principalmente em estudos feitos com Drosophila. No entanto, M. scalaris revelou-se um organismo muito diferente, com características peculiares. Assim, pareceu adequado que a discussão devesse ser o confronto dos resultados principalmente com os poucos trabalhos sobre a biologia e a genética desse organismo, embora tenham sido feitas comparações com trabalhos sobre Drosophila, quase sempre para salientar diferenças.

Comparando entre si os resultados dos poucos trabalhos sobre a biologia e a genética de M. scalaris, e esses com o presente estudo, foram verificadas concordâncias, mas predominantemente discordâncias que apontam para a conveniência de mais pesquisa com este organismo. M. scalaris revelou-se excelente organismo para estudos populacionais, quem sabe tão bom quanto algumas espécies de Drosophila.



V. RESUMO E CONCLUSÕES

No presente trabalho foram utilizadas 3 linhagens geográficas de Megaselia scalaris para estudo em populações experimentais, as quais foram mantidas durante 24 semanas pela técnica da transferência seriada. Em censos semanais as moscas foram contadas e pesadas, por sexo. Foram fundados 7 tipos de populações, em 3 réplicas, com números iguais de fêmeas e machos virgens, dos quais 3 com moscas exclusivamente de uma linhagem, 3 com moscas de 2 e um tipo com moscas das 3 linhagens.

Em todas as populações fêmeas e machos nasceram em números aproximadamente iguais, da ordem de 50 para cada sexo. Todavia, as médias dos adultos sobreviventes foram em torno de 150 fêmeas e apenas 5 machos, os quais foram ausentes em quase 50% dos censos realizados. Tais proporções são devidas a baixa mortalidade e alta longevidade das fêmeas e o inverso para os machos. De fato, enquanto as taxas de mortalidade semanal das fêmeas foram de 20% a 30%, as dos machos foram todas superiores a 90%.

Supondo-se que cada fêmea deixe apenas 2 descendentes, da razão entre os números médios de moscas recém-nascidas e fêmeas adultas sobreviventes, conclui-se que o tamanho efetivo (N_e) das populações não pode ultrapassar 1/3 do tamanho absoluto (N), para o sexo feminino. Admite-se, com base nestes números, condição para possível ocorrência de oscilação genética.

Como as frequências de fêmeas jovens inseminadas situam-se entre 50% e 80%, grande parte dos acasalamientos deve ter ocorrido entre irmãos, nas garrafas em que as moscas nascem. Entretanto, também devem ter ocorrido acasalamientos na parcela adulta da população porque houve fêmeas jovens que não foram in

seminadas.

No geral, a biomassa individual das fêmeas foi de 35% a 40% maior que a dos machos, tanto adultos como jovens. Com as médias das biomassas individuais foram calculados índices de dimorfismo sexual. Não foram observadas diferenças significativas entre as populações, tanto para adultos como para jovens. Por isso, as variações de tamanho dos sexos devem ter sido semelhantes em todas as populações.

Foi observada correlação negativa do número de fêmeas adultas com a mortalidade e com a produtividade. Consequentemente, a correlação entre essas 2 variáveis foi positiva.

Não foram observadas muitas diferenças entre populações iniciadas com moscas de uma, duas ou três linhagens, significando que a quantidade de variabilidade genética inicial não afetou todos os parâmetros medidos.

Comparando entre si os resultados dos poucos trabalhos sobre a biologia e a genética de M. scalaris, e esses com o presente estudo, foram verificadas concordâncias e discordâncias em relação às mesmas variáveis, como a mortalidade precoce dos machos e a razão de sexo, que apontam para a conveniência de mais pesquisa. M. scalaris revelou-se excelente organismo para estudos populacionais, talvez tão bom quanto algumas espécies de Drosophila.



VI. SUMMARY AND CONCLUSIONS

Three geographic strains of Megaselia scalaris were used in experimental population studies, which were maintained during 24 weeks, by the serial transfer technique. Once a week the flies were counted and weighed by sex. With equal numbers of virgin males and females seven types of populations with three replicas were started, being three with flies of only one strain, three with flies from two and one type with flies of the three strains.

In all the populations males and females were born in approximately equal numbers, of about 50 per sex. However, the adult survivors means were nearly 150 for the females, against only 5 for the males. Males were absent in almost 50% of the census. Such proportions are due to a low mortality and a high longevity of the females, the opposite occurring to the males. In fact, while the weekly female mortality rates were between 20% and 30%, those of the males were all above 90%.

Assuming two descendents only per female, the ratio between the mean number of newborn flies and that of adult survivor females allows the conclusion that the effective population size (N_e) can not be greater than one third of the absolute population size (N), for the feminine sex. With basis on these numbers, the occurrence of genetic drift is admitted as a possible event.

Since the frequency of young inseminated females lies between 50% and 80%, a large number of sib matings should occur in the bottles where the flies were born. However, matings should also occur in the adult population fraction, since there is a number of non-inseminated young females.



In general, the individual female biomass was 35% to 40% larger than the male, both for adult and young flies. The individual biomass means were used to calculate sexual dimorphism indices. No significant differences were observed among the populations, both for adult as for young flies; therefore, the variation in the size of both sexes should have been similar in all the populations.

The numbers of adult females were negatively correlated with female mortality or productivity; as a consequence, the correlation between these two variables was positive.

The populations started with flies of one, two or three strains did not present many differences, which means that the inicial amount of genetic variability did not affect all the parameters measured.

Comparing the results of the few papers on the biology and genetics of M. scalaris among themselves, and with the present results, differences and similarities were observed for the same variables such the precocity of male mortality and the sex ratio. More research is convenient and necessary. Besides, M. scalaris has shown to be an excellent organism for populational studies, perhaps as good as some species of Drosophila.



VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrewartha, H. G. & L.C. Birch (1974). The Distribution and Abundance of Animals. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Ayala, F.J. (1965). Evolution of fitness in experimental populations of Drosophila serrata. Science 150: 903-905.
- Ayala, F.J. (1968). Environmental factors limiting the productivity and size of experimental populations of Drosophila serrata e D. birchii. Ecology 49: 562-565.
- Ayala, F.J. (1969a). An evolutionary dilemma: fitness of genotypes versus fitness of populations. Can. Jr. Gen. Cyt. XI: 439-456.
- Ayala, F.J. (1969b). Population fitness of geographic strain of Drosophila serrata as measured by interspecific competition. Evolution 24: 483-494.
- Ayala, F.J. (1982). The genetic structure of species (in Perspectives on Evolution, Ed. R. Milkman, Sinauer Associates, Inc., Sunderland): 60-82.
- Beardmore, J.A., Th. Dobzhansky & O.A. Pavlovsky (1960). An attempt to compare the fitness of polymorphic and monomorphic experimental populations of Drosophila pseudoobscura. Heredity 14: 19-23,
- Begon, M. (1977). The effective size of a natural Drosophila subobscura population. Heredity 38: 13-18.
- Begon, M., C.B. Krimbas & M. Loukas (1980). The genetics of Drosophila subobscura populations. XV. Effective size of a natural population estimated by three independent methods. Heredity 45: 335-350,
- Benner, D.B. & E.C. Ostermeyer (1980). Some observations on the life history the fly Megaselia scalaris Loew (Phoridae) with

- special reference to the eclosion pattern. Jr. Tennessee Acad. Sc. 55: 103-105.
- Buri, P. (1956). Gene frequency in small populations of mutant Drosophila. Evolution 10: 367-402.
- Buzzati-Traverso, A.A. (1955). Evolutionary changes in components of fitness and other polygenic traits in Drosophila melanogaster populations. Heredity 9: 153-186.
- Carareto-Camargo, C.M.A. & C.A. Mourão. O dimorfismo sexual de tamanho em pupas de Megaselia scalaris (Phoridae, Diptera). Ciê. e Cult. 38 (supl): 928.
- Carson, H.L. (1957). Production of biomass as a measure of fitness of experimental populations of Drosophila. Genetics 42: 363-364.
- Carson, H.L. (1958). Increase in fitness in experimental populations resulting from heterosis. Proc. Nat. Acad. Sci 44: 1136-1141.
- Carson, H.L. (1961). Relative fitness of genetically open and closed experimental populations of Drosophila robusta. Genetics 46: 553-567.
- Clarck, A.G. & M.W. Feldman (1981). The estimation of epistasis in components of fitness in experimental populations of Drosophila melanogaster. II. Assessment of meiotic drive, viability, fecundity and sexual selection. Heredity 46: 347-377.
- Codina, M. & R. Frutos (1979). Fluctuacion en el tamaño poblacional y variacion del polimorfismo cromossomico de Drosophila subobscura en poblaciones experimentales. Genét. Iber. 30-31: 71-90.
- Corradi, M.A.S. (1979). Esforço reprodutivo e idade em Drosophila hydei. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, USP,

São Paulo.

- Corradi, M.A.S. & C.A. Mourão (1980). Stable age distribution in experimental populations of Drosophila. Rev. Brasil. Genet. III: 153-164.
- Crow, J.F. & M. Kimura (1970). An Introduction to Population Genetics Theory. Harper & Row, Publishers. New York, Evanston & London.
- Debouzie, D. (1980). Estimate of variance effective population size in a laboratory Ceratitis population. Heredity 45: 297-299.
- Dobzhansky, Th. (1964). Genetics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, Th. (1968). On some fundamental concepts on Darwinian biology. Evolutionary Biology 2: 1-33.
- Dobzhansky, Th. (1973). Genética do Processo Evolutivo. EDUSP. Polígono, São Paulo.
- Dobzhansky, Th., R.C. Lewontin & O. Pavlovsky (1964). The capacity for increase in chromosomally polymorphic and monomorphic populations of Drosophila pseudoobscura. Heredity 19: 597-614.
- Dobzhansky, Th. & O. Pavlovsky (1957). An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. Evolution 11: 311-319.
- Dobzhansky, Th. & O. Pavlovsky (1961). A further study of fitness of chromosomally polymorphic and monomorphic populations of Drosophila pseudoobscura. Heredity 16: 169-179.
- Doschec, E. (1972). Competition between the three types of sex-determination of Megaselia scalaris in artificial populations. D I S 48-51.



- Emlen, J.M. (1970). Age-specificity e ecological Theory. Ecology 51: 588-601.
- Evens, W.J. (1982). On the concept of the effective population size. Theor. Pop. Biol. 21: 373-378.
- Green, M.M. (1980). Transposable elements in Drosophila and other Diptera. Ann. Rev. Genet. 14: 109-120.
- Hartl, D.L. & H. Jungen (1978). Estimation of average fitness of populations of Drosophila melanogaster and the evolution of fitness in experimental populations. Evolution 33: 371-380.
- Kerr, W.E. & S. Wright (1954a). Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of Drosophila melanogaster: I. Forked. Evolution 8: 172-177.
- Kerr, W.E. & S. Wright (1954b). Experimental studies of the distribution of genes frequencies in very small populations of Drosophila melanogaster. II. Bar. Evolution 8: 225-240.
- Kerr, W.E. & S. Wright (1954c). Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of Drosophila melanogaster. III. Aristapedia and spinless. Evolution 8: 293-302.
- Lewontin, R.C. (1974). The Genetics Basis of Evolutionary Change. Columbia University Press, New York.
- MacArthur, R. & J. Connell (1966). The Biology of Populations. John Wiley & Sons, Inc., New York, London & Sydney.
- Mainx, F. (1964). The genetics of Megaselia scalaris Loew (Phoridae). A new type of sex determination in Diptera. Am. Nat. 98: 415-430.
- Malpica, J.M. & D.A. Briscoe (1981). Effective population number estimates of laboratory populations of Drosophila melanogaster. Experientia 37: 947-948.



- Martins, I.C. (1979). Componentes do valor adaptativo de cromossomos II letais de Drosophila willistoni. Dissertação de Mestrado. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP, Ribeirão Preto.
- Mettler, L.E. & T.G. Gregg (1973). Genética de Populações e Evolução. EDUSP e Polígono, São Paulo.
- Miller, P.L. (1979). A possible sensory function for the stop-go patterns of running in phorid flies. Physiol. Entomol. 4: 301-310.
- Mourão, C.A., F.J. Ayala & W.W. Anderson (1972). Darwinian fitness and adaptedness in experimental populations of Drosophila willistoni. Genetics 43: 552-574.
- Mourão, C.A., A.J. Gallo & V.M. Salceda (1981). Sex-limited effect and adaptedness in experimental populations of Drosophila melanogaster. Rev. Brasil. Genet. IV: 317-327.
- Mueller, L.D. & F.J. Ayala (1981). Fitness and density-dependent population growth in Drosophila melanogaster. Genetics 97: 667-677.
- Ohba, S. (1967). Chromosomal polymorphism and capacity for increase under near optimal conditions. Heredity 22: 169-185.
- Petit, C., P. Bourgeron & H. Mercot (1980). Multiple matings, effective population size and sexual selection in Drosophila melanogaster. Heredity 45: 281-292.
- Prawirodisastro, M. & D.M. Benjamin (1979). Laboratory study on the biology and ecology of Megaselia scalaris (Diptera: Phoridae). J. Med. Entomol. 16: 317-320.
- Prout, T. (1954). Genetic drift in irradiated experimental populations of Drosophila melanogaster. Genetics 39: 529-545.

- Prout, T. (1965). The estimation of fitnesses from genotypic frequencies. Evolution 19: 546-551.
- Robinson, W.H. (1971). Old and new biologies of Megaselia species. (Diptera, Phoridae). Studia Ent. 14: 321-348.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf (1969). Biometry. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Solomon, M.E. (1980). Dinâmica de populações. E.P.U., EDUSP., São Paulo.
- Springer, R. (1967). Konkurrenzversuche mit den drei Geschlechtsbestimmungstypen von Megaselia scalaris Loew (Phoridae). Molec. Gen. Genetics 99: 125-132.
- Sved, J.A. (1971). An estimate of heterosis in Drosophila melanogaster. Gen. Res. 18: 97-105.
- Sved, J.A. (1975). Fitness of third-chromosome homozygotes in Drosophila. Genet. Res. Camb. 25: 197-200.
- Sved, J.A. & F.J. Ayala (1970). A population-cage test for heretosis in Drosophila pseudoobscura. Genetics 66: 87-113.
- Tadei, W.J. & C.A. Mourão (1981). Cyclic oscillations in population size of Drosophila sturtevantii. Rev. Brasil. Genet. IV: 149-164.
- Tadei, W.P. & C.A. Mourão (1976). A technique to mark insects. Ciênc. e Cult. 28: 550.
- Temeles, E.J. (1985). Sexual size dimorphism of bird-eating hawks: the effect of prey vulnerability. Am. Nat. 125: 485-499.
- Tracey, M.L. & F.J. Ayala (1974). Genetic load in natural populations: is it compatible with the hypothesis that many polymorphisms are maintained by natural selection? Genetics 77: 569-589.
- Trumble, J.J. & R.L. Pienkowski (1979). Development and survival



of Megaselia scalaris (Diptera: Phoridae) at selected temperatures and photoperiods. Proc. Entomol. Soc. Wash. 81: 208-210.

Vartanian, G. (1973), Variabilidade genética de populações naturais de Drosophila melanogaster. Tese de Doutorado. F.F. C.L., São José do Rio Preto.

Vartanian, G. (1985). Adaptiveness of the carriers of normal and subvital second chromosomes of Drosophila melanogaster. Experientia 31: 528-529.

White, M.J.D. (1973). Animal Cytology and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

Wilton, A.N. & J.A. Sved (1979). X-chromosomal heterosis in Drosophila melanogaster. Genet. Res. Camb. 34: 303-315.

Wright, S. (1984). Evolution and the Genetics of Populations. Volume II. The Theory of Gene Frequencies. University of Chicago Press, Chicago & London.

Zanon, A.M. (1982). Aspectos da bionomia e efeitos do endocruzamento em populações de Megaselia scalaris. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências de Rio Claro, UNESP, Rio Claro.



AGRADECIMENTOS

A concretização desse trabalho foi possível graças à contribuição de várias pessoas, às quais quero expressar agradecimentos.

Sobretudo, devo minha gratidão ao Professor Doutor Celso Abbade Mourão, pela orientação segura, pelo exemplo de professor e pesquisador, pela dedicação e também pela figura humana ímpar que possibilitou fossem todas as dificuldades vencidas e o objetivo alcançado.

Aos Professores Doutores Wladimir João Tadei, do Departamento de Biologia da UNESP-São José do Rio Preto, e Lionel Segui Gonçalves, da Faculdade de Medicina da USP-Ribeirão Preto, pela criteriosa revisão do texto e proveitosas observações críticas e sugestões.

Aos Professores do Departamento de Biologia, Dr^a Adeline Buzini da Costa Silva, Dr. Aluísio José Gallo, Dr^a Hermione Elly Melara de Campos Bicudo, Dr. Grigor Vartanian, Dr. Victor Manuel Salceda Sacanelles, Dr^a Marileila Varella Garcia, Maria Tercilia Vilela de Azeredo Oliveira e Sonia Maria Oliani Vieira da Silva, que em diferentes momentos e de variadas formas demonstraram interesse por este trabalho.

À Professora Doutora Maria Astride Saad Corradi, por todos os anos de convivência, pela disponibilidade em ouvir e pelas palavras amigas.

Ao Professor Doutor Angelo Pires do Prado, da UNICAMP, pela indicação de referências bibliográficas.

À Sr^a Nair de Andrade Mourão, pela atenção e demonstrações de interesse.

Aos colegas da Pós-Graduação, Agnes Cristina de Hittler Fett Conte, Alberto Augusto Nagel, Ana Elizabete Silva,

Eliana Morielli, Firmino Alvares Filho, Haroldo Wilson Moreira, Lilian Madi Ravazzi, Maria Therezinha Andreucci Coleman, Nívea Dulce Tedeschi Conforti Frôes, Satiko Nanya, Sirlei Branco, Wander Ferreira da Silva Junior, Zélia Arpini Sampaio, pela amizade e incentivo constantes.

À Cláudia Márcia Aparecida Carareto Camargo, pela convivência e pelo grande apoio em todos os momentos.

À Sr^a Urbana Antonia da Silva Gonçalves e ao Sr. Paulo Antonio Maziero, pela preparação do meio de cultura; e a todos os funcionários do Departamento, pela colaboração.

À Sr^a Yone Sass Dias, pelo capricho e eficiência na datilografia do texto e bom humor nas correções; e à Sr^a Neusa Helena de Oliveira, pelos desenhos das figuras.

Ao Professor Doutor James Robert Coleman, pela revisão do Summary and Conclusions.

À Direção do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto-UNESP, por ter propiciado as condições materiais para a realização deste trabalho.

À Direção e colegas de trabalho das escolas Anglo e Cenobelino de Barros Serra, pelo interesse; e especialmente à Célia Maria Vettorazzo de Carvalho, pela amizade, carinho e incentivo demonstrados.

Ao meu marido Carlos e aos meus filhos Beto, Marcos e Flávio, pelo incentivo, apoio e compreensão de que as horas roubadas ao seu convívio contribuíram para o meu enriquecimento pessoal e profissional.

Aos meus irmãos Augusto, Maria Aparecida e Ângela e à minha cunhada Silvia, pelo incentivo; e ainda à Ângela, pela datilografia inicial deste trabalho.

Aos meus pais José e Amélia, pelos exemplos de dedicação e persistência que norteiam a busca de meu ideal.

