

Elza Aparecida Vetorazzi

**Valor Adaptativo de *Magaselia Scalaris*
(Diptera, Phoridae) em Populações de
Diferentes Origens Geográficas**



1910000622



ELZA APARECIDA VETORAZZI

**VALOR ADAPTATIVO DE MEGASELIA SCALARIS (DIPTERA, PHORIDAE)
EM POPULAÇÕES DE DIFERENTES ORIGENS GEOGRÁFICAS**

Tese apresentada para a obtenção
do Grau de Doutor em Ciências
(Área Genética) junto ao Curso de
Pós-Graduação em Ciências Biológicas,
Área de Concentração em Genética,
do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas
da Universidade Estadual Paulista,
UNESP.



622/93

São José do Rio Preto

1993





Este trabalho foi desenvolvido no Departamento de Biologia do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista - UNESP, Campus de São José do Rio Preto.

Orientador: Prof. Dr. Wladimir João Tadei



Este trabalho foi desenvolvido no Departamento de Biologia do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista - UNESP, Campus de São José do Rio Preto.

Ao Carlos, companheiro sempre presente,
pelo apoio e incentivo.

Aos meus filhos, Zelo, Marcus e Eládio,
pelas alegrias que me proporcionam.



Ao Carlos, companheiro sempre presente,
pelo apoio e incentivo.

Aos meus filhos, Beto, Marcos e Flávio,
pelas alegrias que me proporcionam.

1932 - 1991



I. INTRODUÇÃO	1
II. MATERIAIS E MÉTODOS	24
III. RESULTADOS	25
III.1. Número de adultos	34
III.2. Produtividade	44
III.3. Mortalidade	42
III.4. Razão produtividade/mortalidade	73
III.5. Longevidade	29
III.6. Variações temporais	73
III.7. Correlações	102
III.8. Índices de adaptação	119

"Os aspectos cumulativo e coletivo do empreendimento científico tornam as descobertas antigas e as pequenas descobertas tão importantes quanto as grandes e as recentes descobertas. ... a grande descoberta está sempre fundamentada em algumas ou em muitas pequenas descobertas".

Celso Abbade Mourão

1932 - 1991

VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	161
VIII. AGRADECIMENTOS	172

INDICE

I. INTRODUÇÃO	1
II. MATERIAIS E METODOS	24
III. RESULTADOS	36
III.1. Número de adultos	36
III.2. Produtividade	44
III.3. Mortalidade	62
III.4. Razão produtividade/mortalidade	73
III.5. Longevidade	80
III.6. Variações temporais	85
III.7. Correlações	102
III.8. Índices de adaptação	118
III.9. Análise de componentes principais	121
IV. DISCUSSÃO	132
V. RESUMO E CONCLUSÕES	155
VI. SUMMARY AND CONCLUSIONS	158
VII. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	161
VIII. AGRADECIMENTOS	172

I. INTRODUÇÃO

Foi através da observação da imensa variabilidade que existe entre os indivíduos de uma população e a variabilidade existente entre populações que Darwin elaborou o conceito de Seleção Natural. Foi também observando as diferenças entre indivíduos nas variedades de uma espécie que Mendel estabeleceu as leis da Hereditariedade.

Darwin considerou a variação como sendo a propriedade mais central e mais essencial das populações naturais. Ele viu a evolução como a conversão da variação entre indivíduos para a variação entre populações e finalmente entre espécies (SHORROCHS, 1980).

Por mais de um século, evolucionistas têm procurado explicar a origem, bases genéticas, importância adaptativa e papel evolutivo das variações entre indivíduos e populações de uma mesma espécie, isto é, entender variações genéticas e fenotípicas dentro do paradigma Darwiniano da seleção natural e evolução adaptativa. As forças que criam, mantêm ou destroem variações genéticas dentro e entre populações naturais, assim como a importância dessas variações na especiação, têm sido objeto de debate entre evolucionistas (KOHEN & HILBISH, 1987).

O reconhecimento de que a mutação é o principal fator responsável pela variabilidade genética de populações é consenso entre os evolucionistas, porém, a manutenção dessa variabilidade e o seu significado evolutivo é objeto de debates entre adaptacionistas e neutralistas. Essas duas correntes não são antagônicas, mas diferem principalmente quanto à importância do papel de cada um dos fatores responsáveis pelas mudanças nas frequências gênicas das

populações, o que, segundo DOBZHANSKY (1955), significa evolução.

KIMURA (1983) afirma que a teoria neutralista não nega o papel da seleção natural em determinar o curso da evolução adaptativa, mas admite que somente uma pequena fração das alterações do DNA são adaptativas na natureza, enquanto a grande maioria de substituições moleculares, que não se expressam fenotipicamente, não exercem influência significativa na sobrevivência e reprodução, oscilando ao acaso nas espécies. No entanto, alelos neutros podem tornar-se vantajosos em um novo ambiente ou em um "background" genético diferente.

DOBZHANSKY (1973) salienta que a aparente neutralidade adaptativa de um traço pode muito bem ser, simplesmente, uma medida de nossa ignorância. Por outro lado, afirmar que nenhum caráter e nenhuma modificação genética podem ser seletivamente neutros, é criar um dogma, para não dizer uma superstição. O papel adaptativo de um caráter não pode ser admitido a priori, precisa ser demonstrado.

É muito difícil explicar a composição genética de uma população ou prever as mudanças nesta composição, na natureza. Parte dessa dificuldade reside no fato de que numerosos fatores tais como, seleção natural, migração, deriva genética e mutação, podem afetar a constituição genética de uma população. Mesmo se todos esses fatores, exceto a seleção natural, forem excluídos ou mesmo minimizados, a constituição genética das populações pode ser afetada, uma vez que a seleção pode assumir diversas formas. Por exemplo, a seleção pode ocorrer em todos os estágios do ciclo biológico, pode ser dependente do sexo, dependente do ambiente ou influenciar um

grande número de loci (HEDRICK & MURRAY, 1983).

A variação genética é um atributo que não pode ser exaustivamente medido. Mesmo se nós quiséssemos, não seria possível examinar todos os genes de todos os indivíduos de uma dada espécie. A solução, em tal situação, é medirmos a variabilidade de uma amostra do grupo que se pretende estudar. Foram estabelecidas diferenças entre populações locais, mesmo pouco distantes umas das outras, em relação a traços como cor de flores em plantas, cor e padrão de conchas em caracóis, arranjos cromossômicos em *Drosophila* e gafanhotos, etc (AYALA, 1982).

Uma das maneiras de se verificar a importância adaptativa da variação entre indivíduos e populações, é pelo estudo da diversidade genética através da análise de componentes do valor adaptativo e do estado-de-ser-adaptado. Diferenças nestes parâmetros, em uma dada condição ambiental, sugerem diferenças genéticas entre os indivíduos e/ou entre as populações estudadas.

Embora o valor adaptativo e o estado-de-ser-adaptado resultem dos mesmos componentes, podendo estes variar no tempo e no espaço, deve-se fazer uma distinção entre ambos (DOBZHANSKY, 1968; LEWONTIN, 1974). O valor adaptativo, também chamado de valor seletivo ou aptidão darwiniana é uma medida relativa e 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, em relação às contribuições de outros genótipos. Por outro lado, o estado-de-ser-adaptado é uma medida absoluta, e refere-se à habilidade da população de transformar os recursos disponíveis no ambiente em matéria de sua própria espécie, e também à habilidade de sobreviver e reproduzir-se em um dado ambiente.



Também é necessário fazer a distinção entre valor adaptativo e estado-de-ser adaptado de indivíduos e de populações. Viabilidade e longevidade (parâmetros do organismo) e, produtividade e tamanho populacional (parâmetros da população), são em geral correlacionados positivamente, porém não de modo perfeito. O valor adaptativo e o estado-de-ser-adaptado, de indivíduos e de populações, podem não ter correlação alguma ou ocasionalmente operarem em sentidos opostos (AYALA, 1969a; MOURÃO *et al.*, 1972; YAMAZAKY, 1984; YAMAZAKY & HIROSE, 1984, entre outros).

Na maioria dos casos essas duas medidas são correspondentes, desde que a seleção natural tenda a aumentar o valor adaptativo da população. Isto é demonstrado na equação apresentada por METTLER & GREG (1973), na qual a seleção natural tende a aumentar a frequência de genótipos com valor adaptativo iguais ou próximos a 1,00, em relação aos valores adaptativos dos demais genótipos, aumentando assim o valor adaptativo médio e o estado-de-ser-adaptado da população. Entretanto pode haver exceções, uma vez que em algumas situações o estado-de-ser-adaptado não é inteiramente dependente do valor adaptativo dos indivíduos que constituem esta população. Um grupo de indivíduos bem adaptados pode não ser um grupo bem adaptado de indivíduos (AYALA, 1969a).

O valor adaptativo pode ser considerado para genes isolados, grupos de genes, genótipos inteiros e mesmo para populações, não existindo independentemente das condições ambientais em que foram medidos. 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 nos mesmos intervalos de tempo.

As estimativas do valor adaptativo são de grande importância, especialmente quando se quer definir o modo de ação da seleção natural. Segundo SEAGER & AYALA (1982), o principal objetivo da genética de populações é identificar os mecanismos de ação da seleção natural e medir sua intensidade.

A forma mais direta para se medir a pressão seletiva é através da análise da reprodução de diferentes genótipos de um determinado locus, e calcular seus valores adaptativos. Embora, teoricamente, não existam dificuldades para a estimativa do valor adaptativo, na prática as dificuldades são virtualmente insuperáveis. "Até o presente momento, ninguém conseguiu medir com precisão o valor adaptativo total de genótipos para qualquer locus, em qualquer espécie e em qualquer ambiente na natureza", mantendo-se ainda atual a frase de LEVONTIN (1974).

Sendo a seleção natural a força orientadora da adaptação dos organismos aos seus ambientes, e podendo esta atuar em todas as etapas do ciclo biológico, as medidas do valor adaptativo total, mesmo em condições controladas de laboratório, são difíceis de serem feitas. Assim, mesmo em laboratório, são raras as medidas diretas do valor adaptativo e estas referem-se a linhagens de *Drosophila* homozigotas para um de seus cromossomos (SVED & AYALA, 1970; SVED, 1971; MOURÃO et al., 1972; VARTANIAN, 1973; TRACEY & AYALA, 1974).

Uma vez que a seleção natural atua em qualquer estágio do ciclo biológico de um organismo e podendo esta ser diferente nestes estágios, a seleção total em organismos diplóides, segundo BUNDGAARD & CHRISTIANSEN (1972), HEDRICH & MURRAY (1983) e CHRISTIANSEN (1984) pode ser dividida em quatro componentes principais: (a) seleção



zigótica que resulta da viabilidade diferencial e diferentes taxas de desenvolvimento de diferentes genótipos nos estágios pré-adultos; (b) seleção sexual que resulta de acasalamientos não casuais, do vigor do macho e da receptividade da fêmea; (c) seleção gamética que pode ocorrer através de desvio meiótico, deslocamento de espermatozoides e fecundação não casual; (d) seleção para fecundidade que resulta da variação no número de ovos postos por fêmea em qualquer idade e pela produção de espermatozoides por macho. Cada um desses componentes da seleção pode ser desdobrado em muitos outros.

Inúmeros são os trabalhos sobre componentes do valor adaptativo, sendo o nível zigtico o mais estudado e usado em modelos teóricos, provavelmente por ser mais facilmente quantificado, embora os componentes da seleção sexual, gamética e para fecundidade têm-se mostrado como aspectos importantes em muitas situações (HEDRICK & MURRAY, 1983).

Não há concordância entre os autores quanto a importância relativa de cada um dos componentes para o valor adaptativo total. Diversos autores consideram que, pelo menos em *Drosophila*, os componentes do estado adulto, como o sucesso no acasalamento ou a fertilidade, são mais importantes que os componentes do estado pré-adulto (SVED & AYALA, 1970; PROUT, 1971; e BUNDGAARD & CHRISTIANSEN, 1972). MUELLER & AYALA (1981) consideram que o sucesso no acasalamento do macho é o componente mais importante do valor adaptativo líquido observado em competição. BARNES & MERREL (1985) sugerem que a importância relativa dos componentes do estado adulto e larval depende das condições ambientais e das populações estudadas. Diferentes componentes do valor adaptativo são relevantes sob diferentes condi-

ções, mas de qualquer maneira, populações com maior valor adaptativo são as que contribuem com mais descendentes para a próxima geração.

REEVE *et al.* (1990) procuraram demonstrar matematicamente que importantes componentes do valor adaptativo são neutros nas populações em equilíbrio. Consideram que estes componentes, quando correlacionados com o valor adaptativo total, o são negativamente. Qualquer aspecto do fenótipo que é determinado pela interação de muitos componentes pode ser, no máximo, fracamente correlacionado com qualquer um dos componentes. Essa falta de correlação com o valor adaptativo é uma característica fundamental da neutralidade seletiva.

Os 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 os ecologistas populacionais, os componentes são a taxa intrínseca de crescimento, a capacidade de suporte do meio em que a população se encontra, a seleção de cruzamento e o comportamento alimentar (MUELLER & AYALA, 1981).

Esses componentes podem ser desdobrados em inúmeros outros. SALCEDA & GALLO (1975) estudaram nove componentes do valor adaptativo. CARARETO-CAMARGO (1987, 1989) estudou respectivamente 23 e 28 componentes que abrangem praticamente todo o ciclo biológico. A quase totalidade dos trabalhos no entanto, referem-se ao estudo de um a cinco componentes. Os mais estudados são: fecundidade, fertilidade, viabilidade, tamanho populacional, capacidade de suporte do meio, tempo de desenvolvimento, comportamento sexual, mortalidade, biomassa, tamanho efetivo da população, taxa intrínseca de crescimento e seleção sexual.



Estudos dos componentes do valor adaptativo de populações, podem ser realizados de três maneiras: estudo dos genótipos de uma mesma população, em competição intraespecífica (SENE & MAGALHÃES, 1973); medida do valor adaptativo de espécies em competição interespecífica, também chamada de aptidão competitiva (MOURÃO & AYALA, 1971; TADEI, 1973; VARTANIAN & TADEI, 1980; YAMAZAKI & HIROSE, 1984); e, medida do estado-de-ser-adaptado de espécies ou linhagens (AYALA, 1968; TADEI & MOURÃO, 1981).

O estado-de-ser-adaptado pode ser determinado, operacionalmente, através: do tamanho populacional, dado pelo número ou a biomassa média de indivíduos vivos da população; da produtividade, que é o número ou biomassa de indivíduos nascidos na população por unidade de tempo; e da taxa intrínseca de crescimento (r_m), que é a taxa máxima de crescimento alcançada por uma população, em condições ambientais ótimas. Estudos do estado-de-ser-adaptado através do tamanho populacional e da produtividade foram realizados por CARSON (1958, 1961), AYALA (1965, 1969b) e MOURÃO *et al.* (1972). A taxa intrínseca de crescimento, utilizada por DOBZHANSKY *et al.* (1964) e OHBA (1967) e a capacidade de suporte do meio por AYALA (1967).

Como o ambiente não é constante e nem uniforme, nenhum genótipo é um modelo perfeito do estado-de-ser-adaptado a todos os ambientes. Em qualquer época, são necessários diversos genótipos para explorar os ambientes que variam no tempo e no espaço. A variabilidade genética é então necessária, para que uma população possa explorar com mais eficiência os diversos aspectos do ambiente no qual vive.

A partir dos trabalhos clássicos do Professor DOBZHANSKY



com inversões cromossômicas em *Drosophila pseudoobscura*, diversos pesquisadores têm procurado demonstrar a supremacia de genótipos heterozigotos sobre os homozigotos e de populações polimórficas sobre as monomórficas, ou seja, demonstrar a importância da variabilidade genética para o valor adaptativo e para o estado-de-ser-adaptado (LEVENE *et al.*, 1954; CARSON, 1958, 1961; BERADMORE *et al.*, 1960; DOBZHANSKY & PAVLOWSKY, 1961; AYALA, 1965, 1968, 1969; OHBA, 1967; SVED & AYALA, 1970; MOURÃO *et al.*, 1972; VARTANIAN, 1975; GIOGI *et al.*, 1978; POLIVANOV, 1981; VETORAZZI, 1987; entre outros). A vantagem das populações polimórficas foi verificada na maioria das situações, contudo, a existência de exceções indica que o estado-de-ser-adaptado e o valor adaptativo são, também, funções das condições ambientais (OHBA, 1967; POLIVANOV, 1981; VETORAZZI, 1987).

Segundo FALCONER (1981), mesmo que em princípio, o valor adaptativo de um indivíduo possa ser considerado como um único valor, este é determinado pelo conjunto de seus componentes, sendo cada um avaliado separadamente. A quase totalidade dos estudos sobre valor adaptativo são estudos de seus componentes, utilizando *Drosophila* como material biológico.

Há duas opções principais na abordagem de problemas em genética de populações: estudar um problema novo em organismos já bem conhecidos em outros aspectos ou estudar problemas conhecidos em organismos pouco estudados. O presente trabalho opta pela segunda abordagem, para tanto utiliza-se de *Megaselia scalaris*, díptero forídeo, cujos trabalhos sobre a biologia e genética são relativamente escassos e também, pelo fato deste desenvolver-se bem nas condições experimentais comumente utilizadas para *Drosophila*, para as quais o laboratório do Departamento está bem equipado. Além



disso, comparações dos resultados obtidos em *M. scalaris* com os obtidos em espécies de *Drosophila* podem ser interessantes.

O gênero *Megaselia*, que compreende mais da metade das 2.600 espécies descritas de forídeos, é abundante em muitas regiões do globo, existindo em uma grande variedade de ambientes (ROBINSON, 1971). Foram encontradas espécies de *Megaselia* em material em decomposição, tanto vegetal como animal, fezes humanas e de animais, parasitando colônias de insetos e outros invertebrados, cultura de milho e de cogumelos e causando miíases no homem e em outros animais. Os hábitos de muitas espécies desse gênero são tão diversificados quanto aqueles da família inteira. Uma única espécie pode ser zoófaga, saprófaga ou ainda endoparasita no estágio larval. Um resumo dos hábitos alimentares dessas espécies pode ser encontrado em ROBINSON (1971).

Dentre as espécies deste gênero, *M. scalaris* é considerada a mais polífaga e cosmopolita de todas, com distribuição tropical e subtropical principalmente em ambientes modificados pelo homem. Ela tem sido repetidamente introduzida em muitas localidades, especialmente através de navios de carga.

O interesse médico em *M. scalaris* reside no fato de causar miíases cutânea, oftálmica, intestinal (PATTON, 1922) e uretral (PRIYANOND *et al.*, 1973, *cf.* TUMRASVIN *et al.*, 1977). As miíases externas humanas, segundo PESSOA (1951), são semiespecíficas porque as larvas confinam suas atividades ao tecido necrosado. No entanto, podem disseminar a infecção, acentuando a necrose sobre a qual vivem.

KOMORI *et al.* (1978) relataram o primeiro caso de miíase



pulmonar por **Megaselia spiracularis**, inicialmente diagnosticada como tuberculose. Após cirurgia, verificou-se que os nódulos pulmonares eram massas de larvas desse forídeo.

Embora a capacidade de causar miíases de **M. scalaris** seja bem conhecida, TUMRASVIN **et al.** (1977), elaboraram experimentos nos quais expuseram ratos à infestação oral, genital e intraperitoneal por larvas, e nenhum caso de miíase artificial foi obtido. Esses autores consideram que o parasitismo por essa espécie é acidental, mas tem importância médica pelos graves danos causados ao paciente.

De acordo com ROBINSON (1975), os hábitos alimentares de larvas de **M. scalaris** são considerados saprofíticos devido à presença na faringe de uma estrutura especializada para esse tipo de alimentação. Os hábitos parasitários seriam então ocasionais e estariam restritos a locais e pessoas de pouca higiene.

Por viver também nas fezes, **Megaselia scalaris** pode ser um vetor de afecções intestinais, havendo suspeita de ter sido transmissora do cólera nas Filipinas (BOHART & GRESSIT, 1948, **cf.** EL-MINIAWI, 1965).

Megaselia scalaris tem importância econômica, uma vez que pode parasitar espigas verdes de milho (WALTER & WENE, 1951), brotos doentes de abacaxi (ROBINSON, 1971) e colônias pequenas de **Apis mellifera** (ZANON, 1991).

Outra espécie de **Megaselia**, **M. halterata** é considerada a maior praga em cultura de cogumelos, por diminuir a produtividade e espalhar doenças que atacam esse fungo (RICHARDSON & HESLING, 1977, 1978; BINNS **et al.**, 1979; WHITE, 1981a). Foram propostos métodos de controle desse forídeo por inseticidas (WHITE, 1979, 1981b) e controle biológico através da infestação pelo nematodo **Howardula**

husseyi (RICHARDSON & CHANTER, 1979, 1981; RICHARDSON *et al.*, 1977).

Muitas espécies de **Megaselia** são difíceis de serem coletadas, mas **M. scalaris** é provavelmente a mais conhecida por entomologistas em todo o mundo. Adultos e larvas infestam colônias de insetos e outros invertebrados no laboratório e na natureza. ROBINSON (1975) relata infestação de **M. scalaris** em colônias experimentais de baratas, especialmente quando há superpopulação e excesso de resíduos (animais mortos e fezes). O autor propõe a manutenção das colônias em locais limpos e arejados como forma de controle da infestação, mas considera que, devido a sua ampla distribuição e hábitos alimentares muito variados, é praticamente impossível sua eliminação dos laboratórios.

ZANON (1991) verificou invasões, experimentais e espontâneas, de **Megaselia scalaris** em núcleos de abelhas. Conforme a autora, as larvas do forídeo se alimentam de mel e pólen, e atacam larvas vivas de **Apis mellifera**, sendo as colméias depois de algum tempo, abandonadas pelas abelhas.

A invasão de colônias de carrapatos, por **Megaselia scalaris**, tanto no campo como no laboratório, foi analisada por GARRIS (1983), que observou infestações em populações experimentais de duas espécies de carrapatos, sendo este fato surpreendente, porque um dos experimentos era para verificação de susceptibilidade a acaricidas. Os forídeos se alimentam do conteúdo interno de fêmeas mortas e de ovos, que por isso deixam de eclodir. ROCHA *et al.* (1984), concluíram que a infestação de populações de carrapatos por **M. scalaris** torna-se mais grave quando a umidade do ar ultrapassa 30%.



DISNEY (1976) coletou ovos de caramujos infestados por **Megaselia ciliata**. Como este não é o único caso relatado de espécie de **Megaselia** com esse hábito alimentar, o autor sugere que talvez a associação desses forídeos com ovos de caramujos seja característico do subgênero **Aphiochaeta** (gênero **Megaselia**).

Por ser polífaga, **M. scalaris** pode desenvolver-se nos mais variados meios de cultura. Um dos mais utilizados é o meio de cultura usual para **Drosophila**, enriquecido ou não com material proteico (SEMENZA, 1953; MAINX, 1964; BENNER & OSTERMEYER, 1980; VETORAZZI, 1987; JOHNSON *et al.*, 1988; WILLHOEFT & TRAUT, 1990; SILVA, 1991). São também utilizados meios de cultura preparados com leite, mel e proteína hidrolisada (EL-MINIAWI & MOUSTAFA, 1965; PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN, 1979), sangue e ágar (TUMRASVIN *et al.*, 1977), ração para peixes (ZANON, 1982, 1991; MACIEIRA *et al.*, 1983) e ração para camundongos (SILVA, 1991). PATTON (1922) usou larvas mortas do díptero **Lucilia craggii** e ROBINSON (1975), baratas mortas. JOHNSON *et al.* (1988) implementaram o meio de cultura com pedaços de carne ou fígado para aumentar a velocidade do desenvolvimento, embora não considerem isto essencial.

Megaselia scalaris pode ser mantida indefinidamente em tubos com meio de cultura. As larvas são extremamente vigorosas e podem resistir por longo tempo a imersão em vários líquidos, inclusive no álcool (PATTON, 1922).

Este inseto é um díptero pequeno de corpo amarelado com manchas marrom escuras e olhos pretos, apresentando um acentuado dimorfismo sexual. PATTON (1922) e SEMENZA (1953) descreveram caracteres morfológicos externos de ovos, larvas, pupas e adultos. O ovo é branco com a face superior coberta de pequenos espinhos e a infe-

rior com marcas hexagonais, seu diâmetro longitudinal é de 0,6 mm e o transversal, de 0,2 mm. A larva possui coloração bege clara, é rica em gordura não possibilitando a observação dos órgãos internos por transparência, sendo seu tamanho máximo para os machos de 5,0 mm e para as fêmeas, de 7,0 mm. As pupas são um pouco menores que as larvas, muito resistentes, não apresentando características especiais, sendo inicialmente também da cor bege e escurecendo com o desenvolvimento.

Os machos adultos têm cerca de 2,0 mm de comprimento e as fêmeas 4,0 mm. Essa diferença de tamanho entre os sexos foi confirmada por VETORAZZI (1987) que encontrou biomassa para fêmeas de 30% a 40% maior que para machos. Embora as fêmeas sejam em média maiores que os machos, há uma grande variação de tamanho nos dois sexos, já observada por SEMENZA (op. cit.) e VETORAZZI (op. cit.) e confirmada por CARARETO-CAMARGO & MOURÃO (1986), que estudaram o dimorfismo sexual medindo o comprimento e a largura de pupas dos dois sexos e verificaram superposição de medidas, sugerindo que o tamanho da pupa não é um indicador seguro do sexo. No entanto, ZANON (1988) realizou medidas de comprimento e largura de pupas de machos e fêmeas de *M. scalaris*, de várias linhagens e não constatou sobreposição no tamanho das pupas dos dois sexos.

A maioria das espécies animais, em maior ou menor grau, exibem dimorfismo sexual que pode ser morfológico, comportamental ou relacionados ao ciclo biológico (longevidade, tempo de desenvolvimento, envelhecimento, etc). O dimorfismo pode resultar de seleção natural e/ou sexual. Embora a seleção sexual seja a principal causa inicial do dimorfismo, em estágios mais avançados de diferenciação,



um processo secundário de seleção natural, operando de maneira diferente em machos e fêmeas, devido aos seus diferentes papéis na reprodução ou por causa da competição por recursos, podem levar a um dimorfismo sexual adaptativo (DARWIN, 1871; FISHER, 1958; LANDE, 1980, 1981; SLATKIN, 1984).

MAYNARD SMITH (1958) estudou a herança limitada ao sexo na longevidade em **Drosophila pseudoobscura**. Observou que há diferença significativa entre os sexos na maioria das linhagens estudadas e mostrou a importância dos genes com efeitos limitados ao sexo na longevidade. Para uma revisão dos trabalhos sobre longevidade de machos e fêmeas de **D. melanogaster** ver LINTS et al. (1983).

Os aparelhos genitais de **M. scalaris** foram descritos por PATTON (1922), SEMENZA (1953), HAIDER (1956) e BENNER & CURTIS (1988). Externamente o macho possui, na extremidade do abdômen, uma estrutura conspicua auxiliar da cbpula, que seria homóloga ao clas-per e, internamente, um par de testículos de dimensões variadas, um par de vesículas seminais e duas grossas paragônias. As fêmeas possuem dois ovários, dos quais partem dois ovidutos laterais ligados a um oviduto comum e uma câmara genital. Os dutos de suas glândulas acessórias abrem-se na região dorsal da câmara genital, enquanto um único duto de duas espermatecas abrem-se na região ventral dessa câmara.

Megaselia scalaris é caracterizada por uma aparência corcunda e rápidos movimentos em saltos (PATTON, 1922), sendo seu padrão de deslocamento, único entre os insetos, descrito por MILLER (1979). Sob condições experimentais, a atividade de deslocamento consiste de breves movimentos, regularmente interrompidos por pequenas paradas, seguido pela imobilidade completa do inseto. Deslo-

camentos e paradas têm aproximadamente a mesma duração e ocorrem cinco a oito vezes por segundo. Esse padrão, de direção imprevisível, pode representar uma estratégia com a qual estas moscas evitam a predação. As paradas poderiam servir para recuperar o desgaste do deslocamento ou permitir analisar o ambiente com mais eficiência. Durante o deslocamento a velocidade relativa média é de 80 vezes o comprimento da mosca por segundo, uma das mais altas entre os insetos.

Poucos são os estudos sobre o ciclo biológico de **Megaselia scalaris**, contendo a literatura existente resultados discordantes em muitos aspectos de sua biologia, tais como, a duração das fases do ciclo biológico, longevidade dos imagos, razão de sexo, comportamento sexual, período de fertilidade e o número de ovos deixados por fêmea. O Quadro 1 traz um resumo dos resultados de vários autores sobre a duração das fases do ciclo biológico e a longevidade dos imagos.

Embora a temperatura seja um fator importante nas diferenças observadas na duração do ciclo biológico total (MAINX, 1964; TUMBLE & PIENKOWSKY, 1979; PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN, 1979; ZANON, 1982), este não é o único fator que o afeta, uma vez que SEMENZA (1953) e MAINX (1964), obtiveram resultados parecidos em diferentes temperaturas e EL-MENIAWI & MOUSTAFA (1965) e TUMRASVIN **et al.** (1977), obtiveram resultados diferentes nas mesmas temperaturas. Segundo SMITH (1935) a duração do ciclo de vida dos organismos não é influenciada somente pela temperatura, mas sim pelos efeitos combinados deste fator com a umidade. As maiores diferenças no entanto, referem-se à longevidade dos imagos, principalmente a de machos.



Fig. 1. Comparação entre os resultados encontrados para o tempo de desenvolvimento por vários autores nas diferentes fases do ciclo biológico de *Megastelia scalaris* (M: machos; F: fêmeas).

Autor	Temperatura (oC)	Tempo de desenvolvimento				Longevidade do imago (dias)
		Ovo (horas)	Larva (dias)	Pupa (dias)	Total (dias)	
STON (1922)	18,7 a 20	28 a 36	14 a 20	7 a 9	21 a 27	M até 7 F 26 a 31
ENENZA (1953)	23		5 a 6	11 a 12	18	-
INX (1964)	17	-	-	-	60	-
	28	-	-	-	M 18 F 20	-
MINIARI & MOUSTAFA (1965)	27	16 a 20	M 4 a 6 F 5 a 7	9	M 13 a 15 F 14 a 16	M 3 a 9 F 3 a 32
ROBINSON (1975)	20 a 25	24	6 a 9	14	20 a 29	-
UHRAVIN et al. (1977)	27	-	5 a 9	6 a 9	M 14 a 20 F 16 a 24	M 2 a 3 F 4 a 7
RUMBLE & PIENKOWSKY (1979)	21	-	16,7	20,1	36,9	-
	27	-	6,8	10,5	17,4	-
	32	-	5,4	7,3	13,5	-
RAWIRODISASTRO & BENJAMIN (1979)	15	47,8	19,7	mais de 45	-	M 43,0 F 51,0
	20	26,4	10,6	17,6	-	M 24,9 F 30,7
	25	16,3	7,3	9,8	-	M 24,8 F 29,9
ANON (1982)	14,5 a 28,0	46 a 72	4,1 a 9,7	17,3 a 24,4	-	27 a 38
	22 a 35,2	20 a 24	2,9 a 3,1	14,1 a 16,1	-	17 a 24
SILVA (1991)	25	-	-	-	-	M 5,6 a 7,8 F 10,8 a 17,2

A duração da vida de um organismo é determinada pela combinação de fatores genéticos e ambientais. Estudos teóricos ou experimentais, principalmente tendo *Drosophila* como modelo, procuram explicar os fatores genéticos que influenciam a longevidade e o processo de envelhecimento (WILLIAMS, 1957; CLARK & GOULD, 1970; ALLEMAND *et al.*, 1973; COHET, 1975; PARSONS, 1978; FLANAGAN, 1980; SCHWBEL F GROSSFIELD, 1983).

Dentre as várias teorias, duas se sobressaem na explicação desses fenômenos, a pleiotrópica e a do acúmulo de mutações. Na teoria pleiotrópica (WILLIAMS, 1957; ROSE & CHARLESWORTH, 1980), alelos com efeitos benéficos para sobrevivência e fecundidade no início da vida, teriam efeito deletério no final. A teoria do acúmulo de mutações (MUELLER, 1987) considera que o envelhecimento é devido ao acúmulo de genes deletérios, com pouco valor seletivo, que se expressariam depois do período reprodutivo.

BENNER & OSTERMEYER (1980) consideram que o teor proteico do meio de cultura influencia a duração do tempo de desenvolvimento, mas não altera o padrão de eclosão e a precocidade da emergência dos machos em relação às fêmeas. Segundo os autores, como *M. scalaris* não possui comportamento territorial nem gregário, o fato dos machos emergirem e dispersarem antes das fêmeas pode servir para reduzir o endocruzamento e manter a variabilidade genética e a plasticidade ecológica dessa espécie. A eclosão e emergência de machos antes das fêmeas também foi observado por SEMENZA (1953) e ZANON (1991).

A razão de sexo de 1:1 foi observada por PRAWIROSISASTRO & BENJAMIN (1979) e MACIFIRA *et al.* (1983). Um excesso de machos na progênie foi verificado por SEMENZA (1953) e BENNER & OSTERMEYER (1980), ao contrário de EL-MINIAWI & MOUSTAFA (1965) que encontraram

maior número de fêmeas entre os adultos recém-emergidos. ZANON (1982) submeteu casais a endocruzamento e encontrou no início do experimento a razão de 1:1. Após a segunda geração, o número de machos foi sempre maior que o de fêmeas. VETORAZZI (1987) também verificou a proporção de 1:1 em populações experimentais, mas considera ser este resultado devido à contagem semanal da progênie, quando os machos tinham em média 3,5 dias de vida, podendo, então, não ter sido computadas as mortes eventuais.

Segundo MAINX (1964) as fêmeas depositam todos os seus ovos logo após a cópula, tornando-se estéreis a seguir. EL-MINIAWI & MOUSTAFA (1965) encontraram irregularidades na postura, com cerca de dez períodos de oviposição. Após a primeira oviposição as fêmeas podem parar um ou mais dias e depois continuar a colocar ovos até 32 dias de idade, não apresentando estas período de pós-oviposição, a análise de fêmeas mortas mostrou que estas ainda continham ovos. TUMRASVIN *et al.* (1977) observaram que as fêmeas viveram até sete dias e realizaram dois períodos de oviposição com intervalo de dois ou três dias. PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN (1979) verificaram, a 25° C, que as fêmeas, em média, depositam ovos durante 16 dias num período de vida de 25,7, com um período de pós-oviposição de 2,3 dias. ZANON (1982, 1991) observou a ocorrência de cópulas múltiplas, tanto para machos como para fêmeas, e mesmo após o início da postura, que dura de três a cinco dias, as fêmeas realizam mais de uma cópula. Quanto ao número de ovos depositado por fêmea, os resultados também são variáveis, desde 9 a 36, como verificado por TUMRASWIN *et al.* (1977) até 665, em média, encontrado por PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN (1979).

BENNER (1985) examinando os estágios básicos do desenvolvimento e amadurecimento dos obcitos em fêmeas de *M. scalaris*, que permaneceram férteis por um longo período de tempo, observou alta fecundidade e produção irregular de ovos, devido ao amadurecimento destes em grupos sincronizados.

Megaselia scalaris apresenta um curioso mecanismo de determinação do sexo. O sexo masculino depende de um segmento cromossômico portador de genes epistáticos, que podem ligar-se à qualquer dos três cromossomos presentes no cariótipo desse organismo, passando de um para outro por translocação (TOKUNAGA, 1958; MAINX, 1959, 1964). Essa unidade subcromossômica foi denominada de "sex-realizer" por MAINX (1964) e de "Fator M" por GREEN (1980), que a identificou como transposon. WHITE (1973) considera que a transferência do fator M de um cromossomo para outro, seria devido à formação de quiasmas anômalos na extremidade de cromossomos não homólogos, com consequente recombinação genética.

Nos machos desta espécie a frequência de "crossing-over" é muito menor que nas fêmeas. Essa diferença parece ser dependente da posição do grupo de ligação em relação ao centrômero (BURICH, 1963; MAINX, 1964). Esses autores também já haviam observado a transferência do "sex-realizer" entre cromossomos não homólogos.

Para MAINX (1964), que mapeou e descreveu 11 genes de *M. scalaris*, esta espécie é um organismo interessante para pesquisas citológicas, apesar dos cromossomos politênicos de tecidos larvais dividirem-se em cromátides individuais, o que dificulta tais estudos.

Com exceção de ZANON (1991) e SILVA (1991), os trabalhos mais recentes tratam da citogenética desse organismo. JOHNSON et

al. (1988) confirmaram o cariótipo de *M. scalaris* como sendo $2n = 6$, sendo dois pares de cromossomos metacêntricos e um par acrocêntrico. Também isolaram e descreveram sete marcadores citogenéticos (translocações) exclusivos de machos, e três novos mutantes na progênie de machos submetidos a raios X.

WILLHOEFT & TRAUT (1990) analisaram, através de sondas genéticas, duas populações de origens geográficas diferentes e verificaram semelhanças muito grandes no cromossomo Y (autossomo portador do fator M), sugerindo que o mesmo cromossomo é portador do fator M desde a separação dessas linhagens. Na comparação dos cromossomos X e Y, encontraram pequenas diferenças que sugerem estar estes cromossomos em um estágio inicial de diferenciação. TRAUT et al. (1990) identificaram o cromossomo II como sendo o cromossomo sexual nas linhagens por eles estudadas que permaneceram no estoque por cerca de 30 anos, não detectando nenhuma diferença no tamanho dos braços ou no bandamento C, entre os cromossomos X e Y. TRAUT & WILLHOEFT (1990) usaram marcadores genéticos e fenotípicos em linhagens de laboratório para detectar os raros casos nos quais os pares cromossômicos I ou III atuam como par sexual.

Estudos de competição intra e interespecífica foram realizados com *M. scalaris* por SPRINGER (1967) e DOSCHEK (1972) que estudaram populações fundadas com diferentes frequências iniciais de machos portadores do "fator M" ligado aos cromossomos I, II e III. O cromossomo II^m sempre foi mal sucedido, o cromossomo I^m foi o melhor em garrafas com superpopulação e o cromossomo III^m foi o melhor em caixas de populações. SPRINGER (op. cit.) observou no campo somente a determinação do sexo associada ao cromossomo I.

KNEIDEL (1985) estudou *Megaselia scalaris* e *Fannia howard* em competição por recursos efêmeros. As duas espécies que alimentam-se de material em decomposição, foram mantidas em cinco densidades e duas situações nutricionais: recursos muito divididos (12 pedaços de 0,5 g de rim de porco) ou pouco divididos (3 pedaços de 2 g do mesmo material). Embora na situação de recursos muito divididos, por reduzir a competição tenha ocorrido coexistência por longo tempo, *M. scalaris* revelou-se melhor competidora que *Fannia howard* em todas as situações.

A variabilidade genética de *Megaselia scalaris* foi estudada através de cruzamentos e pela análise de populações. VETORAZZI (1987) estudou os componentes do valor adaptativo de *M. scalaris* de três linhagens geográficas, em três tipos de populações com diferenças na quantidade de variabilidade genética inicial. Não observou diferenças expressivas entre as populações, significando que a quantidade de variabilidade genética inicial não afetou todos os parâmetros analisados. ZANON (1991) testou a produtividade através de três tipos de cruzamentos com casais geneticamente diferentes, não obtendo resultados conclusivos. REIS *et al.* (1989) encontraram variação no tempo de desenvolvimento em *M. scalaris*, sendo que o grau de variabilidade genética neste caráter é menor que o normalmente existente em caracteres morfológicos, mas é maior que o encontrado em outros insetos. ZANON (*op. cit.*), em estudos de endocruzamento comparou, através de análise morfométrica, os descendentes da primeira e da décima-quarta geração, encontrando uma redução na variabilidade de muitos caracteres, provavelmente devido a um aumento da homozigose.

SILVA (1991) observou que a atividade sexual afeta dife-



rentemente machos e fêmeas e as linhagens geográficas, mas não observou diferenças entre os sexos nas correspondentes variâncias genéticas aditivas.

O presente trabalho é um estudo de variação interpopulacional de componentes do valor adaptativo de *Megaselia scalaris* de diferentes procedências geográficas. Mais que medidas de componentes do valor adaptativo, pretendeu-se uma comparação de diferentes linhagens que, procedentes de populações diferentes, devem ser diversas geneticamente.

Localidade	Símbolo
Caapinas (SP)	CAO
Jaboticabal (SP)	JAB
Rio Claro (SP)	CIA
São José do Rio Preto (SP)	PRE
Barras de Guaratiba (RJ)	BGA
Barras de Piraí (RJ)	PIR
Campos Gerais (RJ)	GMA
Itatiba (RJ)	ITA
Seropédica (RJ)	SER
Colônia (GO)	COL

O meio de cultura utilizado para a manutenção dos mosquitos e a realização dos experimentos foi a base de nutrição artificial com a seguinte composição: água (1000 ml), Fubá (100 g), Farinha de trigo (100 g), Araruta (50 g), Melado (água e açúcar, 25 ml), Fermento Fleischmann (5 g), Solução alcoólica de Nipagin a 2% (5 ml) e Ácido propiônico (2 ml), conforme MOURÃO (1987).

Para aumentar a superfície de posse das moscas, foi

II. MATERIAIS E METODOS

Foram utilizadas dez linhagens do díptero forídeo *Megaselia scalaris* Loew, 1866, dos estoques do Departamento de Biologia do IBILCE (UNESP) de São José do Rio Preto. O tempo de manutenção das moscas nos estoques foi de seis anos para as linhagens do estado de São Paulo, dois para as do estado do Rio de Janeiro e um para a de Goiânia. As procedências e os símbolos usados para as linhagens estão indicados abaixo.

Localidade	Símbolo
Campinas (SP)	CAM
Jaboticabal (SP)	JAB
Rio Claro (SP)	CLA
São José do Rio Preto (SP)	PRE
Barra da Guaratiba (RJ)	GUA
Barra do Piraí (RJ)	PIR
Campo Grande (RJ)	GRA
Itatiaia (RJ)	ITA
Seropédica (RJ)	SER
Goiânia (GO)	GOI

O meio de cultura utilizado para a manutenção dos estoques e a realização dos experimentos foi à base de fubá-trigo-araruta com a seguinte composição: Água (1000 ml), Fubá (100 g), Farinha de trigo (100 g), Araruta (30 g), Melado (água e açúcar, 25 ml), Fermento Fleischmann (8 g), Solução alcoblica de Nipagin a 7% (8 ml) e Ácido propiônico (2 ml), conforme MOURÃO (1987).

Para aumentar a superfície de pouso das moscas, foi

colocada nas garrafas uma tira quádrupla de guardanapo de papel absorvente em forma de arco, com as extremidades enterradas nos bordos do meio de cultura. Para dificultar o desenvolvimento de fungos, as tiras de papel foram previamente embebidas em uma solução alcoblica de Nipagin a 2% e secas em estufa. Todos os experimentos foram realizados em câmara de temperatura constante ($25 \pm 1,0^{\circ} \text{C}$) com umidade relativa de aproximadamente 80% e fotoperíodos de doze horas.

Com as dez linhagens foram fundadas trinta populações experimentais, com três réplicas (**R1**, **R2** e **R3**) de cada linhagem, que foram mantidas pela técnica da transferência seriada. Esta técnica, proposta por BUZZATTI-TRAVERSO (1955) e modificada por DOBZHANSKY & PAVLOVSKY (1961), encontra-se descrita em TADEI & MOURÃO (1981).

As moscas fundadoras são introduzidas em uma garrafa na qual depositam ovos durante uma semana. No sétimo dia, e sucessivamente a cada sete dias, as moscas sobreviventes são coletadas, eterizadas, contadas e transferidas para uma garrafa nova. Quando as moscas começam a nascer nas garrafas em que os ovos foram depositados, a cada censo elas são coletadas, eterizadas, contadas e transferidas para a garrafa nova juntamente com os adultos sobreviventes. No 35o. dia, correspondente ao quinto censo, a população tem cinco garrafas, e em cada um dos censos seguintes é feita uma garrafa nova e descartada a mais velha das cinco existentes. Desse modo, a parcela adulta da população fica sempre em uma única garrafa com meio de cultura novo. As outras quatro garrafas contêm ovos, larvas, pupas e moscas recém-emergidas, que constituem a parcela jovem da população.

Segundo esta técnica os nascimentos são discretos, pois



são considerados apenas no momento dos censos, quando os jovens são introduzidos na garrafa nova juntamente com os adultos sobreviventes (veja LEVENE, apêndice em DOBZHANSKY & PAVLOVSKY, 1961). O mesmo acontece com a mortalidade, que é registrada somente nos dias dos censos, embora, assim como os nascimentos, possa ocorrer em qualquer dia da semana.

No presente trabalho foram feitas modificações da técnica de forma a serem realizados dois censos semanais, um da parcela adulta da população e outro das parcelas adulta e jovem. Um dos censos semanais, o da parcela adulta da população, foi realizado às quintas-feiras, quando somente as moscas sobreviventes foram eterizadas, contadas por sexo e introduzidas em uma garrafa nova, denominada **garrafa 5**. Cinco dias depois (terça-feira), as moscas adultas sobreviventes e as jovens recém-emergidas foram coletadas separadamente, eterizadas, contadas por sexo e colocadas em uma outra garrafa nova, chamada de **garrafa 2**. Assim, a cada semana, são acrescentadas em cada população duas garrafas novas, uma com moscas adultas sobreviventes do censo anterior e a outra com moscas adultas sobreviventes e jovens recém-emergidas (Figura 1).

Nos censos da parcela jovem da população também foi considerado o tipo de garrafa, isto é, se oriundos de garrafas nas quais os adultos permaneceram por dois dias (**garrafas 2**) ou cinco dias (**garrafas 5**). Desta forma, os adultos foram contados duas vezes por semana (às terças e quintas-feiras) e os jovens apenas uma vez (às terças-feiras).

As garrafas **2** e **5** diferem no número de dias em que os adultos permaneceram nelas e nos tipos de moscas que passaram a conter quando foram introduzidas na população: nas **garrafas 2** (in-

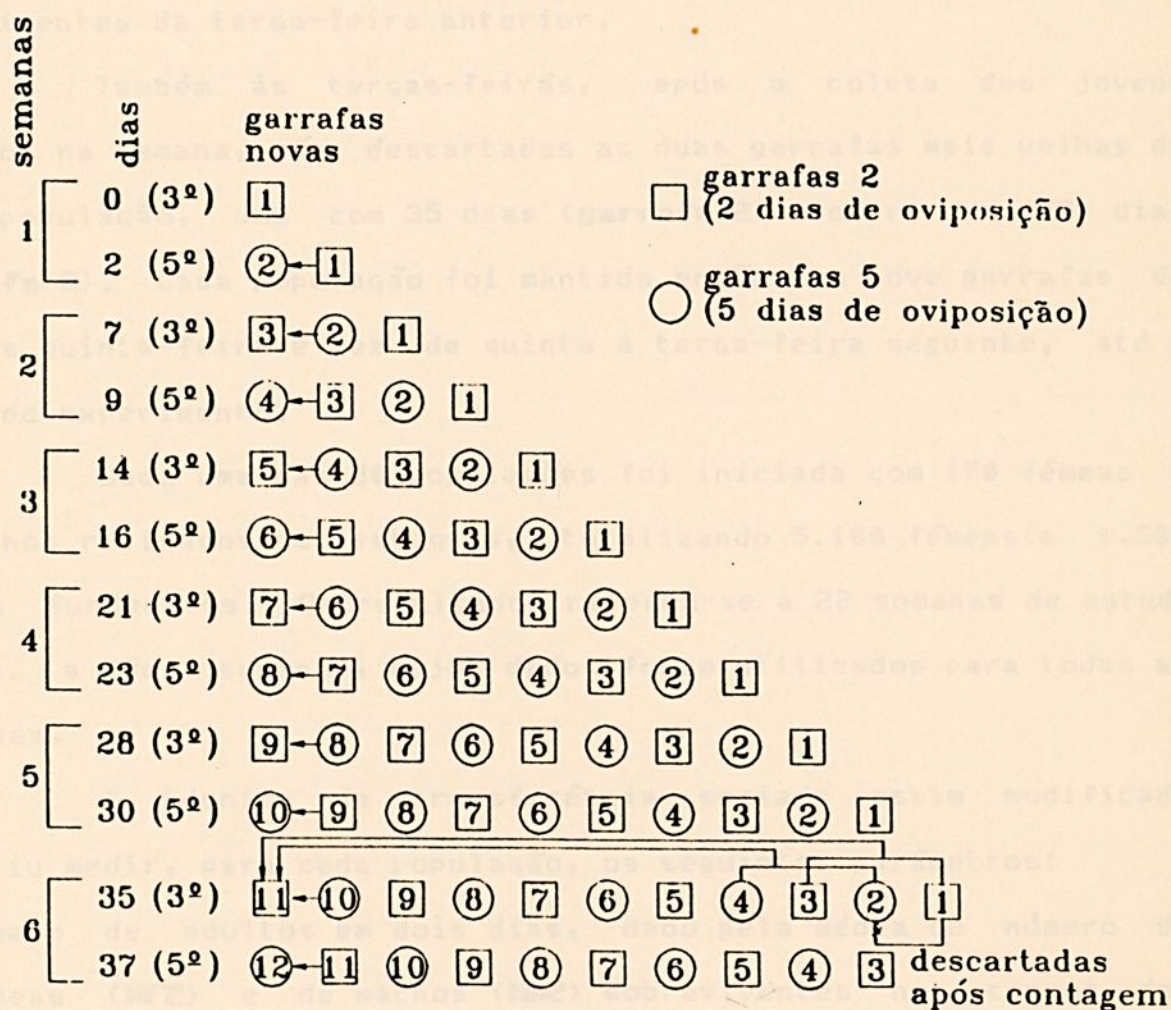


Figura 1. Técnica da transferência seriada
(modificada de Tadei, 1975)

troduzidas às terças-feiras) as moscas adultas sobreviventes da quinta-feira e os jovens nascidos desde a terça-feira anterior permaneceram durante dois dias, nas garrafas 3 (introduzidas às quintas-feiras) permaneceram durante cinco dias apenas os adultos sobreviventes da terça-feira anterior.

Também às terças-feiras, após a coleta dos jovens nascidos na semana, são descartadas as duas garrafas mais velhas de cada população, uma com 35 dias (garrafa 2) e outra com 33 dias (garrafa 5). Cada população foi mantida então com nove garrafas de terça a quinta-feira e dez de quinta à terça-feira seguinte, até o final do experimento.

Cada uma das 30 populações foi iniciada com 170 fêmeas e 50 machos retirados dos estoques, totalizando 5.100 fêmeas e 1.500 machos fundadores. Os resultados referem-se a 22 semanas de estudo (da 7a. a 28a. semana), cujos dados foram utilizados para todas as análises.

A técnica da transferência seriada assim modificada permitiu medir, para cada população, os seguintes parâmetros:

1. Número de adultos em dois dias, dado pela média do número de fêmeas (NF2) e de machos (NM2) sobreviventes nos censos das quintas-feiras. O número total (NT2) é dado pela soma dos números de fêmeas e machos.
2. Número de adultos em sete dias, dado pela média dos números de fêmeas (NF7) e pelo número absoluto dos raros machos (NM7) existentes nos censos das terças-feiras. O número total (NT7) resulta da soma dos números de fêmeas e machos.
3. Porcentagem de fêmeas adultas em dois dias (XF2), dada pela expressão $XF2 = 100 (NF2/NT2)$.

4. Produtividade de garrafas 2 (PT2), dada pelo número de fêmeas (PF2) e de machos (PM2) nascidos nestas garrafas em uma semana.
5. Produtividade de garrafas 5 (PT5), dada pelo número de fêmeas (PF5) e de machos (PM5) nascidos nestas garrafas em uma semana.
6. Produtividade total, de fêmeas e de machos em sete dias (PT7, PF7 e PM7) dadas, respectivamente, pelas somas das produtividades total, de fêmeas e de machos nascidos nas garrafas 2 e 5 em uma semana.
7. Porcentagem de fêmeas jovens das garrafas 2 (XFJ2), das garrafas 5 (XFJ5) e total (XFJ7), dadas pela expressão
- $$XFJ_n = 100 (PF_n/PT_n), \text{ sendo } n \text{ respectivamente } 2, 5 \text{ e } 7.$$
8. Produtividade por 100 fêmeas, por dia, em dois, cinco e sete dias de oviposição (PFD2, PFD5 e PFD7), dadas pela expressão
- $$PFD_n = 100((PT_n/NF_n)/n), \text{ sendo } n \text{ } 2, 5 \text{ e } 7, \text{ respectivamente.}$$
9. Mortalidade relativa de adultos
- a) Total, de fêmeas e de machos, em dois dias de permanência nas garrafas (NT2, NF2 e NM2) dadas pelas expressões
- $$NT2 = 100 ((NT7+PT7)-NT2s)/(NT7+PT7)$$
- $$NF2 = 100 ((NF7+PF7)-NF2s)/(NF7+PF7)$$
- $$NM2 = 100 ((NM7+PM7)-NM2s)/(NM7+PM7)$$
- b) Total e de fêmeas em cinco dias de permanência nas garrafas (NT5 e NF5) dadas pelas expressões
- $$NT5 = 100 (NT2-NT7s)/NT2$$
- $$NF5 = 100 (NF2-NF7s)/NF2$$

c) Total e de fêmeas em sete dias de permanência nas garrafas 2 e 5 (MT7 e MF7) dadas pelas expressões

$$MT7 = 100 ((NT7+PT7)-NT7_s)/(NT7+PT7)$$

$$MF7 = 100 ((NF7+PF7)-NF7_s)/(NF7+PF7)$$

Todos os termos subtraídos nas expressões de mortalidade relativa, referem-se aos números de moscas sobreviventes no censo seguinte (indicados pela letra s).

10. Mortalidade de fêmeas por dia, em dois (MFD2), cinco (MFD5) e sete (MFD7) dias, dadas pela expressão MF_n/n , sendo n 2, 5 e 7, respectivamente.

11. Razão produtividade/mortalidade total (RT2), de fêmeas (RF2) e de machos (RM2) em dois dias, de fêmeas em cinco (RF5) e em sete dias (RF7), dadas pelo quociente entre as respectivas produtividades e mortalidades.

12. Estimativa da longevidade

Se em uma população, os processos de nascimento e morte dos indivíduos são contínuos e constantes, a longevidade média (μ) é igual ao número médio de indivíduos vivos (N), dividido pelo número médio de nascidos na unidade de tempo (B).

Na técnica da transferência seriada, o processo de nascimentos é discreto, isto é, ocorre quando os jovens nascidos nas garrafas durante um determinado intervalo de tempo, são adicionados à população adulta. Se a longevidade média for muito maior que o intervalo de tempo entre os nascimentos, ela pode ser calculada como descrito acima. No entanto, no presente trabalho, a longevidade média é apenas cerca de duas vezes maior que o intervalo entre os nascimentos, requerendo a introdução de um fator de correção.

Essa correção pode ser feita utilizando a equação

$a/c = N/B = e^{-c/m} / (1 - e^{-c/m})$, desenvolvida por LEVENE (in DOBZHANSKY & PAVLOVSKY, 1961) para estimativas da longevidade média de indivíduos em populações, onde a é a longevidade média bruta, m é a longevidade corrigida e c é o intervalo de tempo entre os nascimentos. A proximidade de a para m depende da razão $r = m/c$ e será tanto maior quanto maior for a longevidade média em relação ao intervalo de tempo c .

Resolvendo a equação para m e aplicando a propriedade dos

logaritmos, temos: $m = \frac{c}{\ln((c/a)+1)}$

Neste trabalho, o intervalo de tempo entre os nascimentos

é de sete dias. Assim, $m = \frac{7}{\ln((7/a)+1)}$

No momento do descarte das populações, portanto na 29a. semana de manutenção, as moscas foram utilizadas para o estudo da longevidade de machos. As moscas foram obtidas esvaziando-se as garrafas nas quais as populações estavam sendo mantidas, coletando-se as recém-emergidas após dois dias. Das populações de cada linhagem foram colocados em garrafas 150 machos (50 por garrafa) com dois dias de vida, em média. As trinta garrafas foram observadas diariamente até a morte de todos os machos, anotando-se o número de mortos e, a cada três dias, transferindo-se os sobreviventes para garrafas novas.

13. Índices de adaptação.

O grau de adaptabilidade das populações pode ser estabelecido por medidas de caráter relativo, tais como os índices de

adaptação. Estes índices são calculados pela expressão $IA = TP.DV.FC$ para fêmeas, machos e total, nos quais a fração **TP** corresponde ao tamanho populacional, **DV** à duração da vida e **FC** ao fator de crescimento. A fração tamanho populacional é composta pelo número de adultos e pela produtividade, a fração duração da vida pela longevidade e pela mortalidade e o fator de crescimento, pela razão produtividade/mortalidade.

Para a composição de cada uma destas frações foi tomado de cada linhagem, o valor médio da variável analisada e transformado em um valor percentual da média de médias das dez linhagens, para esta variável, sendo assim padronizadas as médias das variáveis estudadas.

No cálculo do índice de adaptação absoluto, o efeito multiplicativo das variáveis padronizadas obedece a razão direta ou inversa, dependendo se sua contribuição é positiva ou negativa para o estado-de-ser-adaptado da população. Neste trabalho, das variáveis analisadas, apenas a mortalidade foi considerada na razão inversa.

Os índices de adaptação absolutos foram calculados pelas expressões abaixo:

$$IA(\text{fêmeas}) = (NF2.NF7.PF2.PF5) \cdot (1/NF2.1/NF5.LF) \cdot (RF2.RF5)$$

$$IA(\text{machos}) = (NM2.PM2.PM5) \cdot (1/NM2.LM) \cdot (RM2)$$

$$IA(\text{total}) = (NT2.NT7.PT2.PT5) \cdot (1/NT2.1/NT5.LT) \cdot (RT2.RT5)$$

Para a obtenção dos índices de adaptação relativos, atribuiu-se ao maior índice absoluto o valor 1,0, sendo os demais calculados como percentuais deste valor.

14. Análise de componentes principais (ACP)

A finalidade da análise de componentes principais é simplificar a estrutura dos dados de forma a poder explicar, com poucas componentes, a maior parte das informações contidas nas variáveis estudadas, sem obedecer a um modelo fixado "a priori" (MARDIA et al., 1979; CUADRAS, 1981). Estas componentes são obtidas a partir de combinações lineares das variáveis observadas, ortogonais entre si, que modificam qualquer série de variáveis em uma nova série de variáveis não correlacionadas, com a propriedade de apresentarem variância máxima.

Para este tipo de análise, foram utilizadas nove variáveis de fêmeas (NF2, NF7, XF2, PF2, PF5, XFJ7, NF7, RF2, LF) e sete variáveis comuns aos dois sexos (NF2 e NM2, NF7 e NM7, PF2 e PM2, PF5 e PM5, PF7 e PM7, NF2 e NM2, RF2 e RM2).

Nas 30 populações, cada variável foi analisada pela média dos 22 censos considerados. Foi feita a padronização, calculando-se a média de médias e subtraindo desse valor cada uma das médias, sendo este resultado dividido pelo desvio-padrão.

Com as médias padronizadas construiu-se uma matriz de correlação cuja diagonalização leva às componentes principais constituindo-se, agora, de um conjunto de novas variáveis não correlacionadas (ortogonais) que exibem variância máxima.

O número de componentes obtidas é o mesmo das variáveis utilizadas, mas geralmente as duas primeiras componentes explicam a maior parte das diferenças entre as populações, sendo por esta razão consideradas apenas estas.

Cada componente é constituída pela contribuição diferen-

cial (peso) de todas as variáveis originais. Admite-se arbitrariamente como contribuições relevantes aquelas cujos quadrados excedem o inverso do número de variáveis. Os sinais contrários das contribuições das variáveis para cada componente, significam apenas que essas variáveis se contrapõem, isto é, têm efeitos contrários na explicação das diferenças entre as populações. A interpretação do significado de cada componente principal é feita considerando-se a contribuição de cada variável para aquela componente. Essa interpretação é um pouco subjetiva e nem sempre é imediata.

Para a visualização da disposição das populações, considerando-se apenas as duas primeiras componentes, construiu-se um gráfico com números padronizados obtidos da seguinte maneira: subtrai-se do valor observado original de cada variável a sua média das linhagens e multiplica-se o resultado pela sua contribuição na componente. Somando-se os resultados de todas as variáveis, obtém-se o valor que a primeira componente dá àquela linhagem. Este procedimento é repetido para a segunda componente. Os valores maiores que a média de todas as linhagens serão positivos, e os menores, negativos. O gráfico terá então, como ponto central, em abscissa, a combinação linear da média das linhagens determinada pela primeira componente e, em ordenada, a determinada pela segunda componente.

Aos valores obtidos dessa maneira, que constituem uma nova série de variáveis que contém o máximo possível das informações originais, pode-se aplicar os procedimentos estatísticos usuais.

A homogeneidade das médias foi analisada pelo **F** de Fisher; comparações múltiplas de médias foram feitas pelo **U** de Tukey e para diferenças entre duas médias utilizou-se o **t** de Student com a

correção de Welch para os graus de liberdade. A tendência ou não de aumento ou redução das variáveis no tempo, foi verificada por análise de regressão linear das médias dos censos. A existência ou não de associação entre variáveis foi verificada por análise de correlação.

III. RESULTADOS

Os dados apresentados neste trabalho resultaram do estudo de parâmetros populacionais de componentes do valor adaptativo e do estado-de-ser-adaptado de **Megaselia scalaris**, relacionados com variabilidade genética interpopulacional, representada pelas dez linhagens.

III.1. Números de adultos

Os resultados de todos os censos referentes ao número de moscas adultas são apresentados nas Tabelas 1 a 4. Foram contadas cerca de 320.000 moscas adultas, sendo aproximadamente 80% fêmeas e 20% machos.

Na Tabela 1 encontram-se os números médios, respectivamente, de fêmeas e machos adultos das três réplicas das dez linhagens com dois dias de permanência nas garrafas (**NF2** e **NM2**). Na Tabela 2 encontram-se os números médios de fêmeas e os números absolutos de machos, das três réplicas, com sete dias de permanência nas garrafas (**NF7** e **NM7**).

Na Tabela 1 observa-se que o número de fêmeas é superior ao de machos com diferenças significativas em todas as populações, sendo que em 22 delas o número de fêmeas é mais que o dobro do de machos. Existem diferenças significativas entre os números de fêmeas das três réplicas de quatro das 10 linhagens (**PRE**, **PIR**, **ITA** e **SER**), sendo que duas delas não diferem segundo o teste de Tukey. Contudo, para os machos, não há diferenças significativas entre as réplicas das dez linhagens.

Na Tabela 2 são apresentadas as médias de fêmeas das três



réplicas, e o número absoluto de machos de cada réplica. Enquanto que para as fêmeas as médias variaram de 95 em **R2** de **PRE** à 258 em **R1** de **SER**, em 13 das 30 populações não foram encontrados machos nos 22 censos considerados, sendo que em 15 populações o número médio de machos foi inferior a um por censo. As populações com os maiores números de machos, **R2** de **PRE** e de **GUA**, apresentaram em média 2,2 e 1,3 machos por censo, respectivamente. Dos 660 censos realizados, após sete dias de permanência das moscas adultas nas garrafas, apenas 36 apresentaram machos. Como observado na tabela 1, existem diferenças significativas entre as réplicas das mesmas quatro linhagens. Em duas das quatro linhagens, testes de Tukey mostraram que a diferença é devida ao desvio de uma das réplicas.

Na Tabela 3 encontra-se o número total médio e a porcentagem de fêmeas das três réplicas de cada linhagem em dois dias de permanência nas garrafas. As réplicas de **GUA** foram as que apresentaram as menores médias (241, 216 e 245) sendo inferior apenas **R3** de **ITA** com 210 moscas, e as maiores médias, foram encontradas em **R1** e **R3** de **SER** (450 e 439) e **R2** de **CLA** (412). Observa-se grandes diferenças nos números de machos e fêmeas, a porcentagem de fêmeas é maior que 70% em 20 populações e só é menor que 60% em uma população (**R2** de **PRE**).

Existem diferenças significativas entre as réplicas do total em três linhagens mas, nos três casos as diferenças são devidas ao desvio de uma das réplicas. No entanto, as porcentagens de fêmeas são homogêneas nas três réplicas das dez linhagens.

As médias de médias das réplicas de todas as variáveis analisadas nas Tabelas 1 a 3, são apresentadas na Tabela 4. Foram



observadas diferenças significativas para as médias de fêmeas e machos 2 em todas as linhagens, bem como para as dez linhagens em todas as variáveis. As análises através do teste de Tukey mostram as seguintes distribuições das médias:

MM2 (W: 5% = 41,48)

GUA	GOI	PIR	ITA	CAN	GRA	JAB	CLA	PRE	SER
67	69	85	89	98	105	109	111	112	116

NF2 (W: 5% = 63,09)

GUA	CAN	ITA	PRE	PIR	GOI	JAB	CLA	GRA	SER
167	170	170	180	237	242	245	262	268	302

NT2 (W: 5% = 90,46)

GUA	ITA	CAN	PRE	GOI	PIR	JAB	CLA	GRA	SER
234	258	268	292	311	322	354	372	372	418

NF7 (W: 5% = 47,98)

CAN	GUA	ITA	PRE	PIR	JAB	GOI	CLA	GRA	SER
107	122	127	140	169	173	179	196	208	232

XF2 (U: 5% = 9,13)

CAM	PRE	ITA	JAB	CLA	GUA	GRA	PIR	SER	GOI
62	62	67	70	71	72	73	74	74	78

Observa-se pela distribuição de médias relativas às fêmeas, que praticamente as mesmas linhagens possuem as menores e as maiores médias. Os números de fêmeas e machos são comuns apenas nos extremos, indicando estratégias diferentes na manutenção dos respectivos número de adultos. Observa-se também que as médias de fêmeas formam quatro e cinco grupos (NF2 e NF7 respectivamente), indicando que a variação no número de adultos deste sexo é grande entre as linhagens. Como o número total de adultos 2 tem mais fêmeas que machos, e para esses (NM2), as médias formam três grupos, o NT2 possui quatro grupos de médias com praticamente a mesma ordem de distribuição que NF2.

Tabela 1. Médias e erros padrões do número de fêmeas e de machos (NF2 e NM2) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade de médias; t para diferença entre médias; *:P<0,05; **:P<0,01).

L		R1	R2	R3	F
CAM	NF2	179 ± 11	162 ± 13	169 ± 11	0,54
	NM2	113 ± 11	100 ± 12	80 ± 11	2,03
	t	4,16**	3,49**	5,62**	
JAB	NF2	257 ± 12	247 ± 19	233 ± 52	0,51
	NM2	103 ± 9	109 ± 11	114 ± 12	0,30
	t	10,34**	6,24**	5,13**	
CLA	NF2	240 ± 19	291 ± 19	253 ± 19	1,91
	NM2	105 ± 13	120 ± 14	108 ± 11	0,61
	t	5,93**	6,93**	6,61**	
PRE	NF2	219 ± 21	121 ± 7	200 ± 14	11,85**
	NM2	125 ± 16	94 ± 9	116 ± 13	1,54
	t	3,64**	2,28*	4,33**	
GUA	NF2	175 ± 12	156 ± 15	171 ± 13	0,57
	NM2	66 ± 8	61 ± 9	74 ± 10	0,53
	t	7,53**	5,32**	6,02**	
PIR	NF2	216 ± 17	274 ± 18	222 ± 18	3,22*
	NM2	81 ± 10	94 ± 9	80 ± 9	0,69
	t	6,70**	9,02**	7,20**	
GRA	NF2	265 ± 17	259 ± 16	279 ± 18	0,37
	NM2	110 ± 13	103 ± 13	110 ± 12	0,14
	t	7,15**	7,72*	7,67**	
ITA	NF2	188 ± 9	185 ± 11	138 ± 12	7,18**
	NM2	92 ± 10	97 ± 12	73 ± 8	1,87
	t	7,40**	5,34**	4,56**	
SER	NF2	331 ± 12	263 ± 14	312 ± 15	6,81**
	NM2	119 ± 13	102 ± 13	126 ± 13	0,88
	t	11,99**	8,44*	9,20**	
GOI	NF2	232 ± 18	235 ± 22	258 ± 19	0,55
	NM2	70 ± 9	73 ± 9	65 ± 7	0,24
	t	8,24**	6,74**	9,80**	

Tabela 2. Médias e erros padrões do número de fêmeas e número absoluto de machos (NF7 e NM7) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade de médias; *:P<0,05; **:P<0,01).

L		R1	R2	R3	F
CAM	NF7	116 ± 9	97 ± 9	108 ± 9	1,19
	NM7	0	4	4	
JAB	NF7	165 ± 8	181 ± 17	174 ± 16	0,30
	NM7	0	0	1	
CLA	NF7	181 ± 16	216 ± 14	191 ± 15	1,42
	NM7	9	0	0	
PRE	NF7	174 ± 18	95 ± 6	150 ± 10	10,16**
	NM7	14	49	11	
GUA	NF7	129 ± 10	112 ± 11	126 ± 10	0,74
	NM7	21	28	16	
PIR	NF7	150 ± 12	195 ± 12	161 ± 13	3,61*
	NM7	0	0	0	
GRA	NF7	206 ± 16	199 ± 11	220 ± 16	0,53
	NM7	0	4	4	
ITA	NF7	141 ± 8	136 ± 10	103 ± 10	4,94*
	NM7	0	0	3	
SER	NF7	258 ± 10	201 ± 11	236 ± 13	6,24**
	NM7	11	3	2	
GOI	NF7	183 ± 18	167 ± 14	186 ± 13	0,46
	NM7	0	0	1	

Tabela 3. Médias e erros padrões do número total de moscas (NT2) e porcentagem de fêmeas (XF2) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade de médias; *:P(0,05); **:P(0,01)).

L		R1	R2	R3	F
CAM	NT2	292 ± 18	262 ± 19	249 ± 16	1,56
	XF2	62 ± 3	63 ± 3	69 ± 3	1,66
JAB	NT2	359 ± 18	356 ± 25	347 ± 28	0,08
	XF2	72 ± 2	70 ± 2	68 ± 2	1,19
CLA	NT2	346 ± 28	412 ± 30	360 ± 26	1,64
	XF2	70 ± 2	71 ± 2	70 ± 2	0,05
PRE	NT2	344 ± 27	215 ± 14	316 ± 24	9,30**
	XF2	64 ± 3	57 ± 2	65 ± 3	2,36
GUA	NT2	241 ± 17	216 ± 21	245 ± 19	0,66
	XF2	73 ± 2	72 ± 2	71 ± 2	0,23
PIR	NT2	297 ± 25	368 ± 24	302 ± 24	2,58
	XF2	74 ± 2	75 ± 3	74 ± 2	0,12
GRA	NT2	376 ± 27	362 ± 23	380 ± 27	0,14
	XF2	72 ± 2	73 ± 3	75 ± 2	0,25
ITA	NT2	284 ± 15	282 ± 16	210 ± 16	7,14**
	XF2	67 ± 2	67 ± 3	66 ± 3	0,07
SER	NT2	450 ± 20	365 ± 21	439 ± 24	4,70*
	XF2	75 ± 2	74 ± 3	72 ± 2	0,22
GOI	NT2	302 ± 23	308 ± 30	323 ± 23	0,19
	XF2	77 ± 2	77 ± 3	80 ± 3	0,90

111.2. Produtividade

Tabela 4. Médias e erros padrões do número de machos (NM2), de fêmeas (NF2 e NF7), total (NT2), e porcentagem de fêmeas (XF2) das dez linhagens (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; **:P<0,01).

L	NM2	NF2	t	NF7	NT2	XF2
CAM	98±10	170±10	5,12**	107± 8	268±16	62± 2
JAB	109± 9	245±16	7,52**	173±10	354±22	70± 2
CLA	111±11	262±18	7,29**	196±13	372±10	71± 2
PRE	112±10	180±12	4,35**	140±10	292±18	62± 2
GUA	67± 8	167±12	6,93**	122± 9	234±17	72± 2
PIR	85± 8	237±16	8,22**	169±11	322±23	74± 2
GRA	105±10	268±15	9,08**	208±12	372±22	73± 2
ITA	89± 8	170± 9	6,47**	127± 8	258±13	67± 3
SER	116±11	302±11	11,98**	232± 9	418±18	74± 2
GOI	69± 7	242±18	8,86**	179±14	311±23	78± 2
F	3,70**	11,90**		14,26**	8,41**	5,68**

III.2. Produtividade

As Tabelas de 5 a 14 contêm os dados de produtividade das populações, referentes às moscas jovens nascidas em uma semana, de garrafas com dois e cinco dias de oviposição e as somas desses números, que correspondem a sete dias de oviposição.

O número total de moscas jovens recenseadas foi pouco maior que 136.000, sendo aproximadamente 43% de fêmeas e 57% de machos. Na Tabela 5 são apresentados os números médios de fêmeas (PF2) e de machos (PM2) nascidos em uma semana nas garrafas onde as moscas adultas das populações depositaram ovos por dois dias. As médias de machos foram superiores às de fêmeas em nove das dez linhagens, mas apenas as diferenças relativas a duas réplicas das linhagens CAM, ITA e SER e as três réplicas da linhagem PRE, foram significativas. Somente na linhagem GOI, as médias das fêmeas foram superiores às dos machos, não sendo as diferenças significativas. A população R2 de CLA apresentou a maior produtividade tanto de fêmeas como de machos (71 e 95, respectivamente), a população R2 de PRE a menor de fêmeas (23) e a R3 de GUA a menor de machos (40). Os resultados das análises de variância mostraram que há homogeneidade entre as réplicas de todas as linhagens.

As médias da produtividade das populações referentes aos números de fêmeas (PF5) e de machos (PM5), para cinco dias de oviposição, são apresentadas na Tabela 6. Os números médios de machos produzidos são também, neste caso, superiores aos de fêmeas em nove das dez linhagens. As diferenças são significativas entre os números de machos e de fêmeas na réplica R1 de CLA, R2 de SER, nas três réplicas de PRE e, em R1 e R2 de GRA e ITA. Embora a linhagem GOI

possua médias de fêmeas superiores às de machos, estas não diferem estatisticamente. Entre as réplicas, apenas a linhagem **PRE** apresenta diferença significativa, sendo esta diferença devida à réplica **R2**, conforme demonstrado pelo teste de Tukey.

A Tabela 7 apresenta a soma das produtividades das garrafas onde as moscas adultas das populações depositaram ovos por dois e cinco dias, nas três réplicas das dez linhagens. Como mencionado acima, aqui também a linhagem **GOI** é a única que apresenta médias de fêmeas maiores que as de machos, embora as diferenças sejam não significativas. As maiores produtividades de fêmeas e machos foram respectivamente 120 e 151, ambas na réplica **R2** de **CLA**, sendo as menores de fêmeas em **R2** de **PRE** (42) e de machos em **R2** de **GUA** (74), observando-se diferenças significativas entre os números de fêmeas e de machos em dez das 30 populações. Quanto às diferenças entre réplicas, só foram significativas as referentes às fêmeas da linhagem **PRE** e machos da linhagem **ITA**, em ambas as situações, apenas uma das médias difere das outras duas, como demonstrado pelo teste de Tukey.

As Tabelas 8 e 9 contêm as produtividades totais em dois e cinco dias de oviposição e as respectivas porcentagens de fêmeas. Foram observadas diferenças significativas apenas entre as produtividades das réplicas nas linhagens **ITA**, em **PT2**, e **PRE**, em **PT5**. Quanto à porcentagem de fêmeas houve homogeneidade entre as réplicas de todas as linhagens, nas duas situações.

A soma das produtividades totais em dois e cinco dias de oviposição (**PT7**) e as porcentagens de fêmeas (**%FJ7**) desses números encontram-se na Tabela 10. A maior produtividade é a da réplica **R2** de **CLA** (270) e a menor a da **R2** de **GUA** (133), sendo a menor porcenta-

gem de fêmeas a de **R2** de **PRE** (29), e as maiores as das três réplicas de **60I**, que como esperado, são as únicas maiores que 50. Entre as réplicas observa-se diferenças significativas apenas na produtividade total das linhagens **PRE** e **ITA**, mas nestas linhagens testes de Tukey mostram que duas das três réplicas não diferem. Quanto à porcentagem de fêmeas, também neste caso há homogeneidade entre as réplicas das dez linhagens.

Os altos valores dos erros padrões das médias de produtividade nas garrafas com dois, cinco e sete dias de oviposição, são indicativos da grande variação no número de moscas produzidas, havendo censos em que foram registradas menos que dez moscas e em outros mais de 200. Em alguns censos os machos eram mais numerosos e em outros as fêmeas.

As médias de médias da produtividade de fêmeas, machos e total em dois, cinco e sete dias de oviposição, e as respectivas médias de médias da porcentagem de fêmeas encontram-se nas Tabelas de 11 a 13. Notam-se diferenças significativas entre machos e fêmeas nos três períodos de oviposição nas linhagens **PRE** e **ITA**, sendo que nas linhagens **CAN** e **SER** houve diferença significativa na produtividade 2 e 7, e na linhagem **GRA**, apenas na produtividade 5. Na maioria das linhagens os números de fêmeas e machos não diferem significativamente, podendo os altos valores dos erros padrões ter contribuído para esses resultados.

A produtividade de fêmeas 2 é significativamente maior que a produtividade de fêmeas 5 apenas na linhagem **CLA** ($t=2,67$; $P<0,05$). Para os machos, as produtividades nessas garrafas diferem nas linhagens **CLA** ($t=2,76$; $P<0,01$) e **ITA** ($t=2,08$; $P<0,05$), também

com médias maiores na produtividade 2. Portanto, das 20 comparações destas variáveis, apenas três mostraram diferenças significativas, indicando que os números de moscas produzidas nas garrafas 2 e 5 são muito semelhantes, tanto para fêmeas quanto para machos. Isso acontece porque o maior número de dias de permanência das fêmeas nas garrafas 5 foi compensado pelo maior número de fêmeas colocadas nas garrafas 2, pois nestas ficaram as adultas sobreviventes e as jovens nascidas na semana, e nas garrafas 5 apenas as adultas sobreviventes do censo anterior.

As médias das produtividades de fêmeas, machos e total em sete dias de oviposição (**PF7**, **PM7** e **PT7**) e a porcentagem de fêmeas jovens (**XFJ7**), encontram-se na Tabela 13. Em nove das dez linhagens, o número de machos é maior que o de fêmeas, sendo essa diferença significativa em quatro delas (**CAN**, **PRE**, **ITA** e **SER**). Somente em **GOI**, o número de fêmeas é maior que o de machos, não sendo esta diferença significativa. A maior produtividade de fêmeas e total é a da linhagem **JAB** (106 e 245, respectivamente) e a de machos é a da linhagem **SER** (140). A menor produtividade de fêmeas é a da linhagem **PRE** (64) e as de machos e total da linhagem **GUA** (79 e 145, respectivamente). Com exceção de **PRE** com 33% e **GOI** com 53%, as porcentagens de fêmeas em sete dias de oviposição estão entre 40% e 49%.

As linhagens diferem significativamente nos parâmetros analisados, conforme os valores de **F** apresentados nas Tabelas de 11 a 13, sendo os resultados dos testes de Tukey apresentados abaixo:

PF2 (U: 5%=24,50)

PRE	GUA	ITA	CAN	PIR	SER	GOI	GRA	JAB	CLA
34	35	36	42	50	52	54	54	57	62

PM2 (M: 5%=32,69)

GUA	GOI	PIR	ITA	PRE	GRA	CAN	SER	JAB	CLA
43	48	55	60	65	66	66	78	78	83

PT2 (M: 5%=53,64)

GUA	ITA	PRE	GOI	PIR	CAN	GRA	SER	JAB	CLA
78	96	99	102	105	108	120	130	135	145

XFJ2 (M: 5%=14,29)

PRE	CAN	ITA	SER	JAB	CLA	GUA	GRA	PIR	GOI
34	40	40	41	42	43	45	46	48	53

PF5 (M: 5%=18,91)

ITA	PRE	GUA	CLA	CAN	PIR	GRA	JAB	SER	GOI
29	30	30	43	45	46	47	49	50	53

PM5 (M: 5%=25,30)

GUA	ITA	GOI	PIR	CAN	CLA	PRE	JAB	SER	GRA
37	44	44	48	52	56	60	61	62	66

PT5 (M: 5%=37,47)

GUA	ITA	PRE	PIR	CAN	GOI	CLA	JAB	SER	GRA
67	73	90	94	97	97	99	110	112	113

XFJ5 (W: 5%=10,26)

PRE	ITA	GRA	CLA	GUA	JAB	SER	CAN	PIR	GOI
32	40	42	43	44	45	46	47	49	52

PF7 (W: 5%=41,37)

PRE	ITA	GUA	CAN	PIR	GRA	SER	CLA	JAB	GOI
64	65	66	87	96	101	102	105	106	107

PM7 (W: 5%=49,26)

GUA	GOI	PIR	ITA	CAN	PRE	GRA	JAB	CLA	SER
79	92	102	103	118	125	133	139	139	140

PT7 (W: 5%=84,08)

GUA	ITA	PRE	PIR	GOI	CAN	GRA	SER	CLA	JAB
145	168	189	198	199	205	234	242	244	245

XFJ7 (W: 5%=10,44)

PRE	ITA	CAN	JAB	CLA	GUA	GRA	SER	PIR	GOI
33	40	42	43	43	44	44	44	49	53

Observa-se que em oito dos 12 casos, há dois grupos de médias e que na maioria deles existem diferenças apenas entre os

extremos, indicando uma certa homogeneidade entre as linhagens para esses parâmetros.

A Tabela 14 contém as produtividades médias por 100 fêmeas por dia, em dois, cinco e sete dias de oviposição. A produtividade por fêmea em dois dias é significativamente maior que a produtividade por fêmea em cinco dias, em todas as linhagens. Isto é esperado, pois como já foi mencionado, nas garrafas 2 foram colocadas as adultas sobreviventes e as jovens nascidas na semana, e segundo MAINX (1964), ZANON (1982) e BENNER (1985), as fêmeas depositam a maior parte de seus ovos nos primeiros dias de oviposição.

Conforme demonstrado pelos valores de F obtidos, não há homogeneidade entre as linhagens nestas três variáveis, mostrando os testes de Tukey as seguintes distribuições de médias:

PFD2 (W: 5%=11,46)

SER	GOI	GRA	PIR	GUA	JAB	ITA	CLA	PRE	CAM
22	22	23	23	24	28	30	30	31	36

PFD5 (W: 5%=6,69)

SER	CLA	GRA	GUA	PIR	GOI	JAB	ITA	PRE	CAM
10	10	11	12	12	12	13	13	15	23

PFD7 (W: 5%=7,74)

SER	GRA	GOI	PIR	GUA	CLA	JAB	ITA	PRE	CAM
14	14	15	15	16	16	17	18	19	26

Tabela 5. Produtividade das três réplicas das 20

Também para estes parâmetros as diferenças entre linhagens estão restritas aos extremos. A linhagem **CAN** apresenta a maior produtividade nos três períodos de oviposição e **SER** as menores, sendo que nas demais linhagens não há constância na posição ocupada.

L	R1	R2	R3	F
CAN P12	45 ± 6	39 ± 6	41 ± 7	0,39
P12	75 ± 9	43 ± 8	57 ± 9	1,12
t	2,74*	2,77*	1,35	
JAB P12	58 ± 7	55 ± 7	57 ± 11	0,61
P12	78 ± 9	77 ± 10	79 ± 10	0,92
t	1,69	1,67	1,58	
CLA P12	57 ± 8	71 ± 10	58 ± 7	0,93
P12	78 ± 9	75 ± 11	83 ± 11	1,13
t	1,79	1,57	1,93	
PRE P12	36 ± 8	23 ± 4	43 ± 7	2,24
P12	49 ± 12	64 ± 8	74 ± 10	1,66
t	2,354	2,66**	2,47*	
CAN P12	40 ± 7	32 ± 6	33 ± 6	0,50
P12	46 ± 7	42 ± 8	40 ± 6	0,18
t	0,70	0,93	0,71	
PIR P12	44 ± 6	60 ± 7	47 ± 8	1,54
P12	51 ± 8	63 ± 8	58 ± 7	0,87
t	0,79	0,10	0,40	
SER P12	59 ± 9	46 ± 7	56 ± 8	0,73
P12	74 ± 12	68 ± 10	66 ± 8	0,57
t	1,01	1,17	0,85	
ITA P12	40 ± 6	48 ± 6	28 ± 4	1,64
P12	71 ± 10	67 ± 10	62 ± 6	3,13
t	2,58*	2,33*	1,98	
SER P12	35 ± 7	41 ± 7	60 ± 7	1,89
P12	38 ± 11	70 ± 7	83 ± 11	0,56
t	2,88*	2,84**	1,67	
COL P12	53 ± 6	52 ± 9	57 ± 7	0,13
P12	51 ± 7	46 ± 6	47 ± 6	0,20
t	0,72	0,65	1,11	

Tabela 5. Produtividade das três réplicas das populações dos dez locais, expressa pelo número médio de fêmeas (PF2) e de machos (PM2), com os respectivos erros padrões (F para homogeneidade de médias; t para diferença entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

L	R1	R2	R3	F
CAM PF2	45 $\pm$ 6	39 $\pm$ 6	41 $\pm$ 7	0,19
PM2	75 $\pm$ 9	68 $\pm$ 8	57 $\pm$ 9	1,12
t	2,74*	2,77*	1,35	
JAB PF2	58 $\pm$ 7	55 $\pm$ 9	57 $\pm$ 11	0,04
PM2	78 $\pm$ 9	77 $\pm$ 10	79 $\pm$ 10	0,02
t	1,69	1,67	1,58	
CLA PF2	57 $\pm$ 8	71 $\pm$ 10	58 $\pm$ 7	0,96
PM2	72 $\pm$ 9	95 $\pm$ 11	83 $\pm$ 11	1,15
t	1,29	1,57	1,93	
PRE PF2	36 $\pm$ 8	23 $\pm$ 4	43 $\pm$ 7	2,24
PM2	68 $\pm$ 12	54 $\pm$ 8	74 $\pm$ 10	1,06
t	2,35*	3,66**	2,49*	
GUA PF2	40 $\pm$ 6	32 $\pm$ 6	33 $\pm$ 6	0,50
PM2	46 $\pm$ 7	42 $\pm$ 8	40 $\pm$ 6	0,18
t	0,70	0,93	0,91	
PIR PF2	44 $\pm$ 6	60 $\pm$ 8	47 $\pm$ 6	1,54
PM2	51 $\pm$ 8	63 $\pm$ 8	50 $\pm$ 7	0,87
t	0,79	0,18	0,32	
GRA PF2	59 $\pm$ 9	46 $\pm$ 7	56 $\pm$ 8	0,76
PM2	74 $\pm$ 12	60 $\pm$ 10	66 $\pm$ 8	0,52
t	1,01	1,17	0,85	
ITA PF2	40 $\pm$ 6	40 $\pm$ 6	28 $\pm$ 4	1,64
PM2	71 $\pm$ 10	67 $\pm$ 10	42 $\pm$ 6	3,13
t	2,58*	2,35*	1,98	
SER PF2	55 $\pm$ 7	41 $\pm$ 7	60 $\pm$ 7	1,89
PM2	82 $\pm$ 11	70 $\pm$ 7	83 $\pm$ 11	0,56
t	2,08*	2,84**	1,69	
GOI PF2	53 $\pm$ 6	52 $\pm$ 9	57 $\pm$ 7	0,13
PM2	51 $\pm$ 7	46 $\pm$ 6	47 $\pm$ 6	0,20
t	0,22	0,65	1,11	

Tabela 6. Produtividade das três réplicas das populações dos dez locais, expressa pelo número médio de fêmeas (PF5) e de machos (PM5), com os respectivos erros padrões (F para homogeneidade de médias; t para diferença entre médias; *:P<0,05; **:P<0,01).

L		R1	R2	R3	F
CAM	PF5	48 ± 6	48 ± 6	40 ± 5	0,62
	PM5	57 ± 6	55 ± 6	44 ± 6	1,34
	t	0,98	0,83	0,50	
JAB	PF5	50 ± 4	53 ± 5	45 ± 6	0,61
	PM5	60 ± 6	63 ± 5	60 ± 6	0,12
	t	1,45	1,48	1,86	
CLA	PF5	38 ± 4	49 ± 5	41 ± 5	1,38
	PM5	56 ± 5	55 ± 7	56 ± 6	0,01
	t	2,54*	0,78	1,97	
PRE	PF5	38 ± 6	19 ± 2	33 ± 5	4,80*
	PM5	68 ± 7	50 ± 5	62 ± 8	2,02
	t	3,33**	5,69**	3,37**	
GUA	PF5	30 ± 4	27 ± 4	34 ± 5	0,72
	PM5	37 ± 3	32 ± 4	42 ± 5	1,30
	t	1,21	0,92	1,08	
PIR	PF5	45 ± 5	47 ± 4	46 ± 5	0,04
	PM5	47 ± 5	49 ± 6	47 ± 5	0,05
	t	0,32	0,32	0,16	
GRA	PF5	47 ± 6	42 ± 5	53 ± 7	0,77
	PM5	72 ± 8	61 ± 7	65 ± 9	0,47
	t	2,51*	2,09*	1,14	
ITA	PF5	31 ± 3	30 ± 3	26 ± 4	0,48
	PM5	48 ± 5	44 ± 4	38 ± 4	1,40
	t	2,97**	2,8**	2,06	
SER	PF5	48 ± 4	43 ± 5	59 ± 6	2,54
	PM5	55 ± 8	63 ± 8	67 ± 7	0,68
	t	0,88	2,07*	0,99	
GOI	PF5	53 ± 7	56 ± 8	50 ± 6	0,20
	PM5	44 ± 6	49 ± 6	40 ± 4	0,94
	t	1,05	0,64	1,44	

Tabela 7. Produtividade das três réplicas das populações dos dez locais, expressa pelo número médio de fêmeas (PF7) e de machos (PM7), com os respectivos erros padrões (F para homogeneidade de médias; t para diferença entre médias; *:P(0,05; **:P(0,01)).

L	R1	R2	R3	F
CAN PF7	93 ± 11	87 ± 11	81 ± 9	0,29
PM7	132 ± 13	123 ± 13	101 ± 12	1,59
t	2,27*	2,14*	1,22	
JAB PF7	108 ± 10	108 ± 12	102 ± 15	0,29
PM7	138 ± 13	140 ± 14	140 ± 14	0,59
t	1,79	1,76	1,88	
CLA PF7	95 ± 12	120 ± 12	99 ± 10	1,48
PM7	128 ± 13	151 ± 16	139 ± 14	0,57
t	1,89	1,50	2,42*	
PRE PF7	74 ± 12	42 ± 5	76 ± 9	4,51*
PM7	136 ± 15	104 ± 10	136 ± 15	1,87
t	3,25**	5,61**	3,52**	
GUA PF7	70 ± 8	59 ± 10	67 ± 9	0,39
PM7	83 ± 9	74 ± 10	82 ± 10	0,25
t	0,99	1,03	1,11	
PIR PF7	89 ± 10	107 ± 10	92 ± 11	0,86
PM7	98 ± 13	112 ± 10	97 ± 11	0,59
t	0,65	0,77	0,28	
GRA PF7	106 ± 14	88 ± 10	109 ± 12	0,77
PM7	146 ± 18	121 ± 15	131 ± 15	0,47
t	1,78	1,77	1,14	
ITA PF7	71 ± 7	70 ± 8	54 ± 7	1,64
PM7	119 ± 13	111 ± 12	80 ± 9	3,18*
t	3,30**	2,72*	2,37*	
SER PF7	103 ± 8	84 ± 10	119 ± 11	3,07
PM7	137 ± 16	133 ± 13	150 ± 15	0,38
t	1,90	3,67**	1,64	
GOI PF7	106 ± 11	108 ± 14	107 ± 11	0,00
PM7	95 ± 11	95 ± 10	87 ± 8	0,23
t	0,76	0,75	1,43	

Tabela 8. Médias e erros padrões da produtividade total (PT2) e da porcentagem de fêmeas jovens (XFJ2) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade de médias; *: $P < 0,05$).

L	R1	R2	R3	F
CAM PT2	120 ± 13	107 ± 12	98 ± 13	0,72
XFJ2	37 ± 3	38 ± 4	44 ± 5	0,74
JAB PT2	136 ± 14	132 ± 17	136 ± 18	0,03
XFJ2	44 ± 3	41 ± 4	40 ± 4	0,31
CLA PT2	129 ± 17	166 ± 20	141 ± 17	1,16
XFJ2	44 ± 4	42 ± 4	42 ± 3	0,20
PRE PT2	104 ± 17	77 ± 10	117 ± 15	1,83
XFJ2	33 ± 4	31 ± 4	40 ± 5	1,25
GUA PT2	86 ± 12	74 ± 13	73 ± 11	0,33
XFJ2	47 ± 3	44 ± 4	44 ± 3	0,31
PIR PT2	95 ± 12	123 ± 15	97 ± 12	1,43
XFJ2	47 ± 4	49 ± 4	49 ± 4	0,06
GRA PT2	133 ± 19	106 ± 15	122 ± 15	0,71
XFJ2	46 ± 5	46 ± 4	46 ± 4	0,00
ITA PT2	111 ± 14	107 ± 14	70 ± 9	3,25*
XFJ2	37 ± 4	40 ± 5	41 ± 5	0,19
SER PT2	137 ± 17	111 ± 11	143 ± 15	1,39
XFJ2	43 ± 3	36 ± 5	44 ± 4	1,09
GOI PT2	104 ± 12	98 ± 14	104 ± 12	0,09
XFJ2	52 ± 3	53 ± 3	54 ± 3	0,09

Tabela 9. Médias e erros padrões da produtividade total (PTS) e da porcentagem de fêmeas (XFJS) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade de médias; *: $P(0,05)$).

L	R1	R2	R3	F
CAM PTS	105 ± 11	103 ± 10	84 ± 10	1,28
XFJS	47 ± 4	46 ± 4	48 ± 3	0,07
JAB PTS	109 ± 9	116 ± 9	105 ± 11	0,30
XFJS	47 ± 3	45 ± 2	42 ± 2	1,58
CLA PTS	94 ± 9	104 ± 10	97 ± 10	0,24
XFJS	40 ± 2	47 ± 2	43 ± 3	2,00
PRE PTS	106 ± 10	69 ± 6	95 ± 11	4,17*
XFJS	35 ± 4	28 ± 2	34 ± 2	1,98
GUA PTS	67 ± 6	59 ± 8	76 ± 9	1,14
XFJS	44 ± 3	44 ± 3	45 ± 4	0,02
PIR PTS	92 ± 9	96 ± 9	92 ± 10	0,05
XFJS	49 ± 2	50 ± 2	49 ± 4	0,04
GRA PTS	118 ± 13	103 ± 12	118 ± 14	0,45
XFJS	38 ± 3	42 ± 3	45 ± 3	1,42
ITA PTS	79 ± 7	74 ± 6	64 ± 7	1,24
XFJS	40 ± 4	40 ± 3	40 ± 4	0,00
SER PTS	103 ± 9	106 ± 11	126 ± 12	1,43
XFJS	49 ± 3	43 ± 4	46 ± 3	0,60
GOI PTS	97 ± 12	105 ± 13	90 ± 8	0,50
XFJS	54 ± 2	50 ± 3	52 ± 3	0,39

Tabela 10. Médias e erros padrões da produtividade total (PT7) e da porcentagem de fêmeas (XFJ7) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade de médias; *:P<0,05).

L	R1	R2	R3	F
CAM PT7	224 ± 22	210 ± 20	182 ± 20	1,11
XFJ7	42 ± 3	42 ± 3	44 ± 3	0,12
JAB PT7	246 ± 22	248 ± 24	241 ± 27	0,02
XFJ7	46 ± 2	43 ± 2	41 ± 3	0,90
CLA PT7	224 ± 24	270 ± 26	238 ± 22	0,99
XFJ7	42 ± 2	44 ± 2	42 ± 2	0,38
PRE PT7	210 ± 23	146 ± 13	212 ± 22	3,53*
XFJ7	34 ± 3	29 ± 2	37 ± 3	2,57
GUA PT7	153 ± 17	133 ± 19	149 ± 18	0,33
XFJ7	46 ± 2	43 ± 3	43 ± 2	0,41
PIR PT7	187 ± 20	219 ± 19	189 ± 20	0,82
XFJ7	48 ± 2	49 ± 2	49 ± 4	0,09
GRA PT7	252 ± 29	209 ± 24	240 ± 26	0,68
XFJ7	42 ± 3	44 ± 3	46 ± 2	0,66
ITA PT7	190 ± 18	181 ± 8	134 ± 14	3,24*
XFJ7	39 ± 3	40 ± 3	40 ± 4	0,03
SER PT7	240 ± 23	217 ± 18	269 ± 24	1,43
XFJ7	46 ± 3	40 ± 4	45 ± 3	0,97
GOI PT7	201 ± 21	203 ± 23	194 ± 18	0,06
XFJ7	54 ± 2	52 ± 2	54 ± 4	0,34

Tabela 11. Produtividade média ($\bar{X} \pm Sx$) das dez linhagens para fêmeas (PF2), machos (PM2), total (PT2) e porcentagem de fêmeas jovens (%FJ2) (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

L	PF2	PM2	t	PT2	%FJ2
CAN	42 $\pm$ 5	66 $\pm$ 7	2,75*	108 $\pm$ 11	40 $\pm$ 4
JAB	57 $\pm$ 8	78 $\pm$ 8	1,90	135 $\pm$ 51	42 $\pm$ 3
CLA	62 $\pm$ 6	83 $\pm$ 9	2,03	145 $\pm$ 41	43 $\pm$ 3
PRE	34 $\pm$ 4	65 $\pm$ 7	3,92**	99 $\pm$ 10	34 $\pm$ 3
GUA	35 $\pm$ 5	43 $\pm$ 6	0,94	78 $\pm$ 11	45 $\pm$ 3
PIR	50 $\pm$ 6	55 $\pm$ 6	0,49	105 $\pm$ 11	48 $\pm$ 3
GRA	54 $\pm$ 6	66 $\pm$ 8	1,22	120 $\pm$ 41	46 $\pm$ 3
ITA	36 $\pm$ 5	60 $\pm$ 7	2,82**	96 $\pm$ 11	40 $\pm$ 4
SER	52 $\pm$ 5	78 $\pm$ 8	2,68*	130 $\pm$ 21	41 $\pm$ 3
GOI	54 $\pm$ 6	48 $\pm$ 5	0,77	102 $\pm$ 11	53 $\pm$ 2
F	3,14**	3,33**		2,93**	2,75**

Tabela 12. Produtividade média ($\bar{X} \pm S_x$) das dez linhagens para fêmeas (PF5), machos (PM5), total (PT5) e porcentagem de fêmeas jovens (%FJ5) (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

L	PF5	PM5	t	PT5	%FJ5
CAN	45 $\pm$ 4	52 $\pm$ 5	1,06	97 $\pm$ 7	47 $\pm$ 3
JAB	49 $\pm$ 4	61 $\pm$ 5	1,90	110 $\pm$ 8	45 $\pm$ 2
CLA	43 $\pm$ 4	56 $\pm$ 5	2,05	99 $\pm$ 8	43 $\pm$ 2
PRE	30 $\pm$ 3	60 $\pm$ 5	5,10**	90 $\pm$ 7	32 $\pm$ 5
GUA	30 $\pm$ 4	37 $\pm$ 7	1,18	67 $\pm$ 7	44 $\pm$ 3
PIR	46 $\pm$ 4	48 $\pm$ 5	0,31	94 $\pm$ 8	49 $\pm$ 2
GRA	47 $\pm$ 5	66 $\pm$ 6	2,26*	113 $\pm$ 11	42 $\pm$ 2
ITA	29 $\pm$ 2	44 $\pm$ 3	3,66**	73 $\pm$ 5	40 $\pm$ 2
SER	50 $\pm$ 4	62 $\pm$ 6	1,61	112 $\pm$ 9	46 $\pm$ 3
GOI	53 $\pm$ 6	44 $\pm$ 4	1,15	97 $\pm$ 10	52 $\pm$ 2
F	4,55**	3,87**		3,44**	5,70**

Tabela 13. Produtividade média ($\bar{X} \pm S_x$) das dez linhagens para fêmeas (PF7), machos (PM7), total (PT7) e porcentagem de fêmeas jovens (%FJ7) (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

L	PF7	PM7	t	PT7	%FJ7
CAM	87 $\pm$ 8	118 $\pm$ 11	2,28*	205 $\pm$ 17	42 $\pm$ 3
JAB	106 $\pm$ 11	139 $\pm$ 12	2,03	245 $\pm$ 22	43 $\pm$ 2
CLA	105 $\pm$ 9	139 $\pm$ 12	2,21	244 $\pm$ 21	43 $\pm$ 2
PRE	64 $\pm$ 7	125 $\pm$ 10	5,13**	189 $\pm$ 15	33 $\pm$ 2
GUA	66 $\pm$ 8	79 $\pm$ 9	1,12	145 $\pm$ 17	44 $\pm$ 2
PIR	96 $\pm$ 9	102 $\pm$ 10	0,45	198 $\pm$ 18	49 $\pm$ 2
GRA	101 $\pm$ 10	133 $\pm$ 13	1,86	234 $\pm$ 23	44 $\pm$ 2
ITA	65 $\pm$ 6	103 $\pm$ 10	3,43**	168 $\pm$ 14	40 $\pm$ 3
SER	102 $\pm$ 8	140 $\pm$ 13	2,50*	242 $\pm$ 19	44 $\pm$ 3
GOI	107 $\pm$ 11	92 $\pm$ 9	1,04	199 $\pm$ 20	53 $\pm$ 2
F	4,07**	3,90**		3,31**	4,93**

Tabela 14. Médias e erros padrões da produtividade diária por 100 fêmeas em dois (PFD2), cinco (PFD5) e sete dias (PFD7), para as dez linhagens (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; **: $P(0,01)$).

L	PFD2	PFD5	t	PFD7
CAM	36 ± 4	23 ± 3	5,44**	26 ± 3
JAB	28 ± 3	13 ± 1	5,44**	17 ± 2
CLA	30 ± 3	10 ± 1	5,83**	16 ± 2
PRE	31 ± 3	15 ± 1	5,44**	20 ± 2
GUA	24 ± 3	12 ± 1	3,86**	15 ± 2
PIR	23 ± 2	12 ± 1	5,50**	15 ± 2
GRA	23 ± 3	11 ± 1	4,31**	14 ± 2
ITA	30 ± 3	13 ± 1	4,75**	18 ± 2
SER	22 ± 2	10 ± 1	5,47**	13 ± 1
GOI	22 ± 2	12 ± 1	4,34**	15 ± 2
F	2,74**	6,05**		5,98**

III.3. Mortalidade.

As mortalidades médias relativas das dez linhagens são apresentadas nas Tabelas 15 a 20. A Tabela 15 contém a mortalidade de fêmeas e machos em dois dias de permanência nas garrafas. Em todas as populações, a mortalidade de machos é superior à de fêmeas, sendo que das 30 apenas cinco não diferiram significativamente (**R1** de **CAM**, **R1** de **PRE**, **R3** de **GUA**, **R2** de **PIR** e **R3** de **ITA**). A mortalidade de fêmeas variou de 6,4 em **R2** de **PRE** a 11,6 em **R1** de **CAM**, enquanto que a de machos variou de 10,9 em **R3** de **ITA** a 33,5 em **R2** de **SER**. Em 22 das 30 populações a mortalidade de machos é no mínimo o dobro da mortalidade de fêmeas.

Os resultados da análise de variância mostram que há homogeneidade entre as réplicas das populações das dez linhagens quanto à mortalidade de fêmeas e de machos, com uma única exceção, para machos, na linhagem **SER**. Neste caso, duas das três réplicas não diferem, segundo o teste de Tukey. A mortalidade média total relativa em dois dias de permanência das moscas nas garrafas encontra-se na Tabela 16. Essas médias variaram de 8,8 em **R3** de **ITA** a 14,4 em **R1** de **GOI**, não havendo diferenças significativas entre as réplicas em todas as linhagens.

A Tabela 17 contém as médias da mortalidade relativa de fêmeas em 5 dias de permanência nas garrafas. Como o número de machos é muito pequeno ou inexistente (Tabela 2), a mortalidade relativa destes não foi incluída na tabela, sendo de praticamente 100% em todas as populações. As médias da mortalidade relativa de fêmeas variaram de 19,5 em **R1** de **PRE** a 37,0 em **R2** de **CAM**. Não há diferenças significativas entre as réplicas das 10 linhagens.

Na Tabela 18 encontram-se as médias da mortalidade relativa das três réplicas, para machos em dois dias de permanência nas garrafas, e para fêmeas, em dois, cinco e sete dias. As linhagens são homogêneas para as duas primeiras variáveis (**MM2** e **MF2**), mas diferem significativamente quanto as outras duas (**MF5** e **MF7**). Nestes parâmetros, verifica-se a formação de dois grupos de médias, com a linhagem **CAM** destacando-se das demais, como demonstrado pelo teste de Tukey.

MF5 (U: 5%=8,68)

PRE	GRA	SER	CLA	JAB	ITA	GUA	PIR	GOI	CAM
21,0	21,0	21,8	23,2	24,3	24,6	25,4	26,5	26,7	34,0

MF7 (U: 5%=9,59)

PRE	SER	GRA	CLA	ITA	GUA	PIR	JAB	GOI	CAM
29,1	29,4	29,9	32,1	32,4	33,1	34,0	34,1	34,4	44,7

A alta mortalidade de fêmeas na linhagem **CAM** explica o fato desta linhagem, mesmo não apresentando a maior produtividade total (Tabela 13), possuir a maior produtividade por fêmea, como verificado na Tabela 14.

As comparações entre as mortalidades relativas das médias das três réplicas de machos e fêmeas (**MM2** e **MF2**) mostraram, pelos resultados do teste *t* de Student, diferenças significativas em todas as linhagens (Tabela 18). Diferenças significativas também foram verificadas entre as mortalidades de fêmeas (**MF2** e **MF5**), sendo **MF5** cerca de três vezes maior que **MF2**. Isto porque, além de **MF5** ter sido

determinada em mais que o dobro do tempo que **MF2**, nas garrafas 5 sb foram colocadas fêmeas adultas sobreviventes do censo anterior, e portanto, com idade média superior.

Quando se analisa as mortalidades relativas de fêmeas por dia, para dois e cinco dias de permanência nas garrafas (Tabela 19), observa-se que **MFDS** é significativamente maior que **MF02** apenas em três linhagens (**GUA**, **PIR** e **GOI**). As outras linhagens não apresentam diferenças significativas, devendo-se considerar que, embora as fêmeas 5 sejam em média mais velhas que as fêmeas 2, havia menos moscas por unidade de alimento, o que pode ter reduzido a mortalidade diária nestas linhagens. A mortalidade média relativa das dez linhagens foram comparadas por análise de variância e os resultados do teste de Tukey mostram a formação de dois grupos de médias.

MFDS (U: 5%=1,73)

PRE	GRA	SER	CLA	JAB	ITA	GUA	PIR	GOI	CAN
4,2	4,2	4,4	4,6	4,8	4,9	5,1	5,2	5,3	6,8

O mesmo acontece com a mortalidade de fêmeas por dia em **MF07**, cuja diferença significativa entre as linhagens pode ser atribuída à diferença em **MFDS**, já que há homogeneidade entre as linhagens em **MF02**.

MF07 (U: 5%=1,37)

PRE	SER	GRA	CLA	ITA	GUA	JAB	PIR	GOI	CAN
4,2	4,2	4,3	4,6	4,6	4,7	4,9	4,9	4,9	6,4

Na Tabela 20 encontra-se a mortalidade total relativa em dois, cinco e sete dias de permanência nas garrafas. Existe homogeneidade entre as médias das linhagens em **MT2**, mas não em **MT5**, sendo formados dois grupos com apenas as linhagens **PRE** e **ITA** em comum.

MT5 (W: 5%=8,50)

BOI	GRA	SER	GUA	PIR	CLA	JAB	PRE	ITA	CAM
37,8	38,2	38,5	42,1	42,1	42,3	42,4	45,8	45,9	52,7

As diferenças entre as linhagens em **MT5** devem ser atribuídas às diferenças em **MF5** (Tabela 18), porque a mortalidade de machos 5, que está incluída neste parâmetro é, como já foi mencionado, próxima de 100% em todas as linhagens. As diferenças significativas entre **MT2** e **MT5**, sendo esta última cerca de quatro vezes maior em todas as linhagens, são explicadas pelo fato das moscas 5 serem em média mais velhas e terem permanecido nas garrafas mais que o dobro do tempo que as moscas 2, estando ainda incluída em **MT5**, a mortalidade dos machos 5.

A diferença significativa entre médias das linhagens em **MT7**, que resulta da mortalidade em sete dias, pode ser atribuída à **MT5**, já que em **MT2** há homogeneidade entre as médias das linhagens. Também neste caso, a linhagem **CAM**, destaca-se das demais e a distribuição das médias é a seguinte:

NT7 (W: 5%=9,01)

SER	BOI	GRA	PIR	GUA	CLA	JAB	ITA	PRE	CAN
49,0	49,5	49,8	52,0	52,2	52,7	55,3	55,3	55,8	65,0

As linhagens foram comparadas em dez variáveis referentes à mortalidade (MF2, MF5, MF7, MFD2, MFD5, MFD7, NT2, NT5 e NT7) e encontrou-se diferença significativa em seis delas (MF5, MF7, MFD5, MFD7, NT5 e NT7), embora o teste de Tukey tenha mostrado que as diferenças restringem-se ao extremo superior, com a linhagem CAN, que apresentou os maiores valores nestes parâmetros, destacando-se das demais. A mortalidade varia pouco entre as linhagens, mas difere significativamente entre as médias dos dois sexos em todas as linhagens (Tabela 18).

Tabela 15. Médias e erros padrões da mortalidade relativa de fêmeas (MF2) e de machos (MM2) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade de médias; t para diferença entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

L		R1	R2	R3	F
CAM	MF2	11,6 ± 2,3	10,6 ± 2,1	9,8 ± 1,2	0,22
	MM2	12,9 ± 2,3	21,0 ± 4,3	18,1 ± 3,5	2,02
	t	0,24	2,18*	2,27*	
JAB	MF2	9,4 ± 1,1	9,9 ± 1,2	10,0 ± 1,4	0,07
	MM2	20,5 ± 3,1	21,7 ± 3,0	15,4 ± 1,9	1,53
	t	3,77*	3,65**	2,31*	
CLA	MF2	8,2 ± 1,2	9,4 ± 1,5	9,0 ± 1,0	0,23
	MM2	16,5 ± 3,4	15,5 ± 2,8	17,7 ± 2,8	0,18
	t	3,13**	2,12*	2,80*	
PRE	MF2	8,6 ± 1,3	6,4 ± 1,1	9,4 ± 1,3	1,61
	MM2	11,4 ± 1,8	12,1 ± 2,1	16,0 ± 2,5	1,37
	t	1,25	2,41*	2,38*	
GUA	MF2	7,4 ± 0,8	7,1 ± 1,0	8,6 ± 1,0	0,74
	MM2	18,0 ± 4,0	18,2 ± 2,4	14,1 ± 2,8	0,54
	t	2,56*	4,35**	1,85	
PIR	MF2	7,2 ± 0,8	8,2 ± 1,3	7,4 ± 0,9	0,27
	MM2	15,9 ± 2,5	14,8 ± 3,1	19,8 ± 3,1	0,81
	t	3,31**	1,99	3,84**	
GRA	MF2	8,8 ± 1,4	8,7 ± 1,2	8,9 ± 1,6	0,01
	MM2	22,1 ± 4,3	17,1 ± 2,7	18,4 ± 3,3	0,53
	t	2,91**	2,87**	2,56**	
ITA	MF2	7,3 ± 1,4	7,4 ± 0,9	8,7 ± 1,3	0,40
	MM2	18,6 ± 4,2	17,4 ± 3,1	10,9 ± 2,3	1,59
	t	2,54*	3,09**	0,84	
SER	MF2	6,5 ± 1,0	7,1 ± 0,9	9,2 ± 1,5	1,48
	MM2	15,1 ± 2,4	33,5 ± 4,6	18,5 ± 2,8	8,34**
	t	3,34**	5,64**	2,87**	
GOI	MF2	9,2 ± 1,4	7,1 ± 1,0	6,7 ± 0,9	1,36
	MM2	23,0 ± 4,4	21,6 ± 4,1	24,0 ± 4,6	0,08
	t	3,02**	3,48**	3,69**	

Tabela 16. Médias e erros padrões da mortalidade total relativa (MT2) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade das médias).

L	R1	R2	R3	F
CAM	11,3 ± 1,9	13,8 ± 2,1	12,1 ± 1,6	0,49
JAB	13,1 ± 1,5	13,9 ± 1,2	11,4 ± 1,0	1,01
CLA	10,2 ± 1,2	10,3 ± 1,1	11,1 ± 1,2	0,17
PRE	9,3 ± 1,0	8,9 ± 1,2	11,6 ± 1,3	1,55
GUA	10,3 ± 1,2	10,3 ± 1,0	9,7 ± 0,8	0,12
PIR	9,6 ± 1,0	9,7 ± 1,5	10,3 ± 1,2	0,10
GRA	12,9 ± 1,9	10,4 ± 1,2	11,3 ± 1,7	0,60
ITA	9,8 ± 1,9	9,7 ± 1,0	8,8 ± 0,9	0,17
SER	8,4 ± 1,1	12,0 ± 1,9	11,0 ± 1,3	1,61
GOI	14,4 ± 2,7	10,6 ± 1,3	10,1 ± 1,1	1,63

Tabela 17. Médias e erros padrões da mortalidade relativa de fêmeas (MFS) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade das médias).

I	R1	R2	R3	F
CAM	32,1 ± 3,3	37,0 ± 3,0	32,9 ± 2,9	0,72
JAB	22,9 ± 1,7	25,5 ± 2,0	24,1 ± 2,2	0,57
CLA	22,8 ± 2,7	24,0 ± 2,2	22,7 ± 2,0	0,10
PRE	19,5 ± 2,3	20,4 ± 2,1	23,0 ± 2,0	0,75
GUA	24,4 ± 2,2	27,0 ± 2,2	24,7 ± 1,8	0,47
PIR	28,2 ± 2,2	24,6 ± 2,2	26,6 ± 2,3	0,64
GRA	21,8 ± 2,1	21,1 ± 2,4	20,2 ± 2,3	0,11
ITA	24,2 ± 2,0	25,7 ± 2,5	23,8 ± 2,9	0,17
SER	20,8 ± 2,0	21,9 ± 2,0	22,8 ± 2,9	0,17
GOI	27,0 ± 3,3	26,9 ± 1,7	26,4 ± 1,7	0,02

Tabela 18. Médias e erros padrões da mortalidade relativa de machos (MM2) e de fêmeas (MF2, MF5 e MF7) das dez linhagens (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; **: $P < 0,01$).

L	MM2	MF2	t	MF5	MF7
CAN	17,3± 2,9	10,7± 1,4	2,89**	34,0± 2,7	44,7± 2,7
JAB	19,2± 2,0	9,8± 1,0	4,19**	24,3± 1,6	34,1± 1,7
CLA	16,6± 2,4	8,9± 1,1	3,22**	23,2± 1,8	32,1± 2,0
PRE	13,2± 1,2	8,2± 1,0	3,20**	21,0± 1,6	29,1± 2,0
GUA	16,7± 2,3	7,7± 0,7	3,71**	25,4± 1,6	33,1± 1,9
PIR	16,8± 2,4	7,6± 0,8	3,71**	26,5± 1,9	34,0± 2,3
GRA	19,2± 2,9	8,8± 1,2	3,34**	21,0± 2,0	29,9± 2,1
ITA	15,6± 2,5	7,8± 0,9	2,93**	24,6± 2,1	32,4± 2,2
SER	22,4± 2,2	7,6± 0,9	6,16**	21,8± 1,4	29,4± 2,1
GOI	22,9± 3,1	7,6± 0,9	4,78**	26,7± 1,9	34,4± 2,2
F	1,57	1,12		3,89**	4,30**

Tabela 19. Médias e erros padrões da mortalidade relativa de fêmeas por dia (MFD2, MFD5 e MFD7) das dez linhagens (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

L	MFD2	MFD5	t	MFD7
CAM	5,3 ± 0,7	6,8 ± 0,6	1,67	6,4 ± 0,4
JAB	4,9 ± 0,5	4,8 ± 0,3	0,08	4,9 ± 0,2
CLA	4,4 ± 0,5	4,6 ± 0,4	0,28	4,6 ± 0,3
PRE	4,1 ± 0,5	4,2 ± 0,3	0,18	4,2 ± 0,3
GUA	3,9 ± 0,4	5,1 ± 0,3	2,55*	4,7 ± 0,3
PIR	3,8 ± 0,4	5,3 ± 0,4	2,73*	4,9 ± 0,3
GRA	4,4 ± 0,6	4,2 ± 0,4	0,28	4,3 ± 0,6
ITA	3,9 ± 0,5	4,9 ± 0,4	1,65	4,6 ± 0,3
SER	3,8 ± 0,5	4,4 ± 0,3	1,05	4,2 ± 0,3
GOI	3,8 ± 0,5	5,3 ± 0,4	2,57*	4,9 ± 0,3
F	1,12	3,89**		4,30**

Tabela 20. Médias e erros padrões da mortalidade total relativa (MT2, MT5 e MT7) das dez linhagens (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; **: $P < 0,01$).

L	MT2	MT5	t	MT7
CAN	12,4 ± 1,5	52,7 ± 2,6	13,44**	65,0 ± 2,2
JAB	12,8 ± 1,0	42,4 ± 1,6	15,59**	55,3 ± 1,9
CLA	10,5 ± 1,0	42,3 ± 1,7	16,03**	52,7 ± 1,9
PRE	9,9 ± 0,9	45,8 ± 1,6	14,32**	55,8 ± 1,8
GUA	10,1 ± 0,8	42,1 ± 1,9	15,77**	52,2 ± 2,0
PIR	9,8 ± 1,1	42,1 ± 1,7	15,91**	52,0 ± 1,9
GRA	11,5 ± 1,5	38,2 ± 2,0	10,68**	49,8 ± 2,2
ITA	9,4 ± 1,2	45,9 ± 2,1	14,98**	55,3 ± 2,1
SER	10,5 ± 1,0	38,5 ± 2,0	12,59**	49,0 ± 2,4
GOI	11,7 ± 1,4	37,8 ± 1,6	10,58**	49,5 ± 1,7
F	1,00	5,61**		5,47**

III.4. Razão produtividade/mortalidade.

A Tabela 21 mostra os números referentes à razão produtividade/mortalidade para fêmeas (**RF2**) e machos (**RM2**), calculados a partir da produtividade e da mortalidade absoluta nas garrafas 2. Em 24 das 30 populações a razão para fêmeas é maior que para machos, sendo que em mais de 50% delas, os valores para fêmeas são, no mínimo, o dobro que para machos, embora apenas cinco apresentem diferenças significativas. A não-significância das diferenças podem estar relacionadas aos altos valores dos erros padrões, que por sua vez são devidos à produtividade muito variável de fêmeas e machos, como mencionado anteriormente. Em apenas cinco populações essa variável é maior para machos, embora as diferenças sejam não significativas. As menores razões são as das réplicas **R2** de **SER** para fêmeas (4,2), **R1** de **PRE** e **R3** de **GUA** para machos (4,7) e as maiores as das réplicas **R1** de **PRE** (23,9) para fêmeas e **R2** de **PIR** (11,9) para machos. A réplica **R1** de **PRE** apresentou a menor razão produtividade/mortalidade de machos e também a maior de fêmeas. Os valores mais altos da razão produtividade/mortalidade das fêmeas, na maioria das populações, indicam mais uma vez, que mesmo em dois dias, a mortalidade de machos é maior que a de fêmeas, já que a produtividade é igual em 21 das 30 populações (Tabela 5). Há homogeneidade entre réplicas nas duas variáveis, sendo os valores de **F** das análises de variância das comparações entre as réplicas das dez linhagens, tanto para fêmeas como para machos, todos não significativos.

A análise da razão produtividade/mortalidade total em dois dias (**RT2**), não mostrou diferenças significativas entre as réplicas das dez linhagens (Tabela 22). A maior razão é a da réplica

R1 de **ITA** e **R2** de **PRE** (9,4) e a menor é a das réplicas **R1** e **R2** de **JAB** (4,9). Observa-se pelos valores extremos apresentados, que o parâmetro **RT2** é mais homogêneo que **RF2** e **RM2**. Os erros padrões mais baixos em **RT2** também indicam variações menores, em cada censo, quando se considera a produtividade total, do que quando se considera a produtividade para machos e fêmeas separadamente.

Em quatro das dez linhagens há diferenças significativas entre as razões de machos e fêmeas, mas não há entre linhagens nestes dois parâmetros (Tabela 23).

Na Tabela 24 são apresentadas as razões produtividade/mortalidade de fêmeas (**RF7**) e total (**RT7**) das três réplicas das dez linhagens, e as médias das réplicas destes parâmetros, na Tabela 25. As médias iguais a um de **RT7**, em praticamente todas as populações, indicam um equilíbrio estável entre a produtividade e a mortalidade das moscas. Isto não está em desacordo com o fato de sete das dez populações terem retas de regressão linear com inclinação positiva e significativa, indicando crescimento (Tabela 31). A **RF7** tem valores maiores do que 1,0 em todas as populações e o número total de adultos (**NT7**) é representado quase que exclusivamente pelas fêmeas, como já foi mencionado. Embora **RF7** seja aparentemente maior que **RT7** em todos os casos, não há diferença significativa entre esses parâmetros nas 30 populações, bem como nas médias das réplicas das dez linhagens.

Tabela 21. Médias e erros padrões da razão produtividade/mortalidade de fêmeas (RF2) e de machos (RM2) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; *: $P < 0,05$).

I		R1	R2	R3	F
CAM	RF2	13,4 ± 1,5	23,4 ± 9,4	13,5 ± 3,2	0,95
	RM2	7,5 ± 1,9	10,4 ± 2,6	7,0 ± 1,6	0,81
	t	2,46*	1,33	1,86	
JAB	RF2	9,1 ± 2,7	6,4 ± 0,8	8,4 ± 1,2	0,69
	RM2	4,9 ± 0,8	8,4 ± 1,8	5,8 ± 1,2	0,55
	t	1,50	0,51	1,56	
CLA	RF2	14,4 ± 4,2	16,3 ± 5,5	13,8 ± 3,7	0,08
	RM2	6,5 ± 1,4	6,5 ± 1,4	5,3 ± 0,9	0,32
	t	1,80	1,72	2,24*	
PRE	RF2	23,9 ± 8,6	13,8 ± 3,0	11,8 ± 2,9	1,35
	RM2	4,7 ± 0,3	9,1 ± 2,4	5,7 ± 1,1	2,02
	t	2,21*	1,19	1,96	
GUA	RF2	13,8 ± 3,0	8,5 ± 1,4	18,8 ± 4,5	2,46
	RM2	6,1 ± 0,9	7,4 ± 2,0	4,7 ± 0,6	1,03
	t	2,42*	0,46	2,99*	
PIR	RF2	10,2 ± 1,4	17,2 ± 4,5	7,7 ± 1,2	3,08
	RM2	7,2 ± 1,3	11,9 ± 4,8	9,7 ± 2,9	0,33
	t	1,55	0,94	0,64	
GRA	RF2	12,4 ± 3,6	9,6 ± 1,8	10,0 ± 1,6	0,35
	RM2	5,5 ± 0,9	10,6 ± 5,3	8,3 ± 2,0	0,61
	t	1,84	0,86	0,65	
ITA	RF2	15,3 ± 3,6	14,6 ± 4,7	16,2 ± 4,2	0,03
	RM2	8,1 ± 1,5	6,4 ± 1,5	6,8 ± 1,9	0,31
	t	1,84	1,69	1,86	
SER	RF2	10,1 ± 1,4	4,2 ± 0,6	8,6 ± 1,4	2,41
	RM2	7,3 ± 1,7	5,3 ± 0,8	7,3 ± 2,2	0,49
	t	1,26	1,03	0,49	
GOI	RF2	9,1 ± 2,0	12,6 ± 3,5	7,9 ± 1,4	0,95
	RM2	9,1 ± 3,0	10,0 ± 3,6	10,9 ± 3,6	0,07
	t	0,02	0,52	0,76	

Tabela 22. Médias e erros padrões da razão produtividade/mortalidade total (RT2) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade das médias).

L	R1	R2	R3	F
CAM	8,5 ± 1,2	7,6 ± 1,3	7,0 ± 1,5	0,29
JAB	4,9 ± 0,4	4,9 ± 0,5	5,5 ± 0,5	0,43
CLA	8,0 ± 1,7	6,5 ± 1,2	5,7 ± 0,9	0,82
PRE	8,1 ± 1,6	9,4 ± 1,5	6,0 ± 0,7	1,58
GUA	6,2 ± 0,7	6,0 ± 0,7	6,2 ± 0,8	0,04
PIR	6,9 ± 0,8	7,2 ± 1,0	6,3 ± 0,8	0,29
GRA	6,4 ± 1,3	5,5 ± 0,8	6,4 ± 1,0	0,20
ITA	9,4 ± 1,7	7,0 ± 0,9	7,5 ± 0,9	1,12
SER	6,8 ± 0,8	5,7 ± 0,8	6,0 ± 0,8	0,47
GOI	6,4 ± 1,3	8,9 ± 3,3	6,5 ± 1,1	0,43

Tabela 23. Médias e erros padrões da razão produtividade/mortalidade de machos (RM2), de fêmeas (RF2) e total (RT2) das dez linhagens (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; *: P(0,05); **: P(0.01)).

L	RF2	RM2	t	RT2
CAM	16,8 ± 4,1	8,3 ± 1,5	2,02	7,7 ± 1,2
JAB	8,0 ± 1,0	6,4 ± 1,8	0,76	5,1 ± 0,4
CLA	14,8 ± 3,2	6,1 ± 1,0	2,63*	5,8 ± 1,1
PRE	16,3 ± 3,4	6,6 ± 1,2	2,58*	7,8 ± 1,1
GUA	13,3 ± 2,3	6,0 ± 0,9	2,90**	6,2 ± 0,6
PIR	11,7 ± 1,8	9,3 ± 2,5	0,77	6,8 ± 0,7
GRA	10,7 ± 1,6	8,1 ± 2,3	0,88	6,1 ± 0,9
ITA	15,0 ± 2,9	7,1 ± 1,2	2,28*	8,0 ± 1,0
SER	7,6 ± 0,8	6,6 ± 1,1	0,78	6,2 ± 0,6
GOI	9,9 ± 1,4	10,0 ± 2,5	0,14	7,3 ± 1,4
F	1,82	0,60		0,96

Tabela 24. Médias e erros padrões da razão produtividade/mortalidade total (RT7) e de fêmeas (RF7) das três réplicas das populações dos dez locais (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias).

L		R1	R2	R3	F
CAM	RT7	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,1	0,28
	RF7	1,2 ± 0,2	1,1 ± 0,1	1,2 ± 0,2	0,02
	t	0,81	0,80	1,13	
JAB	RT7	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,1	0,11
	RF7	1,2 ± 0,2	1,1 ± 0,1	1,2 ± 0,1	0,13
	t	1,12	0,92	1,16	
CLA	RT7	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0	0,10
	RF7	1,4 ± 0,2	1,2 ± 0,2	1,2 ± 0,2	0,23
	t	1,51	1,00	1,08	
PRE	RT7	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,1	0,06
	RF7	1,4 ± 0,4	1,5 ± 0,3	1,2 ± 0,2	0,31
	t	1,58	1,57	0,94	
GUA	RT7	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,1	0,43
	RF7	1,2 ± 0,1	1,1 ± 0,1	1,1 ± 0,1	0,24
	t	1,21	0,74	0,70	
PIR	RT7	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,1	1,1 ± 0,1	0,09
	RF7	1,1 ± 0,1	1,5 ± 0,4	1,3 ± 0,2	0,87
	t	0,93	1,46	1,07	
GRA	RT7	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,1	0,64
	RF7	1,2 ± 0,1	1,2 ± 0,1	1,3 ± 0,2	0,29
	t	1,12	1,21	1,42	
ITA	RT7	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,1	0,04
	RF7	1,2 ± 0,2	1,2 ± 0,2	1,3 ± 0,2	0,26
	t	1,24	0,97	1,33	
SER	RT7	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,1	1,1 ± 0,1	0,11
	RF7	1,3 ± 0,3	1,3 ± 0,3	1,3 ± 0,2	0,00
	t	1,18	0,97	1,05	
GOI	RT7	1,1 ± 0,1	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0	0,47
	RF7	2,1 ± 0,6	1,2 ± 0,1	1,2 ± 1,3	2,14
	t	1,56	0,94	0,97	

Tabela 25. Médias e erros padrões da razão produtividade/mortalidade total (RT7) e de fêmeas (RF7) das dez linhagens (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias).

I	RT7	RF7	t
CAM	1,0 ± 0,0	1,1 ± 0,1	1,28
JAB	1,0 ± 0,0	1,2 ± 0,1	1,42
CLA	1,0 ± 0,0	1,3 ± 0,2	1,47
PRE	1,0 ± 0,0	1,4 ± 0,2	1,93
GUA	1,0 ± 0,0	1,1 ± 0,1	1,05
PIR	1,0 ± 0,1	1,3 ± 0,2	1,55
GRA	1,0 ± 0,0	1,2 ± 0,1	1,52
ITA	1,0 ± 0,1	1,2 ± 0,2	1,37
SER	1,0 ± 0,0	1,3 ± 0,2	1,16
GOI	1,0 ± 0,1	1,5 ± 0,2	1,70
F	0,15	0,42	

III.5. Longevidade

As longevidades médias de fêmeas e total das 30 populações foram estimadas segundo a equação desenvolvida por Levene (in Dobzhansky & Pavlovsky, 1961), conforme descrição em Material e Métodos.

Na Tabela 26 são apresentadas as estimativas da longevidade média, em dias, de fêmeas e total de cada população e das médias das três réplicas, sendo o maior valor para as fêmeas observado em **R1** de **SER** (20,83) e o menor, em **R2** de **CAN** (10,92). A longevidade total variou entre as populações, de 6,07 em **R2** de **CAN** a 10,64 em **R1** de **SER**. Quanto à longevidade média de cada linhagem, nota-se uma expressiva variação nos valores das fêmeas, que se distribuem de 11,76 dias na linhagem **CAN** à 19,34 na linhagem **SER** enquanto que na longevidade média total, essa variação foi de 6,56 em **CAN** a 9,80 em **SER**. A comparação das longevidades médias de fêmeas entre as linhagens, mostrou valor de **F** significativo ao nível de 1%, apresentando segundo o teste de Tukey a seguinte distribuição:

LF (W: 5% = 2,80)

CAN	JAB	GOI	PIR	GUA	CLA	ITA	GRA	PRE	SER
11,76	14,67	14,91	15,50	16,37	16,39	16,87	17,79	18,66	19,34

Pela observação das Tabelas 4, 13 e 26, verifica-se que a estratégia de manutenção do tamanho populacional quanto ao número de fêmeas difere entre as linhagens. As linhagens **SER** e **GRA** apresentam

os maiores números de fêmeas (Tabela 4), em função de altas longevidades e produtividades intermediárias (Tabela 13), enquanto que a linhagem **CAN**, também com produtividade intermediária, tem o menor número de fêmeas devido à sua baixa longevidade. Embora as linhagens **PRE** e **GOI** apresentem números intermediários de fêmeas, **PRE** o manteve com baixa produtividade e alta longevidade, enquanto **GOI** apresentou alta produtividade e baixa longevidade. As demais linhagens apresentam valores intermediários nestes parâmetros, com estratégias semelhantes na manutenção do tamanho populacional quanto ao número de fêmeas.

A distribuição da longevidade média total e os resultados do teste de Tukey são apresentados abaixo:

LT (U: 5% = 1,28)

CAN	JAB	PRE	ITA	CLA	GUA	PIR	GRA	GOI	SER
6,56	7,92	8,10	8,29	8,66	8,95	8,99	9,33	9,34	9,80
-----						-----			

Observa-se que, com exceção dos extremos, as linhagens não ocupam as mesmas posições quando comparadas as distribuições das longevidades médias de fêmeas e total. A longevidade total, onde estão incluídas as longevidades dos machos, é praticamente a metade que a de fêmeas em todas as linhagens. A longevidade total forma quatro grupos de médias, enquanto que a de fêmeas forma cinco, ambas com a linhagem **CAN** destacando-se com o menor valor.

A distribuição dos períodos de vida e a longevidade média, em dias, de machos das dez linhagens, são apresentadas na

Tabela 27. Esses dados referem-se a machos obtidos no momento do descarte das populações, e portanto com no máximo dois dias de vida, razão pela qual, as observações diárias se iniciaram no terceiro dia de vida das moscas e estenderam-se até a morte de todos os indivíduos (147 para **SER** e 150 nas demais linhagens). Este procedimento foi adotado devido a impossibilidade de se utilizar a equação de Levene na estimativa da longevidade de machos em populações, uma vez que o intervalo entre as observações é maior que a sua longevidade. Com exceção das linhagens **PRE** e **GUA**, 80% dos machos apresentaram longevidade inferior a sete dias. A maior longevidade dos machos nestas duas linhagens está de acordo com o observado nos censos das populações, nos quais estas linhagens foram as que apresentaram maior número de machos após sete dias (Tabela 2).

Observa-se ainda na Tabela 27, quanto à longevidade média dos machos de cada linhagem, uma pequena variação destes valores, de 6,20 dias na linhagem **PIR** a 7,27 na linhagem **PRE**. Não existem diferenças significativas entre as linhagens neste parâmetro, sugerindo que a baixa longevidade dos machos em populações é uma característica de **Megaselia scalaris**.

Tabela 26. Estimativa da longevidade média, em dias, das fêmeas (LF) e do total (LT) para as três réplicas e, médias e erros padrões ($\bar{X} \pm S\bar{X}$), para cada linhagem (F para homogeneidade das médias; **: $P < 0,01$).

L		R1	R2	R3	$\bar{X} \pm S\bar{X}$
CAM	LF	11,88	10,92	12,50	11,76 $\pm$ 0,56
	LT	6,51	6,07	7,09	6,56 $\pm$ 0,29
JAB	LF	13,90	14,95	15,17	14,67 $\pm$ 0,48
	LT	7,67	8,11	7,99	7,92 $\pm$ 0,13
CLA	LF	16,59	15,84	16,75	16,39 $\pm$ 0,34
	LT	8,69	8,63	8,65	8,66 $\pm$ 0,02
PRE	LF	19,75	19,15	17,07	18,66 $\pm$ 0,99
	LT	8,84	7,52	7,95	8,10 $\pm$ 0,39
GUA	LF	16,15	16,54	16,41	16,37 $\pm$ 0,14
	LT	8,95	8,94	8,97	8,95 $\pm$ 0,01
PIR	LF	15,03	16,00	15,48	15,50 $\pm$ 0,34
	LT	8,65	9,30	9,01	8,99 $\pm$ 0,19
GRA	LF	16,86	19,11	17,40	17,79 $\pm$ 0,83
	LT	8,76	9,75	9,49	9,33 $\pm$ 0,30
ITA	LF	17,16	16,86	16,60	16,87 $\pm$ 0,20
	LT	8,20	8,27	8,40	8,29 $\pm$ 0,06
SER	LF	20,83	20,05	17,14	19,34 $\pm$ 1,38
	LT	10,64	9,56	9,20	9,80 $\pm$ 0,43
GOI	LF	15,31	14,03	15,40	14,91 $\pm$ 0,54
	LT	9,44	8,80	9,80	9,34 $\pm$ 0,29
F(LF)					15,25**
F(LT)					13,21**

Tabela 27. Distribuição dos períodos de vida e longevidade média ($\bar{X} \pm S\bar{X}$), em dias, de machos das dez linhagens.

L	Período de Vida											Longevidade		
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	$\bar{X}$	$\pm$	S $\bar{X}$
CAM	4	2	7	81	29	11	12	4	0	0	0	6,53	$\pm$	0,10
JAB	0	2	4	83	27	17	13	3	1	0	0	6,72	$\pm$	0,07
CLA	2	0	5	90	26	14	7	3	1	2	0	6,94	$\pm$	0,11
PRE	1	0	1	67	25	26	15	6	6	3	0	7,27	$\pm$	0,13
GUA	0	2	8	43	39	37	8	5	3	3	2	7,23	$\pm$	0,13
PIR	2	2	13	92	30	9	1	1	0	0	0	6,20	$\pm$	0,08
GRA	4	2	6	85	17	20	9	6	1	0	0	6,60	$\pm$	0,11
ITA	3	2	5	96	16	18	4	4	2	0	0	6,48	$\pm$	0,10
SER	0	2	3	82	18	14	19	3	2	2	2	7,20	$\pm$	0,13
GOI	3	3	4	84	24	16	15	1	0	0	0	6,57	$\pm$	0,10
F														1,52

III.6. Variações temporais.

Nas Figuras 2 a 11 são apresentadas as variações temporais do tamanho populacional para o número de fêmeas (**NF7**), machos (**MM2**) e total (**NT7**), da produtividade para fêmeas (**PF2**, **PF5**, **PF7**), para machos (**PM2**, **PM5**, **PM7**) e total (**PT7**), da mortalidade para fêmeas (**MF7**) e machos (**MM2**) e da razão produtividade/mortalidade para fêmeas (**RF7**) e machos (**RM2**), das dez linhagens.

Os resultados das análises de regressão para os 14 parâmetros, expressos pelos valores de **a** e **b**, juntamente com os valores de **F** para a significância da inclinação da reta, são apresentados nas Tabelas de 28 a 30 e, resumidamente na Tabela 31.

Os gráficos **A** de todas as figuras referem-se ao tamanho populacional dado pelo número de adultos em sete dias (**NT7**) e pela produtividade total (**PT7**). Das dez retas **NT7**, apenas três (**CAM**, **GUA** e **ITA**) não apresentam inclinação significativa (Tabela 31). As outras linhas **NT7** e todas **PT7** têm inclinação positiva significativa indicando tendência para crescimento.

Observa-se que nas figuras **A** e **B** de todas as populações, as linhas correspondentes aos parâmetros **NT7** e **NF7** são praticamente iguais. Assim, **NT7** é formado principalmente por fêmeas, uma vez que o número total de machos é muito pequeno ou inexistente.

Observa-se também nos gráficos **A**, de todas as figuras, diferentes padrões de aumento do tamanho populacional, podendo as populações ser divididas em quatro grupos:

- populações nas quais há uma explosão inicial seguida de depressão, que se repetem de quatro a oito semanas, como **CAM**, **GRA** e **SER** (Figuras 2, 8 e 10);

- populações nas quais há um certo equilíbrio no início e explosão nas semanas finais do experimento, que inclui **JAB**, **PRE** e **GUA** (Figuras 3, 5 e 6);
- populações nas quais há uma explosão inicial, uma depressão e em seguida uma tendência para o crescimento, como **CLA** e **GOI** (Figuras 4 e 11); e
- populações com tendência gradual e constante para o crescimento, como **PIR** e **ITA** (Figuras 7 e 9).

Além de **NF7**, os gráficos **B** mostram as produtividades, mortalidades e razão produtividade/mortalidade de fêmeas (**PF7**, **NF7** e **RF7**). Enquanto o parâmetro **PF7** está aumentando em todas as populações, **RF7** é constante e **NF7** é constante em nove das dez linhagens, sendo **SER** a exceção.

Nos gráficos **C** encontram-se a produtividade total de machos (**PM7**), número de machos (**NM2**), mortalidade (**MM2**) e razão produtividade/mortalidade de machos (**RM2**). Os dois primeiros parâmetros apresentam tendência para crescimento em todas as populações e os dois últimos encontram-se em equilíbrio.

Nos gráficos **B** e **C** observa-se que para as fêmeas o tamanho populacional (**NF7**) é maior que a produtividade (**PF7**), enquanto que para os machos ocorre o inverso quando se compara a produtividade (**PM7**) com o tamanho populacional em dois dias (**NM2**), no qual não foi considerada a mortalidade total em sete dias, confirmando mais uma vez, diferentes estratégias para os dois sexos na manutenção do tamanho populacional.

Outra diferença entre os sexos refere-se à mortalidade e à razão produtividade/mortalidade. Para as fêmeas (**NF7** e **RF7**), observa-se que as linhas permanecem praticamente paralelas,

indicando uma constância desses dois parâmetros durante todo o período de manutenção das populações (gráficos **B**). Para os machos (**MM2** e **RM2**), as linhas apresentam maiores variações, se inter cruzando várias vezes (gráficos **C**). No entanto, para os dois sexos, na quase totalidade das linhagens, não há tendência de crescimento nesses parâmetros (Tabela 31).

Os gráficos **D** referem-se às produtividades de fêmeas e machos em 2 e 5 dias (**PF2**, **PF5**, **PM2** e **PM5**). Esses gráficos mostram que os números das produtividades são muito parecidos, pois as linhas praticamente se superpõem, destacando-se como exceções a produtividade de machos 5 das linhagens **CAN** e **GRA**, e a produtividade de fêmeas e machos 5 de **PRE**. Isto ocorre porque as produtividades de fêmeas e machos são significativamente diferentes em apenas 17 das 60 situações (Tabelas 5 e 6), sendo a proporção sexual, na maioria das populações, de 1:1. As produtividades em dois e cinco dias, para ambos os sexos são muito parecidas pois, como citado anteriormente, embora nas garrafas 2 o número de dias de oviposição corresponda a menos da metade do das garrafas 5, estas continham além de machos e fêmeas jovens, também, e quase que exclusivamente, fêmeas adultas sobreviventes do censo anterior.

Nas dez linhagens, das 40 equações de regressão (Tabela 31) referentes aos parâmetros produtividade de fêmeas (**PF2** e **PF5**) e machos (**PM2** e **PM5**), com exceção de duas (**PF2** de **SER** e **PF5** de **ITA**), todas as demais 38 apresentam inclinação positiva significativa, o que também foi observado para as produtividades de fêmeas (**PF7**) e total (**PT7**).

Tabela 28. Valores de a das equações de regressão das variáveis (V) das dez linhagens.

V	CAM	JAB	CLA	PRE	GUA	PIR	GRA	ITA	SER	GOI
NT7	73,4	91,5	59,4	66,9	87,5	57,1	85,3	99,0	180,0	25,0
PT7	36,6	0,7	14,0	55,7	-23,8	0,0	-7,3	55,7	61,3	-14,5
NF7	73,1	91,5	59,0	63,5	85,3	57,1	85,2	99,0	179,0	25,0
PF7	4,4	-8,6	-1,1	5,9	-19,7	0,9	-6,9	19,6	37,2	-17,2
NF7	37,5	30,1	24,8	20,9	23,1	26,6	20,9	28,6	15,9	25,1
RF7	1,2	1,7	1,2	8,8	2,4	1,6	1,0	1,5	2,0	1,3
PH7	45,1	21,3	20,8	66,9	30,6	10,2	19,1	54,5	28,4	8,1
NH2	32,3	9,3	15,1	49,8	-4,1	-0,9	-0,4	36,1	24,1	2,7
NH2	4,6	13,6	15,3	9,9	8,4	14,5	17,3	6,5	27,3	26,7
RH2	11,9	17,7	11,6	25,4	7,6	14,4	12,9	15,6	16,7	17,3
PF2	-9,4	-19,0	-1,1	-2,0	-8,9	-4,2	-5,7	1,4	27,7	-5,0
PF5	13,8	10,4	0,1	7,9	-10,8	5,1	-1,2	18,2	9,5	-12,2
PH2	16,3	-5,8	3,1	23,6	-6,6	0,8	4,7	12,5	16,6	-1,1
PH5	15,9	15,1	12,0	26,2	2,5	-1,8	-5,2	23,5	7,5	3,8

Tabela 29. Valores de **b** das equações de regressão das variáveis (V) das dez linhagens.

V	CAM	JAB	CLA	PRE	GUA	PIR	GRA	ITA	SER	GOI
NT7	1,95	4,68	7,80	4,24	2,05	6,39	7,04	1,57	2,95	8,78
PT7	9,64	13,9	13,1	7,63	9,64	11,3	13,8	6,43	10,3	12,2
NF7	1,96	4,68	7,82	4,36	2,12	6,39	7,04	1,58	2,99	8,78
PF7	4,72	6,53	6,05	3,30	4,87	5,45	6,18	2,59	3,70	7,09
NF7	0,42	0,24	0,43	0,49	0,59	0,44	0,53	0,22	0,80	0,55
RF7	0,00	0,02	0,02	0,00	0,06	0,02	0,01	0,02	0,04	0,00
PH7	3,03	5,00	5,15	2,58	2,07	4,27	4,89	1,95	5,01	3,49
NH2	4,92	7,41	7,10	4,33	4,77	5,90	7,61	3,84	6,62	5,11
NH2	0,71	0,33	0,08	0,19	0,49	0,13	0,11	0,54	-0,29	-0,22
RH2	0,23	0,17	0,09	0,48	0,01	0,16	0,03	0,29	0,02	0,14
PF2	2,92	4,32	3,61	2,05	2,51	3,13	3,40	1,97	1,39	3,38
PF5	1,80	2,21	2,44	1,25	2,36	2,32	2,78	0,62	2,31	3,71
PH2	2,86	4,79	4,59	2,39	2,81	3,07	3,53	2,70	3,59	2,79
PH5	2,06	2,63	2,50	1,94	1,96	2,82	4,08	1,14	3,15	2,31

Tabela 30. Valores de **F** das análises de variância para significância de **b** das equações de regressão das variáveis (V) dos dez grupos de populações.

V	CAM	JAB	CLA	PRE	GUA	PIR	GRA	ITA	SER	GOI
NT7	2,96	13,03	37,94	10,17	2,14	31,28	33,70	1,52	5,43	57,40
PT7	29,47	68,50	57,53	19,10	32,02	63,81	47,22	13,68	24,42	57,52
NF7	3,01	13,03	38,13	10,96	2,30	31,28	33,66	1,52	5,56	57,36
PF7	31,75	42,89	75,28	17,88	33,67	42,25	38,95	11,54	14,50	58,98
MF7	0,87	0,70	1,82	2,27	4,24	1,27	2,40	0,35	6,73	2,47
RF7	0,00	0,68	0,15	0,09	3,00	0,55	0,32	0,66	2,08	0,00
PH7	4,67	25,99	18,39	4,37	4,36	19,42	16,06	4,36	12,19	17,96
NH2	12,58	46,58	33,32	11,02	22,20	49,26	33,90	9,14	19,85	38,17
HH2	2,40	1,00	0,05	0,98	1,69	0,11	0,05	1,76	0,63	0,19
RH2	1,88	0,10	0,12	0,49	0,00	0,28	0,00	1,20	0,00	0,06
PF2	30,23	33,76	42,72	13,53	16,34	30,92	22,88	10,83	3,22	28,40
PF5	11,40	20,34	52,64	8,64	36,53	31,91	24,24	4,30	37,54	47,68
PH2	8,15	34,15	23,59	6,45	12,73	17,68	11,09	7,60	10,81	21,48
PH5	12,68	31,11	17,93	8,02	27,40	42,97	59,10	5,52	17,15	28,22

Tabela 31. Resultados das análises de variância para a significância de **b** das equações de regressão dos valores das variáveis (V) no tempo (semanas), para as dez linhagens (ns: $P > 0,05$; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

V	CAM	JAB	CLA	PRE	GUA	PIR	GRA	ITA	SER	GOI
NT7	ns	**	**	**	ns	**	**	ns	*	**
PT7	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
NF7	ns	**	**	**	ns	**	**	ns	*	**
PF7	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
MF7	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
RF7	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PH7	*	**	**	*	*	**	**	*	**	**
NM2	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
MM2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
RM2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PF2	**	**	**	**	**	**	**	**	ns	**
PF5	**	**	**	**	**	**	**	ns	**	**
PM2	*	**	**	*	**	**	**	*	**	**
PM5	**	**	**	*	**	**	**	*	**	**

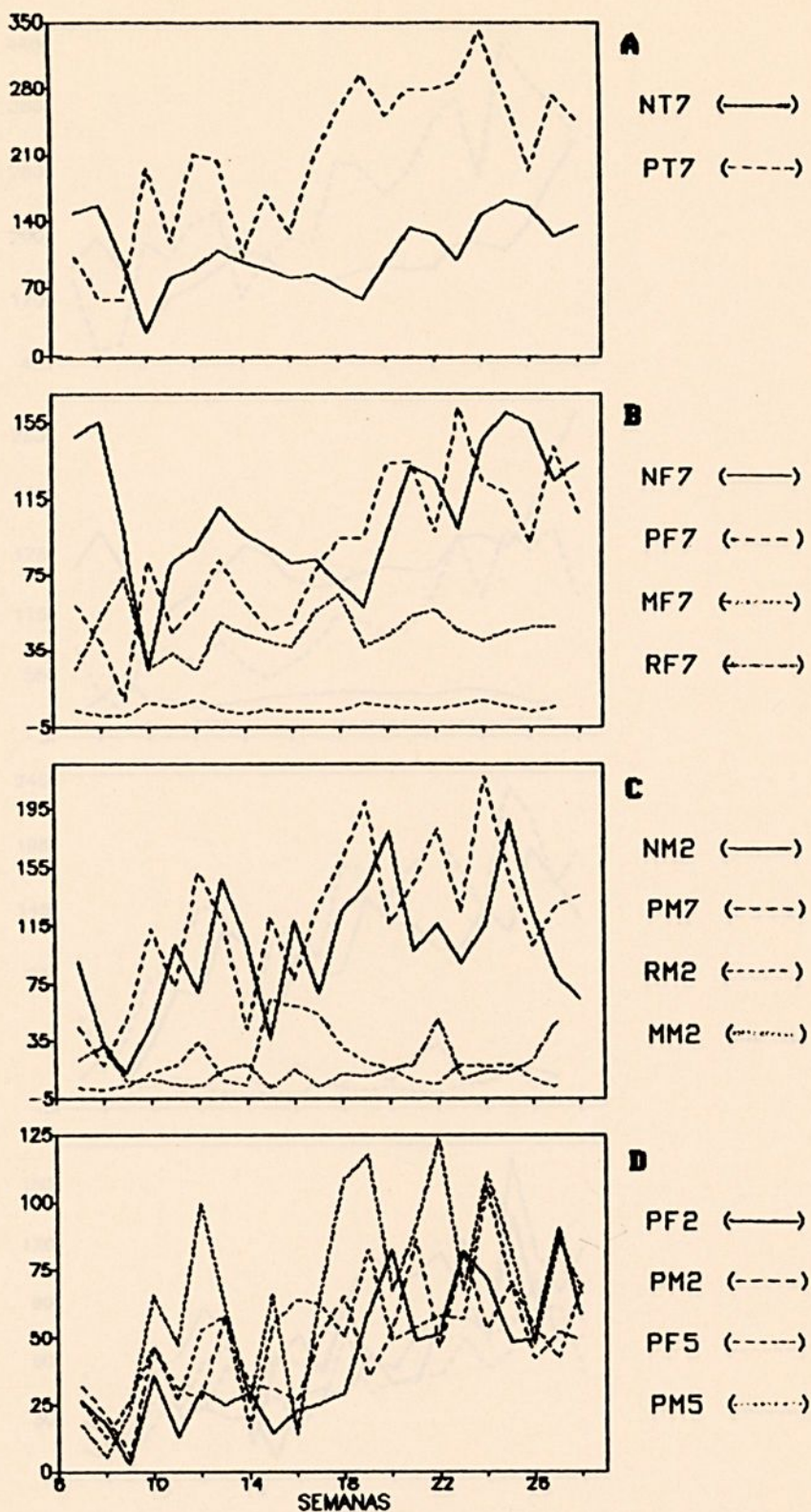


Figura 2. Número de moscas, em ordenada, para o tamanho populacional e produtividade total (A), número de adultos, produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade para fêmeas (B) e para machos (C) e, produtividade para fêmeas e machos das garrafas 2 e 5 (D), da linhagem CAM.

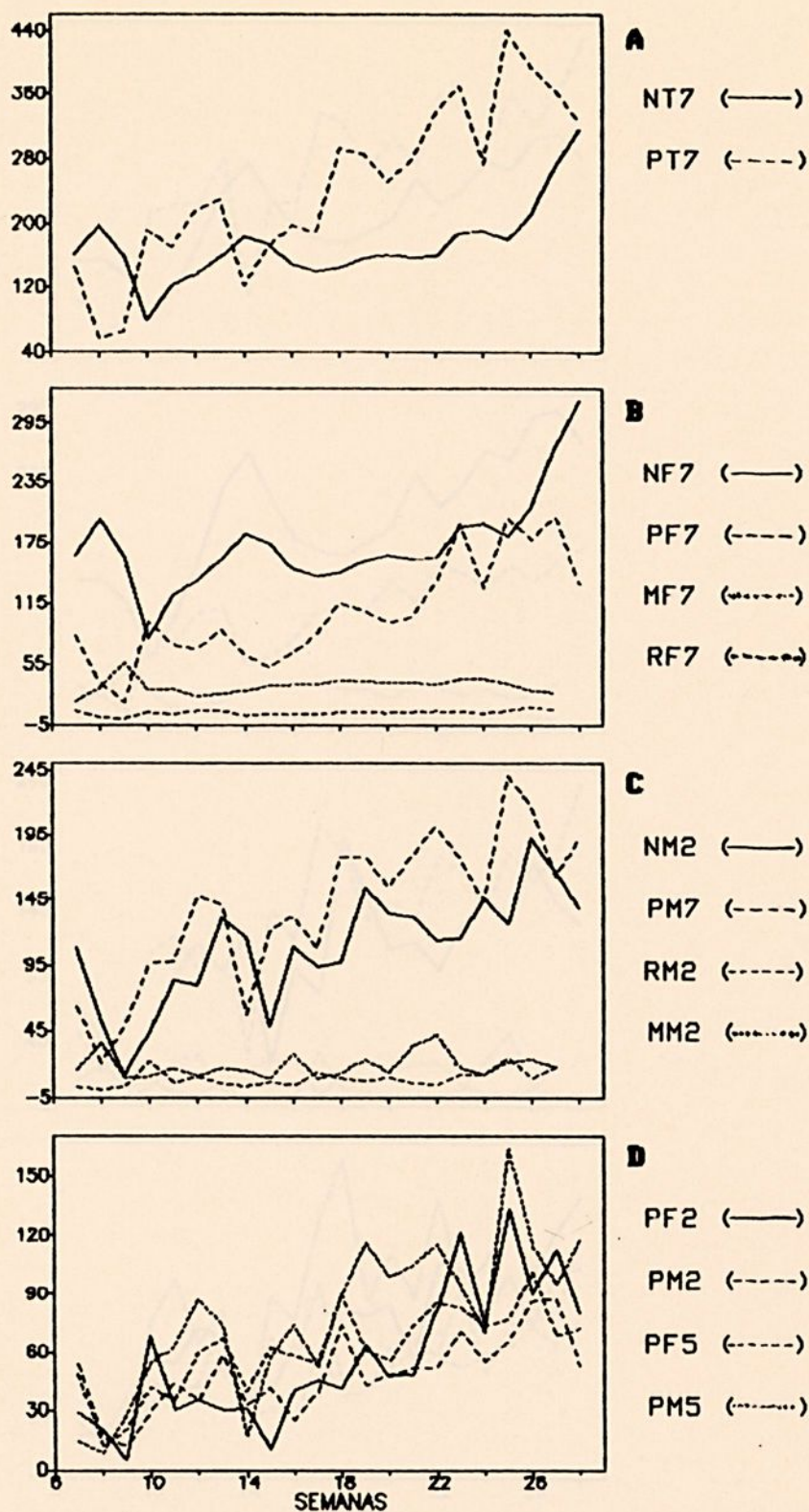


Figura 3. Número de moscas, em ordenada, para o tamanho populacional e produtividade total (**A**), número de adultos, produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade para fêmeas (**B**) e para machos (**C**) e, produtividade para fêmeas e machos das garrafas 2 e 5 (**D**), da linhagem **JAB**.

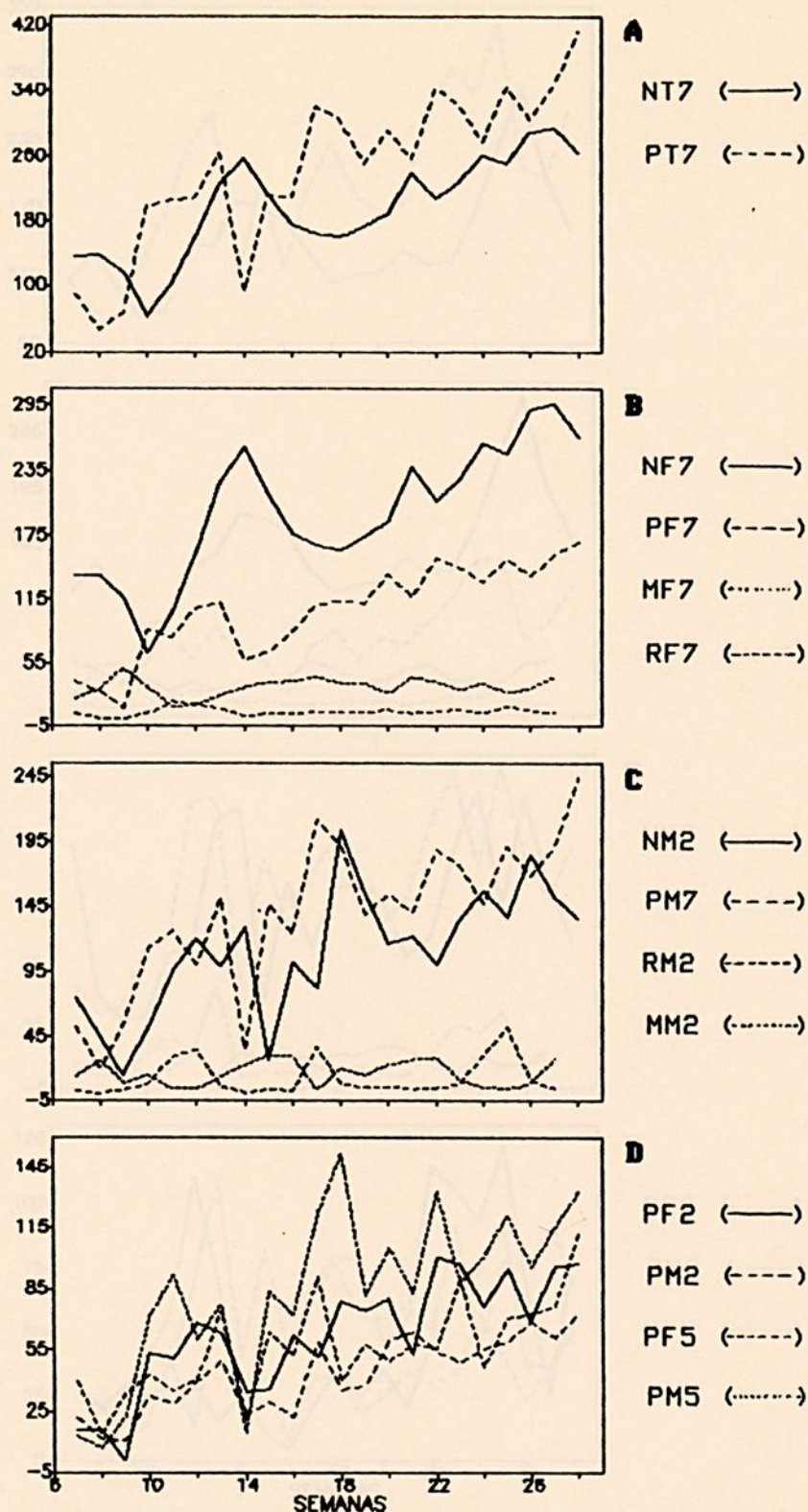


Figura 4. Número de moscas, em ordenada, para o tamanho populacional e produtividade total (A), número de adultos, produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade para fêmeas (B) e para machos (C) e, produtividade para fêmeas e machos das garrafas 2 e 5 (D), da linhagem **CLA**.

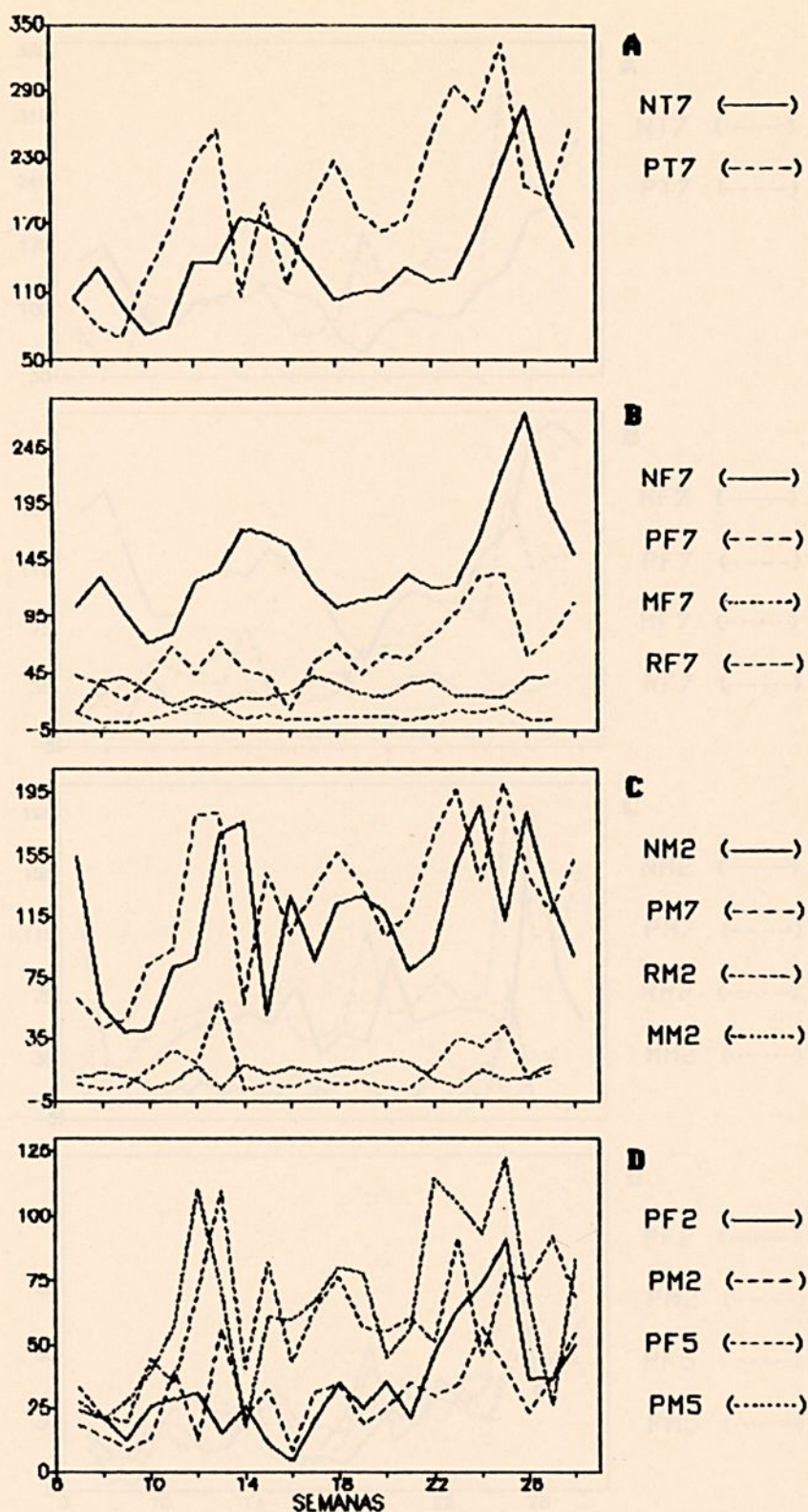


Figura 5. Número de moscas, em ordenada, para o tamanho populacional e produtividade total (**A**), número de adultos, produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade para fêmeas (**B**) e para machos (**C**) e, produtividade para fêmeas e machos das garrafas 2 e 5 (**D**), da linhagem **PRE**.

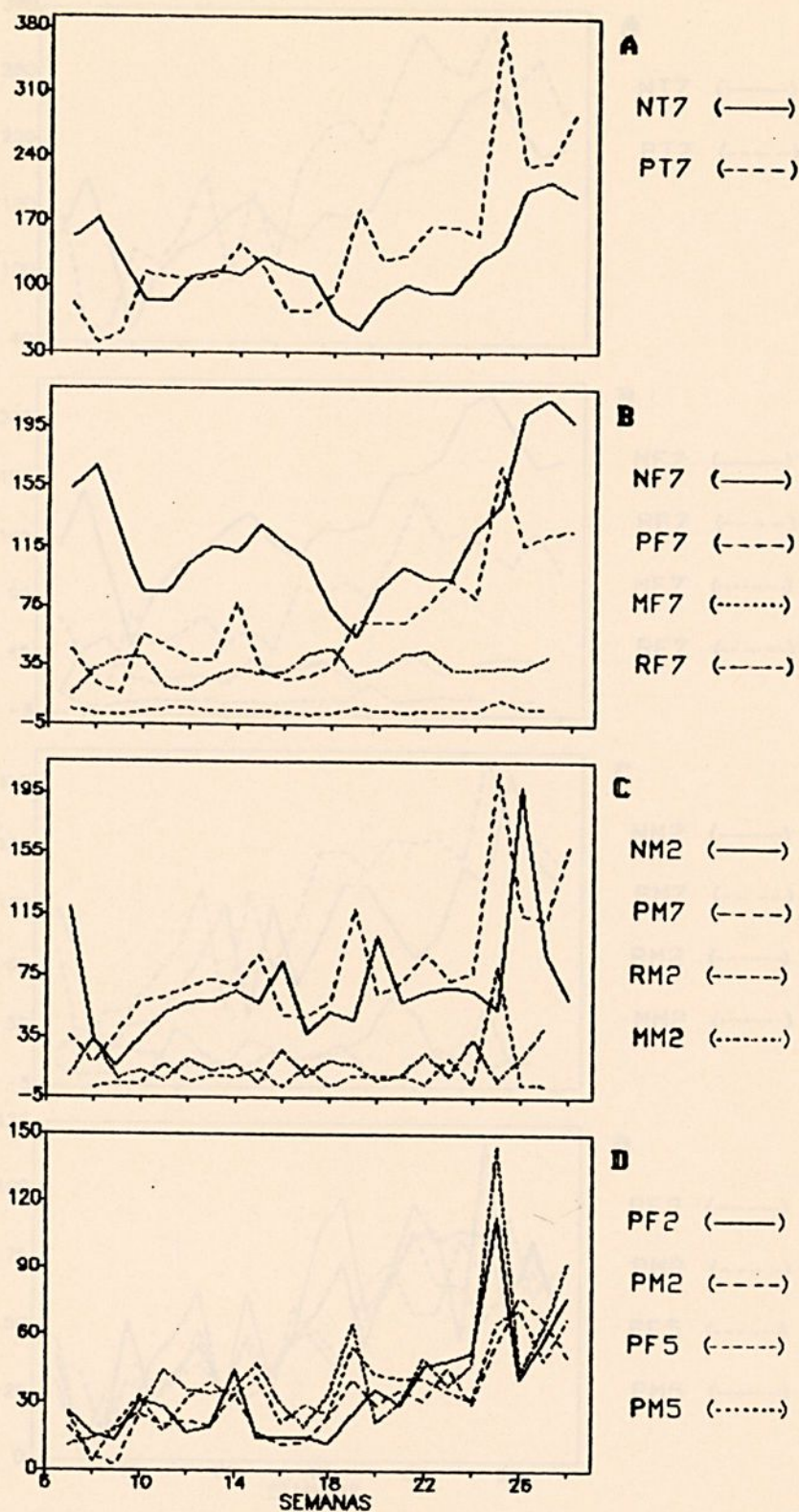


Figura 6. Número de moscas, em ordenada, para o tamanho populacional e produtividade total (**A**), número de adultos, produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade para fêmeas (**B**) e para machos (**C**) e, produtividade para fêmeas e machos das garrafas 2 e 5 (**D**), da linhagem GUA.

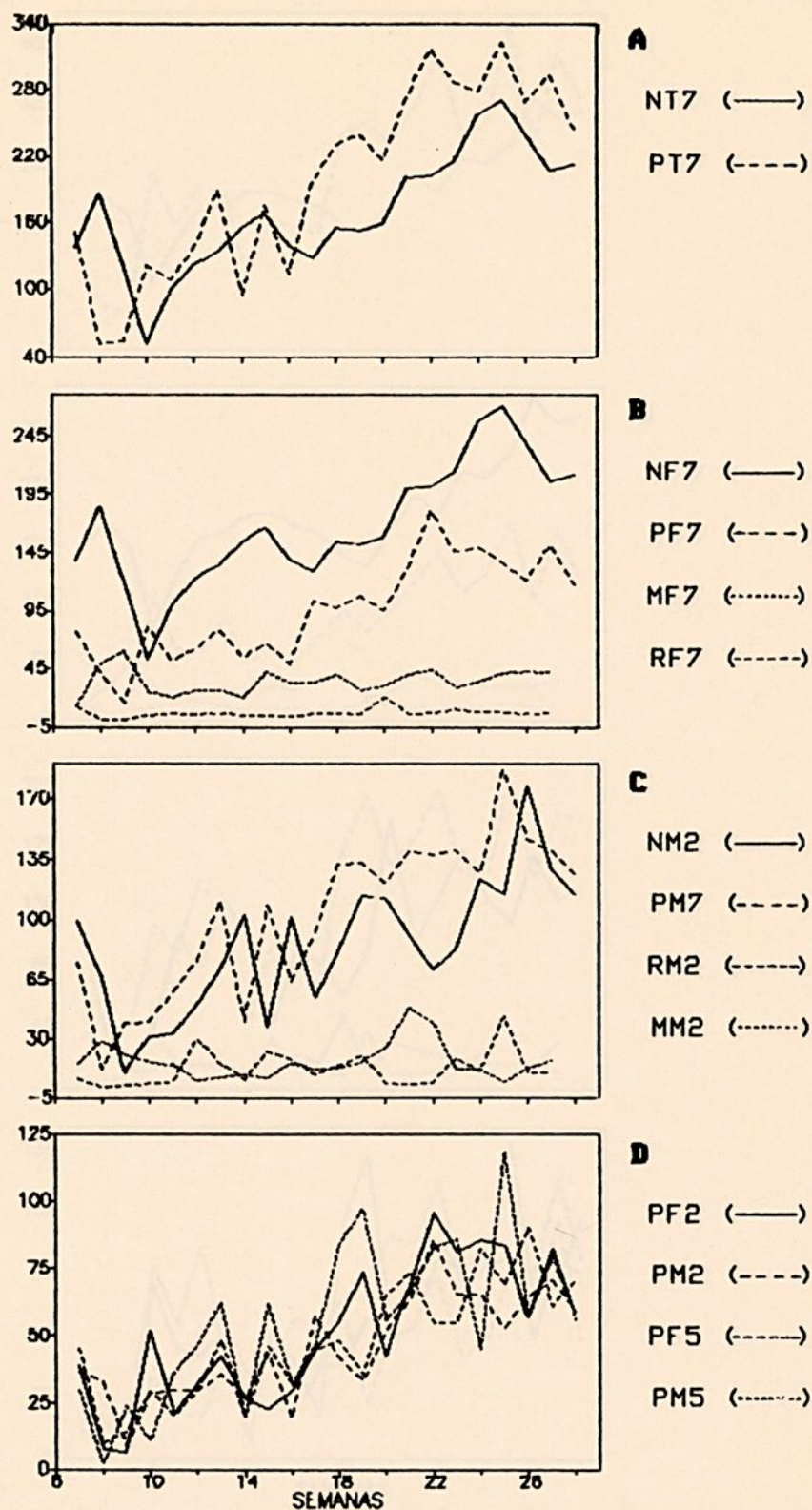


Figura 7. Número de moscas, em ordenada, para o tamanho populacional e produtividade total (A), número de adultos, produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade para fêmeas (B) e para machos (C) e, produtividade para fêmeas e machos das garrafas 2 e 5 (D), da linhagem **PIR**.

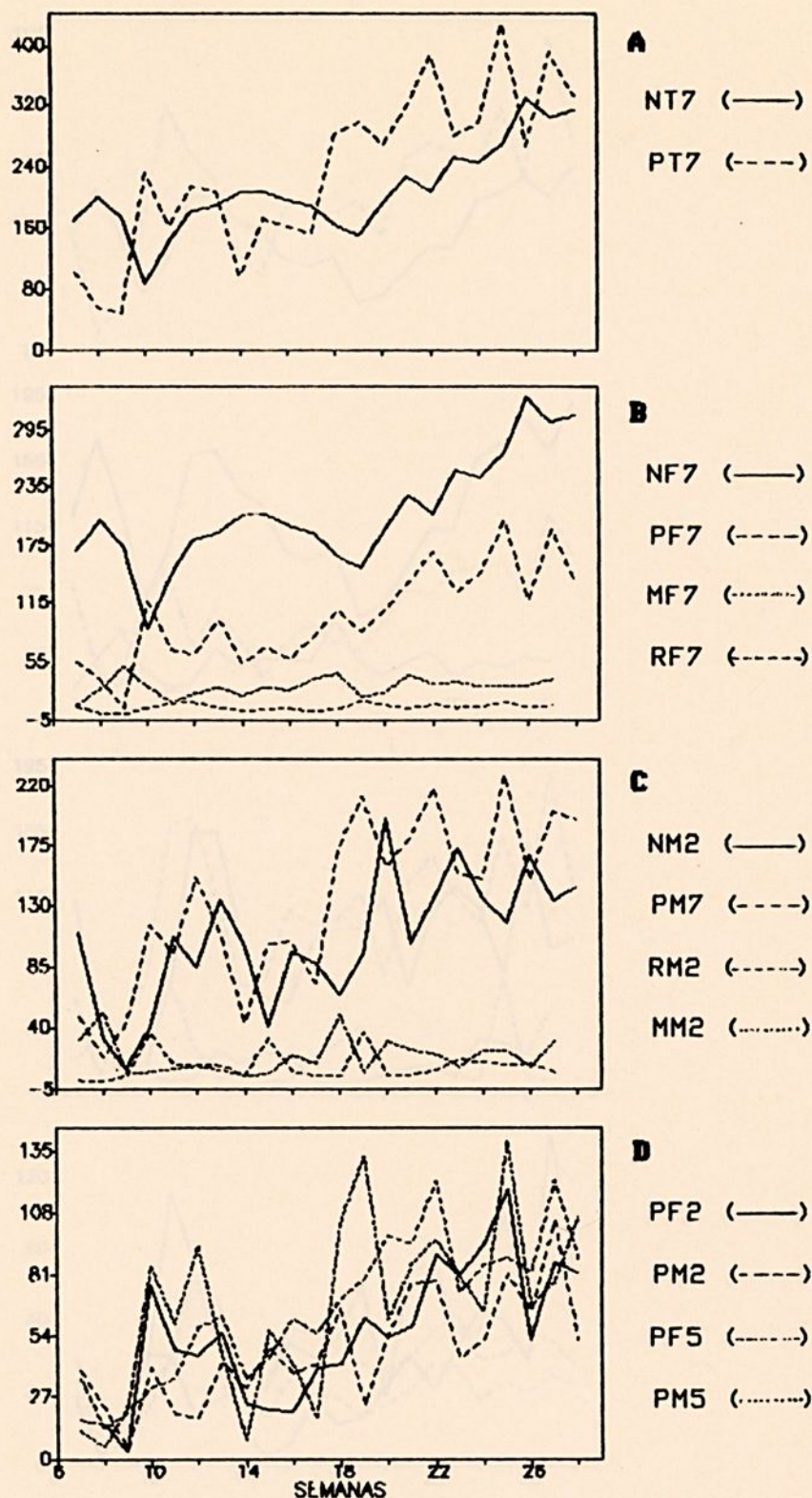


Figura 8. Número de moscas, em ordenada, para o tamanho populacional e produtividade total (**A**), número de adultos, produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade para fêmeas (**B**) e para machos (**C**) e, produtividade para fêmeas e machos das garrafas 2 e 5 (**D**), da linhagem **GRA**.

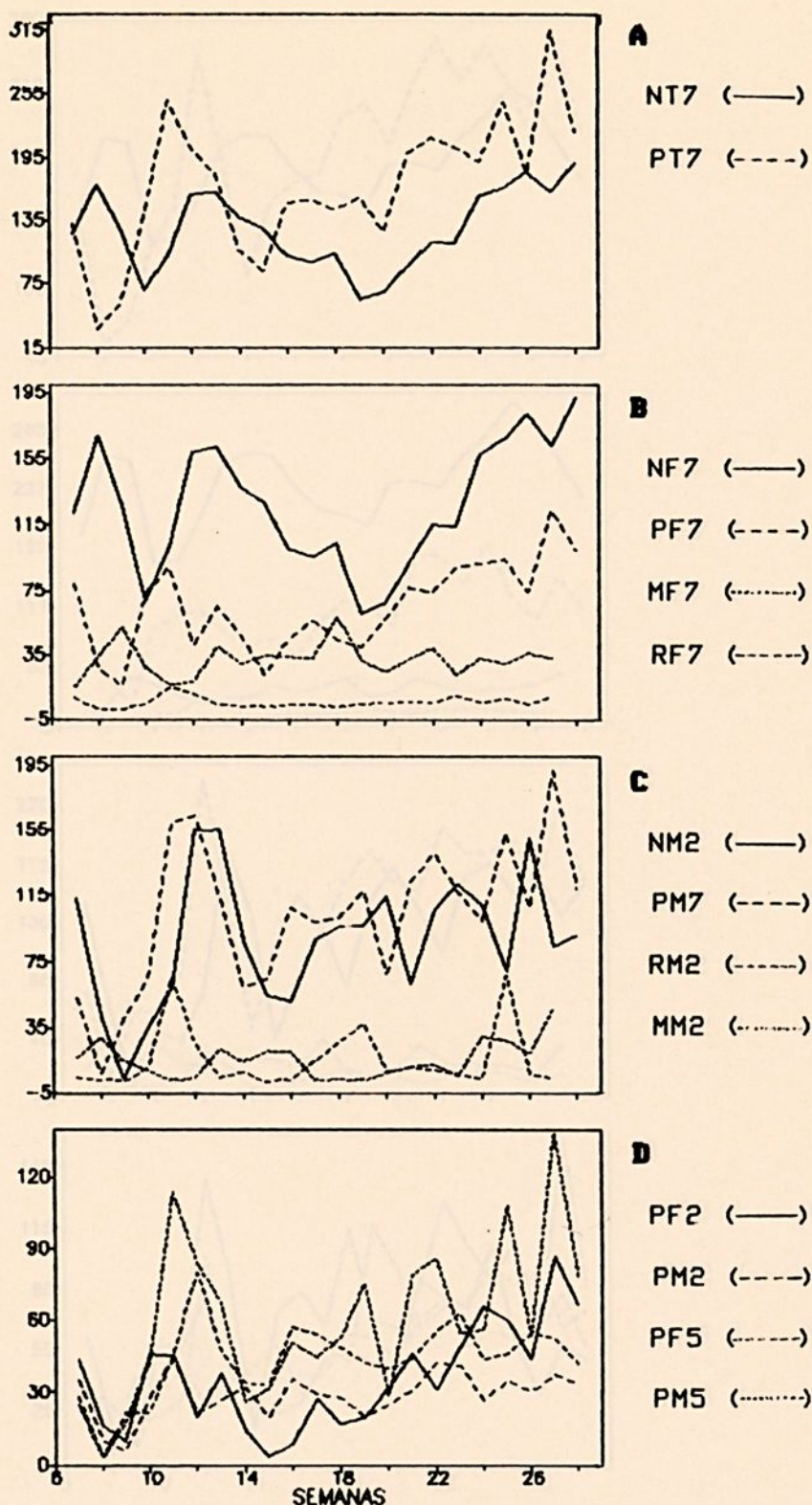


Figura 9. Número de moscas, em ordenada, para o tamanho populacional e produtividade total (A), número de adultos, produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade para fêmeas (B) e para machos (C) e, produtividade para fêmeas e machos das garrafas 2 e 5 (D), da linhagem ITA.

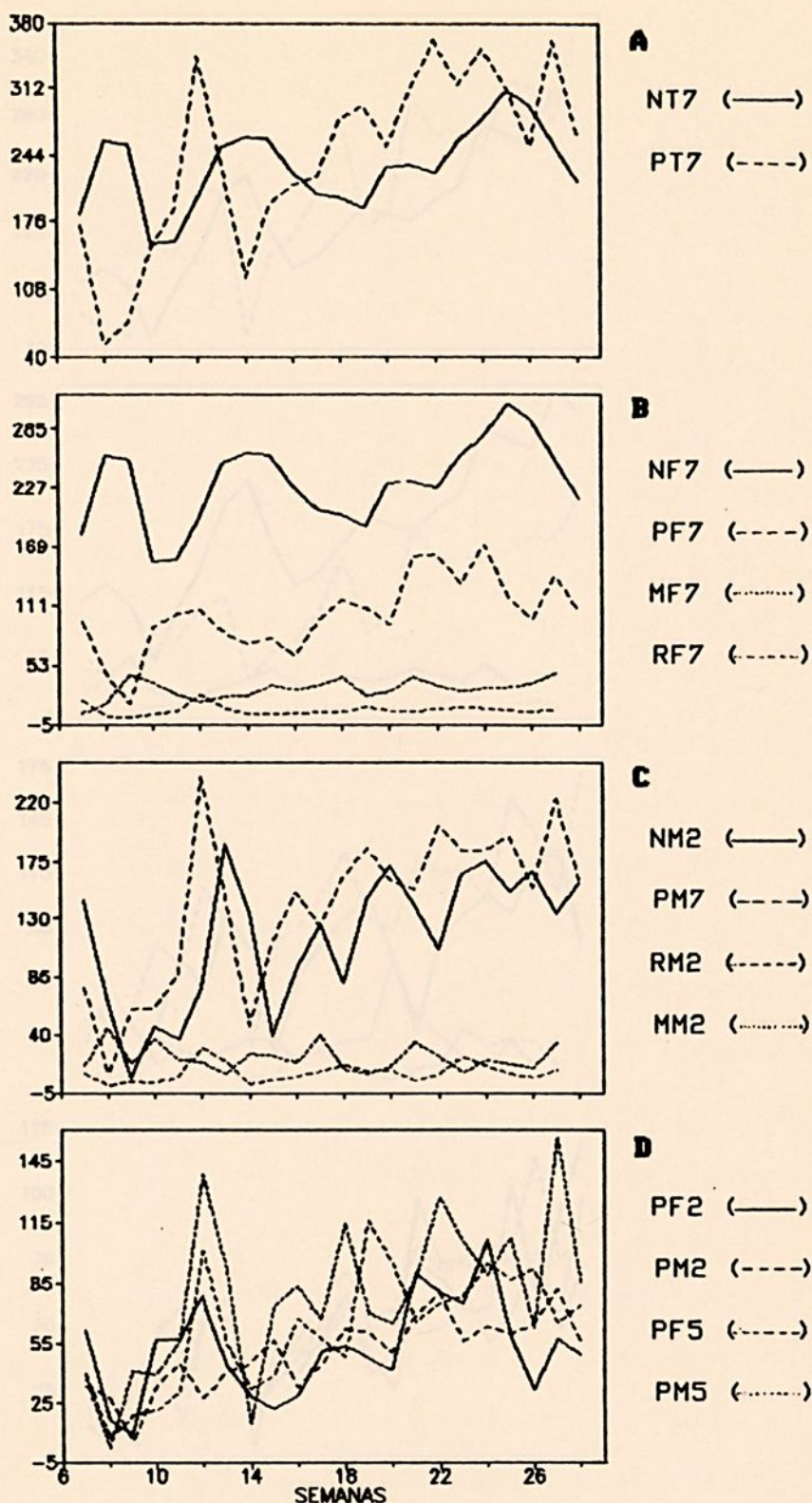


Figura 10. Número de moscas, em ordenada, para o tamanho populacional e produtividade total (A), número de adultos, produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade para fêmeas (B) e para machos (C) e, produtividade para fêmeas e machos das garrafas 2 e 5 (D), da linhagem SER.



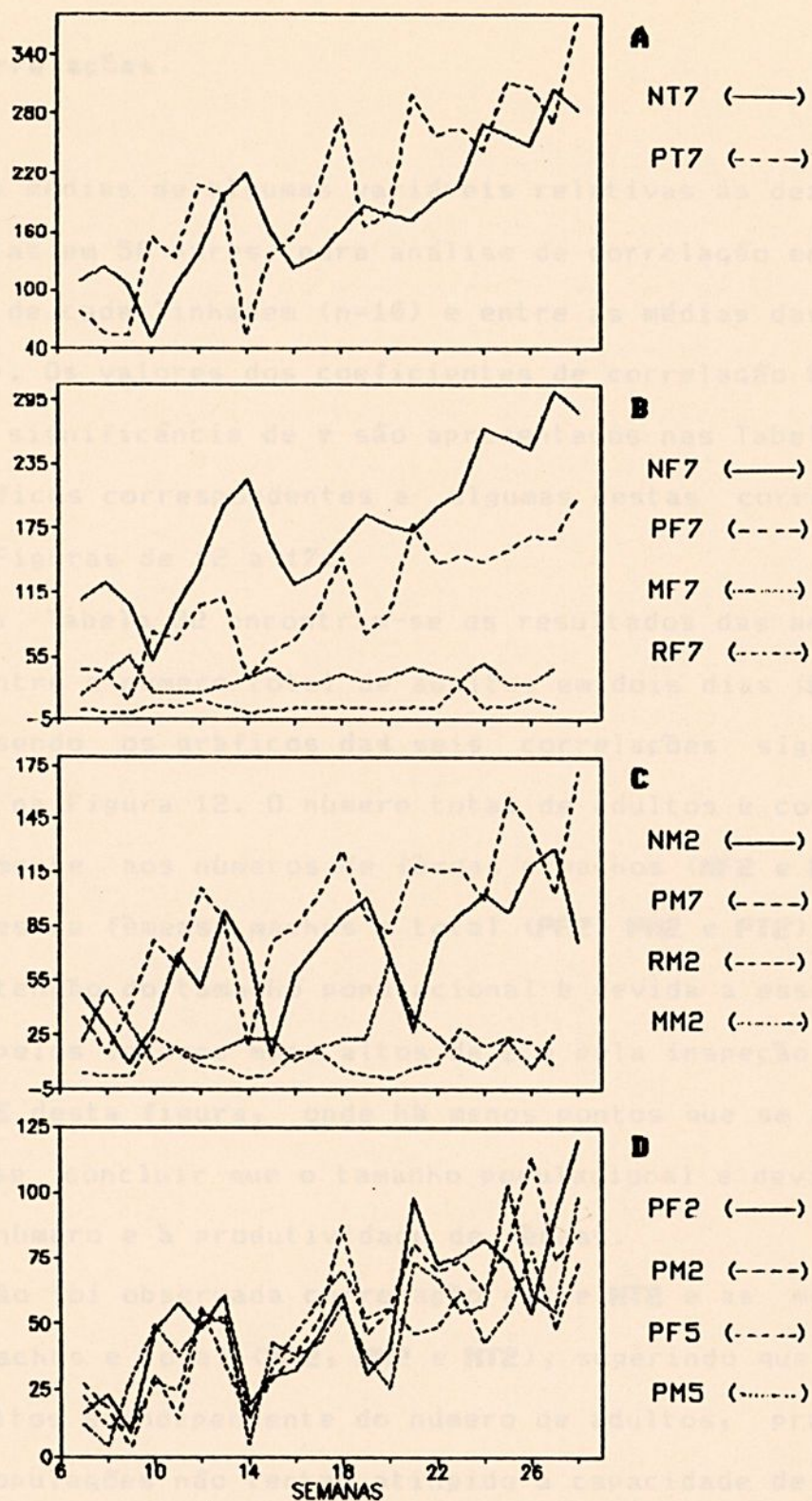


Figura 11. Número de moscas, em ordenada, para o tamanho populacional e produtividade total (A), número de adultos, produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade para fêmeas (B) e para machos (C) e, produtividade para fêmeas e machos das garrafas 2 e 5 (D), da linhagem 601.

III.7. Correlações.

As médias de algumas variáveis relativas às dez linhagens foram compostas em 50 pares, para análise de correlação entre médias das réplicas de cada linhagem ($n=10$) e entre as médias das 30 populações ($n=30$). Os valores dos coeficientes de correlação bem como os de t para a significância de r são apresentados nas Tabelas de 32 a 36, e os gráficos correspondentes a algumas destas correlações com $n = 30$, nas Figuras de 12 a 17.

Na Tabela 32 encontram-se os resultados das análises de correlação entre o número total de adultos em dois dias (**NT2**) e onze variáveis, sendo os gráficos das seis correlações significativas apresentados na Figura 12. O número total de adultos é correlacionado positivamente aos números de fêmeas e machos (**NF2** e **NM2**) e às produtividades de fêmeas, machos e total (**PF2**, **PM2** e **PT2**), indicando que a manutenção do tamanho populacional é devida a esses parâmetros. Mas, pelos valores mais altos de t e pela inspeção dos gráficos **A**, **C** e **E** desta figura, onde há menos pontos que se afastam da reta, pode-se concluir que o tamanho populacional é devido principalmente ao número e à produtividade de fêmeas.

Não foi observada correlação entre **NT2** e as mortalidades de fêmeas, machos e total (**NF2**, **NM2** e **NT2**), sugerindo que a mortalidade dos adultos é independente do número de adultos, provavelmente porque as populações não tenham atingido a capacidade de suporte do meio. As mesmas condições experimentais comportam mais de 1000 moscas, em média, de *Drosophila melanogaster* (RITS, 1991), enquanto que o número médio de adultos das populações de *Megaselia scalaris*

variou de 210 a 450 moscas (Tabela 3).

Das correlações entre NT2 e razão produtividade/mortalidade de fêmeas, machos e total (RF2, RM2 e RT2), todas negativas, só a última é significativa e baixa, sugerindo que para algumas populações, nas condições em que os experimentos foram realizados, a manutenção do número de adultos não depende destes parâmetros.

As correlações entre seis variáveis de machos e fêmeas encontram-se na Tabela 33 e os gráficos das correlações significativas na Figura 13. Observa-se fraca correlação positiva em quatro delas e apenas quando se considera $n=30$. A correlação positiva entre número de fêmeas e machos adultos apresenta três pontos que se destacam e que estão indicados por setas na Figura 13.A. Com a supressão destes pontos a correlação deixa de existir ($r=0,348$; $t=1,85$; $P>0,05$). Nas demais não há correlação. Destas correlações, três referem-se à produtividade em 2, 5 e 7 dias. É esperado que nas populações onde ocorram mais nascimentos de fêmeas ocorram também mais machos, mas as Figuras 13.B, 13.C e 13.D mostram os pontos espalhados em torno da reta, explicando a fraca correlação. Estes resultados sugerem que a manutenção dos respectivos números de adultos e as produtividades são diferentes para machos e fêmeas em *Megaselia scalaris*.

Na Tabela 34 são apresentados os resultados das correlações dos números de fêmeas e machos 2 (NF2 e NM2) e de fêmeas 7 (NF7) com algumas variáveis. Os gráficos das correlações positivas de NF2 e NM2 estão na Figura 14 e os referentes a NF7 na Figura 15. Existe correlação positiva entre os números de fêmeas e machos e suas respectivas produtividades (Figuras 14.A e 14.E), indicando que os números de adultos dependem principalmente da produtividade, uma

vez que não há correlação entre aquelas variáveis e respectivas mortalidades. Embora exista correlação negativa para as fêmeas 7 com mortalidade 5 com $n = 30$, quando se observa o gráfico correspondente à correlação **NF7** x **MF5** (Figura 15.C), verifica-se que a significância é devida aos três pontos mais altos (indicados por setas) que destacam-se dos demais. Excluídos esses pontos, a correlação deixa de ser significativa ($r=0,331$, $t=1,75$; $P>0,05$). Isto explica também a ausência de correlação entre os números de adultos e as respectivas razões produtividade/mortalidade, já que esta última variável depende também da mortalidade.

Nota-se correlação positiva entre **NF2** x **PM2** (Figura 14.C) e **NF7** x **PM5** (Figura 15.B) apenas em $n = 30$ e quando se considera as médias das três réplicas não há correlação, indicando que o número de fêmeas é praticamente independente da produtividade de machos, nas duas situações. O inverso é verdadeiro, pois há também fraca correlação entre **NM2** x **PF2**. Na Figura 14.F que corresponde à essa correlação observa-se dois pontos (indicados por setas) que se destacam dos demais. Com a retirada destes pontos, a correlação deixa de ser significativa ($r=0,308$; $t=1,65$; $P>0,05$), dando suporte à hipótese de estratégias diferentes de machos e fêmeas na manutenção dos respectivos tamanhos populacionais.

Como praticamente não há correlação entre **NF2** e **NM2**, a correlação positiva observada entre **NF2** e porcentagem de fêmeas (**XF2**), indica que nas populações com mais fêmeas a porcentagem delas também é maior, podendo-se concluir que o número de fêmeas nas populações é mais variável que o de machos, conforme verificado pelos testes de Tukey desses parâmetros apresentados no item III.1.

A correlação negativa entre número de fêmeas e produtividades por fêmea (**NF2** x **PPF2** e **NF7** x **PPF5**) é esperada (Tabela 34 e Figura 14.B e 15.D), indicando que nas populações com maior número de fêmeas, cada uma delas deixa menos descendentes, o que também foi verificado por VETORAZZI (1987). Esse componente é então, dependente da densidade.

Entre o número de fêmeas 7 (**NF7**), além da correlação positiva com **PF5** e **PPF5**, já citadas, há correlação positiva com produtividade de machos (**PM5**) e negativa com a mortalidade de fêmeas (**NF5**) e, em ambas, significativa apenas quando se considera $n = 30$ (Tabela 34). A explicação para esses resultados é a mesma dada anteriormente para esses parâmetros em dois dias. Na Figura 15.B e 15.C são apresentados os gráficos correspondentes a estas correlações. O gráfico B confirma a baixa correlação de **NF7** e **PM5**, pois os pontos encontram-se espalhados em torno da reta.

As correlações entre **NT2** e **NT7** e de nove variáveis entre dois e cinco dias encontram-se na Tabela 35. Há correlação alta e positiva entre os parâmetros de tamanho e produtividade ou derivados destes. Isto é confirmado quando se observa os gráficos de A a G da Figura 16, que correspondem a estes parâmetros.

Não há correlação entre a mortalidade total em dois e cinco dias (**NT2** e **NT5**) e baixa correlação positiva entre mortalidade de fêmeas (**NF2** e **NF5**). O gráfico H da Figura 16 mostra três pontos (indicados por setas) que se destacam dos demais, excluídos esses pontos não há correlação ($r = -0,154$, $t = 0,78$, $P > 0,05$). Assim, podemos considerar que as mortalidades 2 e 5, total e de fêmeas não são correlacionadas, possivelmente porque, as estruturas etárias das populações em dois e cinco dias são diferentes: as garrafas 2 continham

adultos sobreviventes e jovens nascidos na semana e esta produtividade foi muito variada nos censos, enquanto que as garrafas 5 continham apenas adultas.

A Tabela 36 contém os valores de r das correlações entre a longevidade média de fêmeas e sete variáveis, e na Figura 17 os gráficos das correlações significativas com $n=30$. A longevidade de fêmeas e total tem correlação positiva tanto entre as populações ($n=30$) como entre as médias das réplicas ($n=10$), indicando que a longevidade dos adultos nas populações depende principalmente da longevidade de fêmeas. A correlação positiva baixa entre longevidade e número de fêmeas (NF7) é esperada, porque, como já foi mencionado, a estratégia de manutenção do número de fêmeas adultas nas populações varia e só nas populações CAM e SER, baixa ou alta longevidade correspondem a pequeno ou grande número de fêmeas adultas, respectivamente.

Há correlação negativa, com $n=30$, entre a longevidade de fêmeas e a produtividade total de 100 fêmeas por dia porque, em algumas populações, a manutenção do número de fêmeas ocorre devido à associação de baixa produtividade e alta longevidade. A alta correlação negativa entre longevidade média e mortalidade de fêmeas (MF7) confirma mais uma vez a adequação do modelo de Levene, porque, embora sejam dados complementares, foram obtidos de forma distinta.

Não há correlação entre longevidade de fêmeas e de machos, indicando, mais uma vez, estratégias diferentes para os dois sexos, na manutenção do tamanho populacional. Foi feita análise de correlação apenas para $n=10$, porque o estudo da longevidade de machos foi realizado sem réplicas, para cada linhagem.



Tabela 32. Correlações entre as médias das réplicas de cada linhagem e das médias das 30 populações (t para significância de r ; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Variáveis	N = 10		N = 30	
	r	t	r	t
NT2 vs NF2	0,962	9,96**	0,964	19,18**
vs NM2	0,662	2,50*	0,716	5,42**
vs PF2	0,800	3,77**	0,815	7,44**
vs PM2	0,718	2,92*	0,740	5,82**
vs PT2	0,857	4,70**	0,860	8,92**
vs NF2	0,006	0,02	0,116	0,62
vs NM2	0,551	1,87	0,211	1,14
vs NT2	0,222	0,64	0,117	0,63
vs RF2	-0,070	0,17	-0,070	0,35
vs RM2	-0,652	2,44	-0,280	1,55
vs RT2	-0,363	1,10	-0,524	3,25**

Tabela 33. Correlações entre as médias das réplicas de cada linhagem e das médias das 30 populações, correspondentes a fêmeas e machos (t para significância de r; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Variáveis	N = 10		N = 30	
	r	t	r	t
NF2 vs NM2	0,432	1,35	0,508	3,12**
PF2 vs PM2	0,539	1,81	0,606	4,03**
PF5 vs PM5	0,384	1,18	0,458	2,73*
PF7 vs PM7	0,468	1,50	0,541	3,40**
NF2 vs NM2	-0,159	0,46	-0,175	0,94
RF2 vs RM2	-0,092	0,26	-0,088	0,48

Tabela 34. Correlações entre as médias das réplicas de cada linhagem e das médias das 30 populações (*t* para significância de *r*; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Variáveis	N = 10		N = 30	
	<i>r</i>	<i>t</i>	<i>r</i>	<i>t</i>
NF2 vs PF2	0,851	4,58**	0,850	8,53**
vs PM2	0,529	1,73	0,570	3,67**
vs NF2	-0,137	0,39	-0,013	0,07
vs RF2	-0,075	0,21	0,032	0,17
vs XF2	0,643	2,37*	0,622	4,20**
vs PPF2	-0,858	4,72**	-0,834	8,00**
vs MM2	0,700	2,73*	0,322	1,79
MM2 vs PF2	0,310	0,92	0,413	2,40*
vs PM2	0,926	6,93**	0,897	10,73**
vs MM2	-0,104	0,29	-0,172	0,92
vs RM2	0,065	0,19	0,086	0,50
NF7 vs PF5	0,643	2,37*	0,641	4,42**
vs PM5	0,599	2,12	0,560	3,58**
vs NF5	-0,600	2,12	-0,548	3,46**
vs RF5	0,418	1,34	0,156	0,84
vs PPF5	-0,712	2,78*	-0,685	4,68**

Tabela 35. Correlações entre as médias das réplicas de cada linhagem e das médias das 30 populações (t para significância de r ; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Variáveis	N = 10		N = 30	
	r	t	r	t
NT2 vs NT7	0,948	8,42**	0,946	15,44**
NF2 vs NF7	0,981	14,30**	0,976	23,71**
PT2 vs PT5	0,800	3,77**	0,748	5,96**
PF2 vs PF5	0,822	4,08**	0,774	6,47**
PM2 vs PM5	0,787	3,60**	0,730	5,65**
PPF2 vs PPF5	0,760	3,30**	0,746	5,93**
XFJ2 vs XFJ5	0,806	3,85**	0,727	5,60**
MT2 vs MT5	0,062	0,18	-0,017	0,10
MF2 vs MF5	0,487	1,58	0,387	2,22*
RF2 vs RF5	0,753	3,24*	0,373	2,12*

Tabela 36. Correlações entre longevidade média de fêmeas e sete variáveis para as 30 populações e para as dez linhagens (t para significância de r; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Variáveis	N = 10		N = 30	
	r	t	r	t
LF vs LM	0,556	1,89	---	---
vs LT	0,679	2,61*	0,682	4,93**
vs NF7	0,518	1,71	0,489	2,94**
vs PF7	-0,298	0,88	-0,178	0,51
vs PH7	0,256	0,77	0,198	0,89
vs PFD7	-0,613	2,19	-0,493	2,99**
vs HF7	-0,940	7,79**	-0,892	10,44**

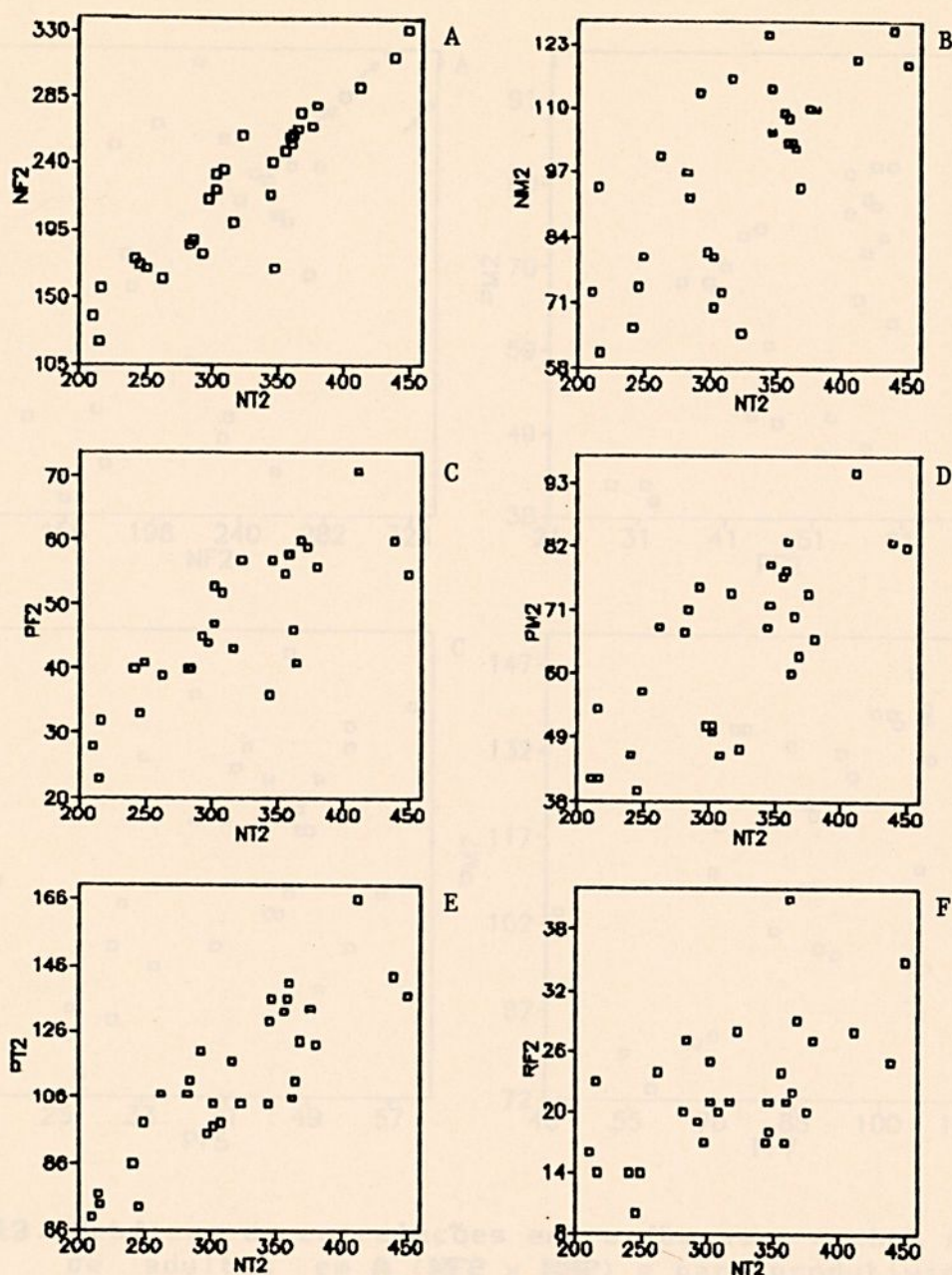


Figura 12. Gráficos de correlações entre número total de adultos (NT2) e seis variáveis, número de fêmeas (NF2) em A, e de machos (NM2) em B, produtividade de fêmeas (PF2) em C e de machos (PM2) em D, produtividade total (PT2) em E e razão produtividade/mortalidade de fêmeas (RF2) em F.

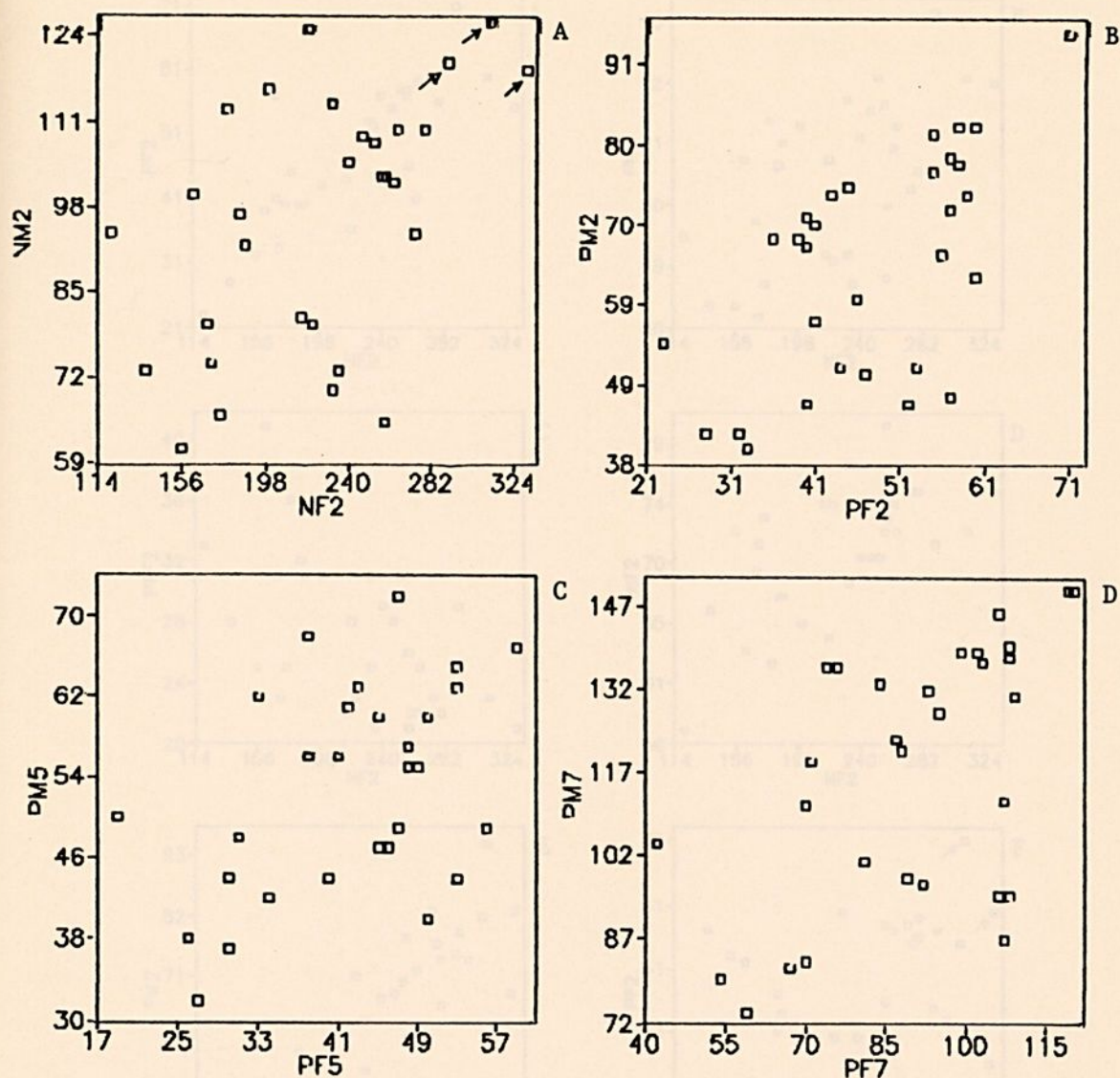


Figura 13. Gráficos de correlações entre fêmeas e machos para número de adultos em **A** (NF2 x NM2) e para produtividade em **B** (PF2 x PM2), **C** (PF5 x PM5) e **D** (PF7 x PM7).

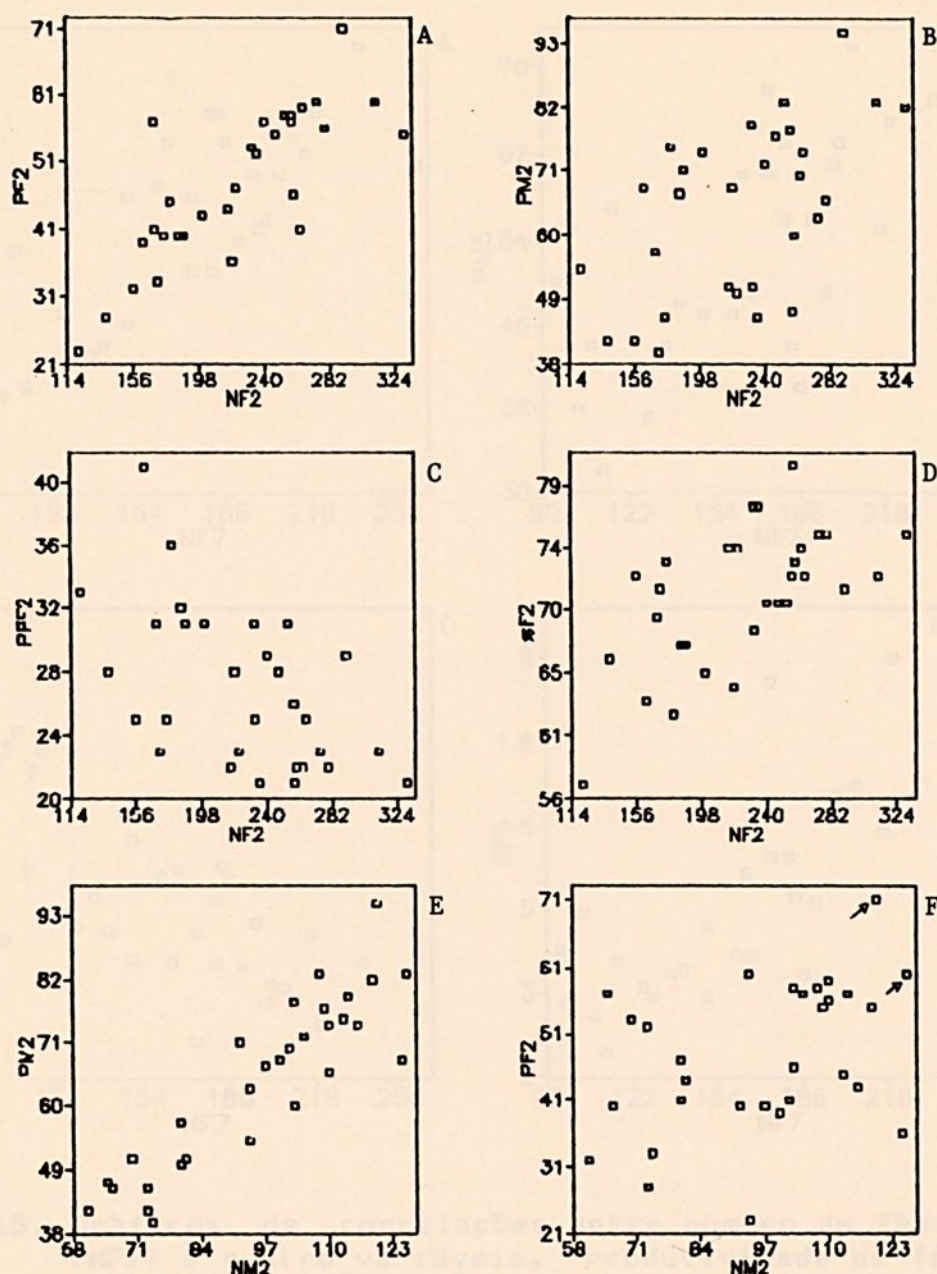


Figura 14. Gráficos de correlações entre número de fêmeas adultas ($NF2$) e quatro variáveis, produtividade de fêmeas ($PF2$) em **A** e de machos ($PM2$) em **B**, produtividade por fêmea ($PPF2$) em **C** e porcentagem de fêmeas ($\%F2$) em **D**, e entre o número de machos adultos ($NM2$) e duas variáveis, produtividade de machos ($PM2$) em **E** e de fêmeas ($PF2$) em **F**.

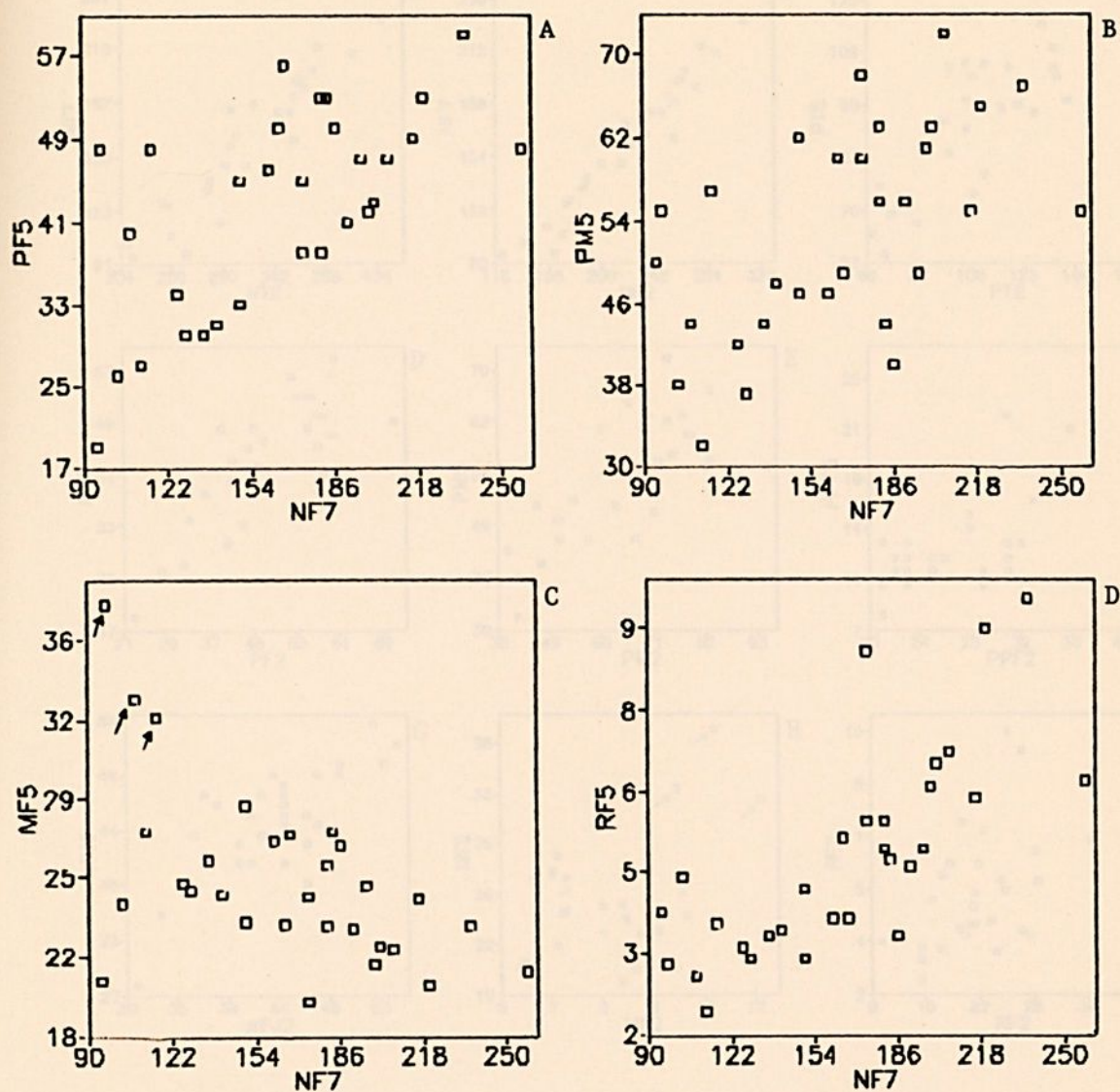


Figura 15. Gráficos de correlações entre número de fêmeas adultas (NF7) e quatro variáveis, produtividade de fêmeas (PF5) em A e de machos (PM5) em B, mortalidade de fêmeas (MF5) em C e razão produtividade/mortalidade de fêmeas (RF5) em D.

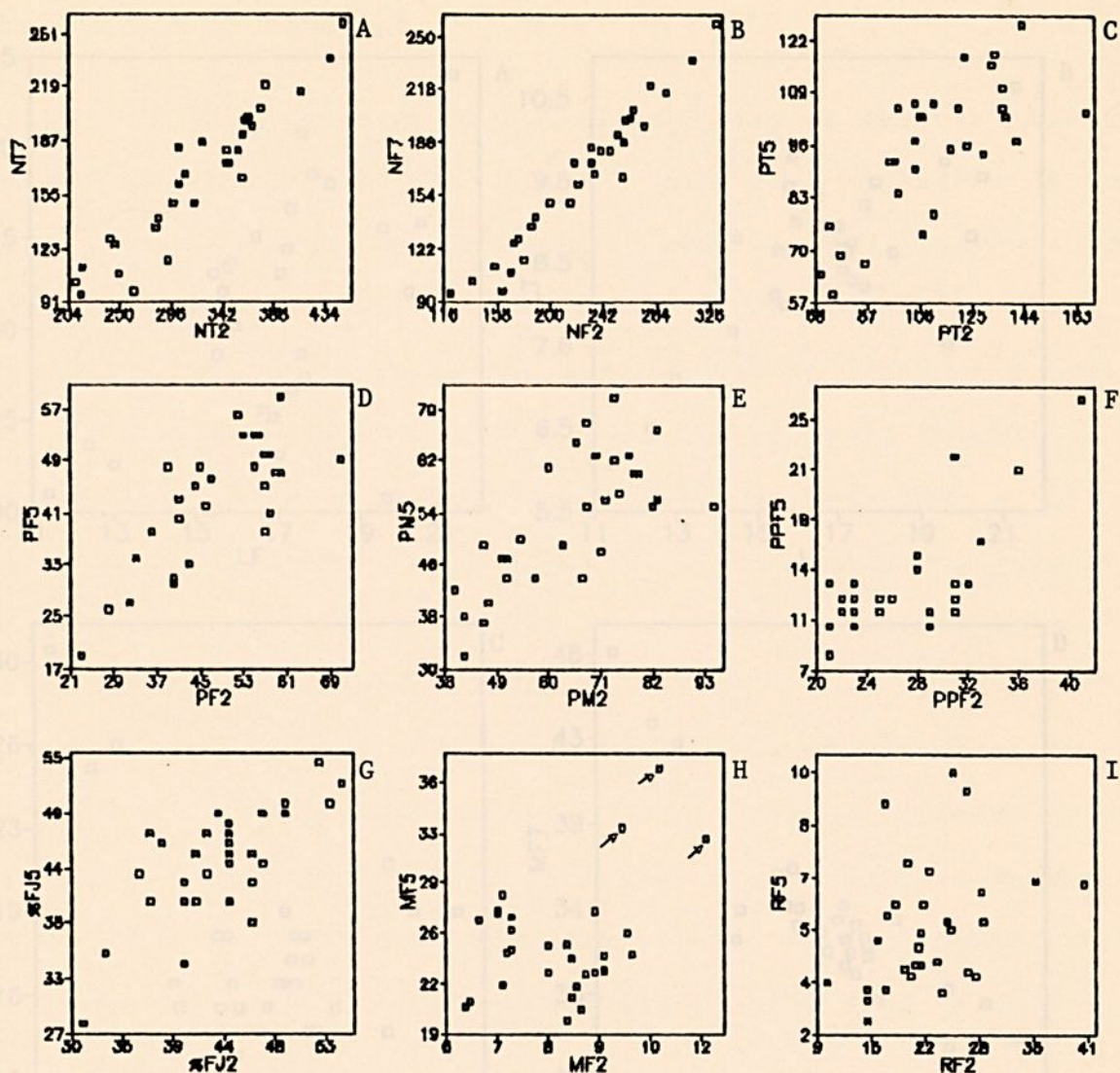


Figura 16. Gráficos de correlações entre variáveis obtidas das garrafas 2 e 5 para número total de adultos em **A**, número de fêmeas adultas em **B**, produtividade total em **C**, de fêmeas em **D**, de machos em **E**, por fêmea em **F**, porcentagem de fêmeas jovens em **G**, mortalidade de fêmeas em **H** e razão produtividade/mortalidade em **I**.

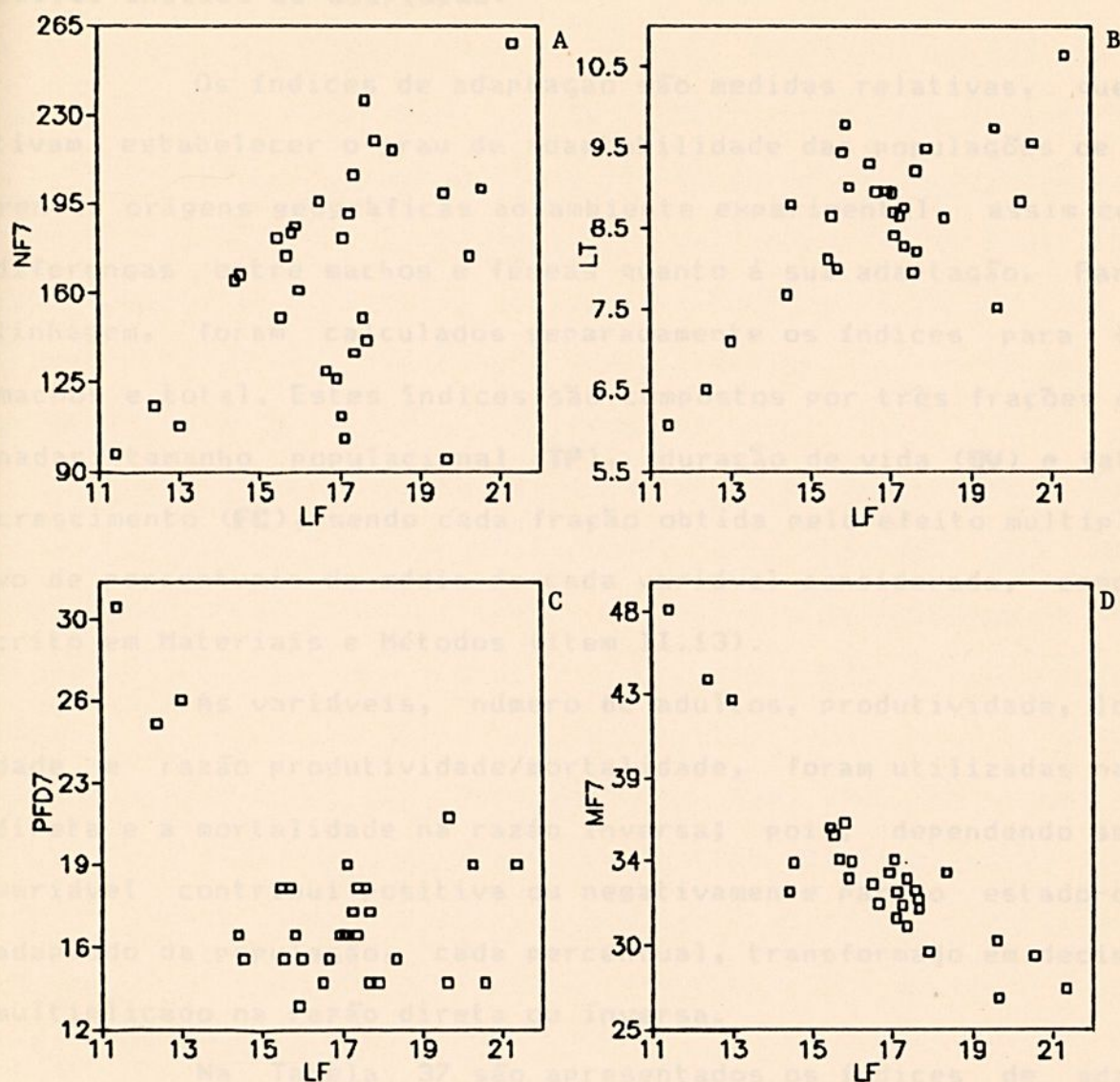


Figura 17. Gráficos de correlações entre longevidade de fêmeas (LF) e quatro variáveis, número de fêmeas (NF7) em **A**, longevidade total (LT) em **B**, produtividade por 100 fêmeas por dia (PFD7) em **C** e mortalidade de fêmeas (MF7) em **D**.

III.8. Índices de adaptação.

Os índices de adaptação são medidas relativas, que objetivam estabelecer o grau de adaptabilidade das populações de diferentes origens geográficas ao ambiente experimental, assim como as diferenças entre machos e fêmeas quanto à sua adaptação. Para cada linhagem, foram calculados separadamente os índices para fêmeas, machos e total. Estes índices são compostos por três frações denominadas tamanho populacional (TP), duração de vida (DV) e fator de crescimento (FC), sendo cada fração obtida pelo efeito multiplicativo de percentuais da média de cada variável considerada, como descrito em Materiais e Métodos (item II.13).

As variáveis, número de adultos, produtividade, longevidade e razão produtividade/mortalidade, foram utilizadas na razão direta e a mortalidade na razão inversa; pois, dependendo se cada variável contribui positiva ou negativamente para o estado-de-ser-adaptado da população, cada percentual, transformado em decimal, é multiplicado na razão direta ou inversa.

Na Tabela 37 são apresentados os índices de adaptação absoluto e relativo das frações tamanho populacional, duração de vida e fator de crescimento, para fêmeas, machos e total das dez linhagens, bem como, as médias de médias de cada fração e do índice absoluto. Para o cálculo dos índices relativos, foi atribuído o valor 1,00 ao maior índice absoluto obtido, para fêmeas, machos e total, sendo os demais calculados como percentuais deste número.

Quando se analisam as frações tamanho populacional, duração de vida e fator de crescimento, observa-se variação maior para fêmeas que para machos. Na fração tamanho populacional, os

coeficientes variaram de 0,28 (**GUA**) a 2,47 (**SER**) para as fêmeas e de 0,32 (**GUA**) a 1,71 (**SER**) para os machos. Na fração duração de vida a variação foi de 0,42 (**CAM**) a 1,50 (**SER**) para as fêmeas e 0,76 (**GOI**) a 1,44 (**PRE**) para os machos. Na fração fator de crescimento, variaram de 0,61 (**JAB**) a 1,45 (**PRE**) para as fêmeas e, de 0,81 (**GUA**) a 1,31 (**GOI**) para machos. Esses resultados indicam que os machos apresentam variabilidade menor que as fêmeas, já mencionado quando se analisou cada variável separadamente.

A distribuição das linhagens, em ordem decrescente de índices relativos, para total é **SER, GRA, CLA, GOI, PIR, JAB, PRE, ITA, CAM e GUA**. Para fêmeas, com exceção da inversão de posições entre as linhagens **GRA** e **CLA** e, entre **CAM** e **GUA**, a distribuição é a mesma. Já para os machos, a distribuição determinada por estes índices é **PRE, CLA, GRA, SER, JAB, CAM, PIR, ITA, GOI e GUA**.

A comparação entre os índices relativos para fêmeas e total mostra que as distribuições das linhagens é praticamente a mesma, indicando que a adaptação das populações depende principalmente das fêmeas.

Tabela 37. Índices de adaptação absoluto (IA Abs.) e relativo (IA Rel.) das frações Tamanho populacional (TP), Duração de vida (DV) e Fator de crescimento (FC) para fêmeas, machos e total das dez linhagens.

Linhagem	Fêmeas					Machos					Total				
	IA					IA					IA				
	TP	DV	FC	Abs.	Rel.	TP	DV	FC	Abs.	Rel.	TP	DV	FC	Abs.	Rel.
CAH	0,46	0,42	1,20	0,23	0,10	1,02	1,03	1,12	1,18	0,69	0,54	0,54	1,15	0,34	0,11
JAB	1,60	0,79	0,61	0,77	0,33	1,57	0,92	0,86	1,24	0,73	1,64	0,79	0,76	0,98	0,32
CLA	1,84	1,03	1,22	2,31	0,99	1,58	1,11	0,82	1,44	0,85	1,87	1,05	0,86	1,69	0,56
PRE	0,34	1,41	1,45	0,70	0,30	1,32	1,44	0,89	1,69	1,00	0,67	0,98	1,16	0,76	0,25
GUA	0,28	1,09	0,93	0,28	0,12	0,32	1,15	0,81	0,30	0,18	0,28	1,15	0,92	0,30	0,10
PIR	1,24	1,00	0,97	1,20	0,51	0,68	0,98	1,25	0,83	0,49	0,95	1,18	1,01	1,13	0,38
GRA	1,89	1,26	0,82	1,95	0,84	1,39	0,91	1,09	1,38	0,81	1,86	1,14	0,91	1,93	0,64
ITA	0,30	1,14	1,14	0,39	0,17	0,72	1,10	0,96	0,76	0,45	0,41	1,04	1,19	0,51	0,17
SER	2,47	1,50	0,63	2,33	1,00	1,71	0,85	0,89	1,29	0,76	2,51	1,30	0,92	3,00	1,00
GDI	1,68	0,96	0,96	1,55	0,66	0,44	0,76	1,31	0,44	0,26	0,97	1,14	1,09	1,20	0,40
X	1,21	1,06	0,99	1,17		1,08	1,02	1,00	1,06		1,17	1,03	1,00	1,18	
Sx	0,26	0,10	0,08	0,26		0,16	0,06	0,06	0,14		0,24	0,07	0,05	0,26	

III.9. Análise de Componentes Principais (ACP)

A análise de componentes principais permite a caracterização das populações de maneira simplificada, onde as relações multidimensionais das variáveis originais são reduzidas a poucas dimensões, mas retendo praticamente a mesma quantidade de informações.

Os resultados da aplicação deste método estatístico, com base em nove variáveis de fêmeas e de sete variáveis comuns aos dois sexos, estão na Tabela 38. Quando se consideram sete variáveis, a primeira e segunda componentes principais de fêmeas explicam 79,6% das diferenças entre as populações, sendo que a primeira componente contribui com 62,3% e a segunda com 17,3%. Para os machos, as duas primeiras componentes explicam 75,8% das diferenças entre as populações, sendo a contribuição da primeira de 53,9% e a da segunda, de 21,9%.

Para os dois sexos, as primeiras componentes podem ser consideradas como tamanho populacional, porque dependem principalmente do número de adultos e da produtividade. As segundas componentes podem ser consideradas como fator de crescimento, tanto para fêmeas como para machos, porque a mortalidade se contrapõe à razão produtividade/mortalidade e ao número de adultos. Essas duas últimas variáveis são as principais responsáveis pelo crescimento da população.

As Figuras 18 e 19 mostram a distribuição das 30 populações para fêmeas e machos, respectivamente. Nestes gráficos considera-se como ponto central a origem das coordenadas, que corresponde à média das variáveis obtidas de todas as populações, como

descrito em Materiais e Métodos (item II.14). No quadrante inferior esquerdo encontram-se as populações com os menores valores em relação às respectivas médias, nas variáveis que mais contribuíram para diferenciar as populações e, no quadrante superior direito, estão as populações com os maiores valores para estas mesmas variáveis. Os valores são positivos ou negativos se são maiores ou menores que a média.

Observa-se que algumas populações como **CAM**, **GOI**, **PRE** e **ITA** estão em diferentes posições, tanto quando são consideradas as fêmeas (Figura 18) como os machos (Figura 19), mesmo tendo o tamanho e o crescimento como componentes principais em comum. Observa-se também na maioria das linhagens, que pelo menos uma das réplicas está afastada das demais, demonstrando variabilidade intralinhagem. Verifica-se então que as diferenças entre as populações de **M. scalaris** não se restringem às diferenças inter e intra linhagens, mas também ocorrem entre os sexos.

As análises de variância das diferenças das médias das duas primeiras componentes principais, mostraram diferenças significativas, tanto para fêmeas como para machos. Os valores de **F** significativos a 1% e os resultados dos testes de Tukey são apresentados abaixo:

Fêmeas

1a. componente ($F=9,67$) $W: 5\%=46,75$

GUA	ITA	PRE	CAM	PIR	JAB	GOI	CLA	GRA	SER
-65,83	-63,01	-54,16	-51,17	13,11	27,82	29,11	43,17	47,85	73,70
-----				-----					

2a. componente (F=12,85) W: 5%=13,06

CAM	GUA	ITA	PRE	JAB	PIR	GOI	CLA	GRA	SER
-26,30	-16,84	-14,71	-10,00	1,50	3,56	4,92	11,49	17,00	29,52

Machos

1a. componente (F=8,85) W: 5%=28,20

GUA	GOI	PIR	ITA	CAM	PRE	GRA	JAB	CLA	SER
-54,70	-36,70	-19,10	-17,10	2,90	11,80	21,60	29,00	29,70	32,40

2a. componente (F=7,09) W: 5%=12,60

CAM	GUA	ITA	PRE	JAB	PIR	GOI	CLA	GRA	SER
-17,10	-4,10	-2,20	-1,30	0,00	1,30	1,40	3,30	5,30	13,43

A linhagem **PRE** apresenta uma das réplicas com o menor valor na primeira componente de fêmeas (Figura 18), mas esta não é a linhagem que apresenta o menor valor para a média nesta componente, uma vez que a distribuição pelo teste de Tukey é feita pela média das três réplicas.

Interpretar, para as fêmeas, a primeira componente prin-

principal como tamanho das populações e a segunda componente como fator de crescimento, parece ser correto porque quando se observa a Tabela 31, verifica-se que as populações **CAM**, **GUA** e **ITA**, que apresentam os menores valores nestas componentes, são as que não apresentam tendência para crescimento, com resultado não significativo nas equações de regressão em **NT7** e **NF7** (número total e de fêmeas adultas). O fato da linhagem **SER** apresentar o maior valor na segunda componente e ter tendência para crescimento significativa apenas a 5%, pode ser explicado por possuir **NF7** (mortalidade de fêmeas) com crescimento significativo.

Verifica-se que a primeira componente de fêmeas (tamanho populacional) separa as linhagens em dois grupos distintos, enquanto que para os machos há uma diferenciação gradual. Embora **GUA** e **SER** apresentem valores extremos para as médias das três réplicas nessa componente, nos dois sexos, a amplitude de variação é maior nas fêmeas (-65,83 a 73,70) que nos machos (-54,70 a 32,40).

Na segunda componente, machos e fêmeas diferem não apenas na distribuição de médias das três réplicas, mas também na variabilidade, uma vez que para as fêmeas há formação de seis grupos de médias e para os machos, três. Nesta componente os extremos também são comuns aos dois sexos (**CAM** e **SER**) e a amplitude de variação entre as linhagens para as fêmeas (-26,30 a 29,52) é maior que para os machos (-17,10 a 13,43).

Do conjunto das sete variáveis comuns, foram retiradas as variáveis **PF7** e **NF2** e acrescentadas as porcentagens de fêmeas adultas e jovens (**XF2** e **XFJ7**), a mortalidade (**NF7**) e a longevidade das fêmeas (**LF**), constituindo um conjunto de nove variáveis para as fêmeas. A análise de componentes principais de fêmeas, neste novo



conjunto mostra, que a primeira componente, responsável por 48,8% das diferenças entre as linhagens, continua representando o tamanho da população pois apresenta contribuições altas de todas as variáveis relacionadas a este parâmetro do valor adaptativo. A segunda componente, responsável por 28,8% das diferenças entre as linhagens, tem uma alta contribuição positiva da longevidade (LF) e também alta, porém negativa, da mortalidade (MF7), além de contribuições consideráveis e negativas de PF5, XFJ7 e RF2. A interpretação do significado dessa componente não é tão simples, pois mesmo estando principalmente relacionada à longevidade, têm também contribuições negativas de outras variáveis, que são em conjunto, as principais responsáveis pelo crescimento populacional.

A distribuição das diferenças das médias dessas componentes principais para as nove variáveis, os valores significativos de F a 1%, e os resultados do teste de Tukey, são os seguintes:

1a. componente (F=10,47) W: 5%=39,01

CAM	ITA	GUA	PRE	PIR	JAB	GOI	CLA	GRA	SER
-53,15	-52,94	-52,56	-47,42	13,29	19,04	26,82	35,08	43,51	68,77

2a. componente (F=14,69) W: 5%=14,31

CAM	GUA	ITA	PRE	GOI	PIR	JAB	CLA	GRA	SER
-34,63	-18,29	-14,40	-4,10	-1,28	-0,79	3,29	15,78	20,48	34,03

Para a primeira componente principal, que explica 48,8% das diferenças entre as linhagens, observam-se três grupos de médias para a distribuição de médias das três réplicas das dez linhagens. Embora a segunda componente explique apenas 28,8% das diferenças, a sua distribuição é bem mais variada e, com exceção de **CAM** que se destaca, forma seis grupos de médias. Nestas duas componentes, os valores mais baixos são os da linhagem **CAM** (-53,15 e -34,63) e os mais altos, da linhagem **SER** (68,77 e 34,03). A distribuição das linhagens não é muito diferente nas duas componentes.

A Figura 20 mostra a distribuição de fêmeas das 30 populações para as nove variáveis. Observa-se que as populações **CAM** têm valores abaixo da média nas duas componentes, destacando-se no quadrante esquerdo inferior, ao contrário das populações **SER** que se encontram no quadrante direito superior.

As réplicas se distribuem de maneira variada nas diferentes linhagens. Em **GUA** e **GOI**, estas se encontram próximas umas das outras, em **ITA**, **CAM**, **PIR**, **CLA**, **GRA** e **JAB**, uma das réplicas se destaca, enquanto que em **PRE** e **SER** as réplicas apresentam-se distantes umas das outras.

A análise de componentes principais permitiu três tipos de comparações: entre as linhagens, tanto de fêmeas como de machos, entre os dois sexos e entre réplicas. Essa análise tornou possível fazer essas comparações de maneira simplificada, pois algumas das variáveis originais foram agrupadas em novas variáveis não correlacionadas, das quais apenas duas explicam a maior parte das diferenças entre as linhagens. Os resultados confirmaram o que havia sido verificado para cada variável isoladamente. As populações de

Megaselia scalaris diferem no tamanho e na dinâmica populacionais, tanto entre linhagens, como entre os sexos. A variação entre as réplicas de diferentes linhagens geográficas de **M. scalaris**, apresentada por uma análise que explica cerca de 70% das diferenças entre as populações, indica a existência de expressiva variabilidade genética nesta espécie.

Fêmeas

1a.

2a.

Fêmeas

1a.

2a.

Machos

1a.

2a.

072	0,4422	0,7793	072	0,4493	0,1893	072	0,4927	-0,1754
077	0,4161	0,2496	077	0,4193	0,2338	077	-0,1945	-0,4754
072	0,3986	-0,6309	072	0,4511	-0,8642	072	0,4878	-0,8215
072	0,4182	-0,8354	073	0,4292	-0,1247	073	0,4674	0,8697
073	0,4624	-0,7139	077	0,4601	-0,8979	077	0,5126	-0,8077
077	0,3487	-0,3988	072	0,1941	0,8431	072	0,8385	0,6648
077	0,3848	-0,5481	072	0,8458	0,3749	072	0,8876	-0,5417
072	0,1657	-0,2939						
07	0,8277	0,3858						

Tabela 38. Valores das primeiras e segundas componentes principais com base em nove variáveis de fêmeas e sete variáveis comuns aos dois sexos, para 30 populações.

Fêmeas			Fêmeas			Machos		
V	1a.	2a.	V	1a.	2a.	V	1a.	2a.
NF2	0,4422	0,1798	NF2	0,4493	0,1898	NM2	0,4929	-0,1980
NF7	0,4186	0,2696	NF7	0,4195	0,2532	NM7	-0,1965	-0,4750
XF2	0,3886	-0,0300	PF2	0,4511	-0,0642	PM2	0,4840	-0,0215
PF2	0,4182	-0,0354	PF5	0,4292	-0,1247	PM5	0,4694	0,0099
PF5	0,4024	-0,2138	PF7	0,4681	-0,0998	PM7	0,5126	-0,0099
XFJ7	0,3489	-0,3086	NF2	0,1044	-0,8451	NM2	0,0305	0,6640
NF7	0,0840	-0,5681	RF2	0,0655	0,3949	RM2	0,0095	-0,5419
RF2	0,1087	-0,2930						
LF	0,0277	0,5858						

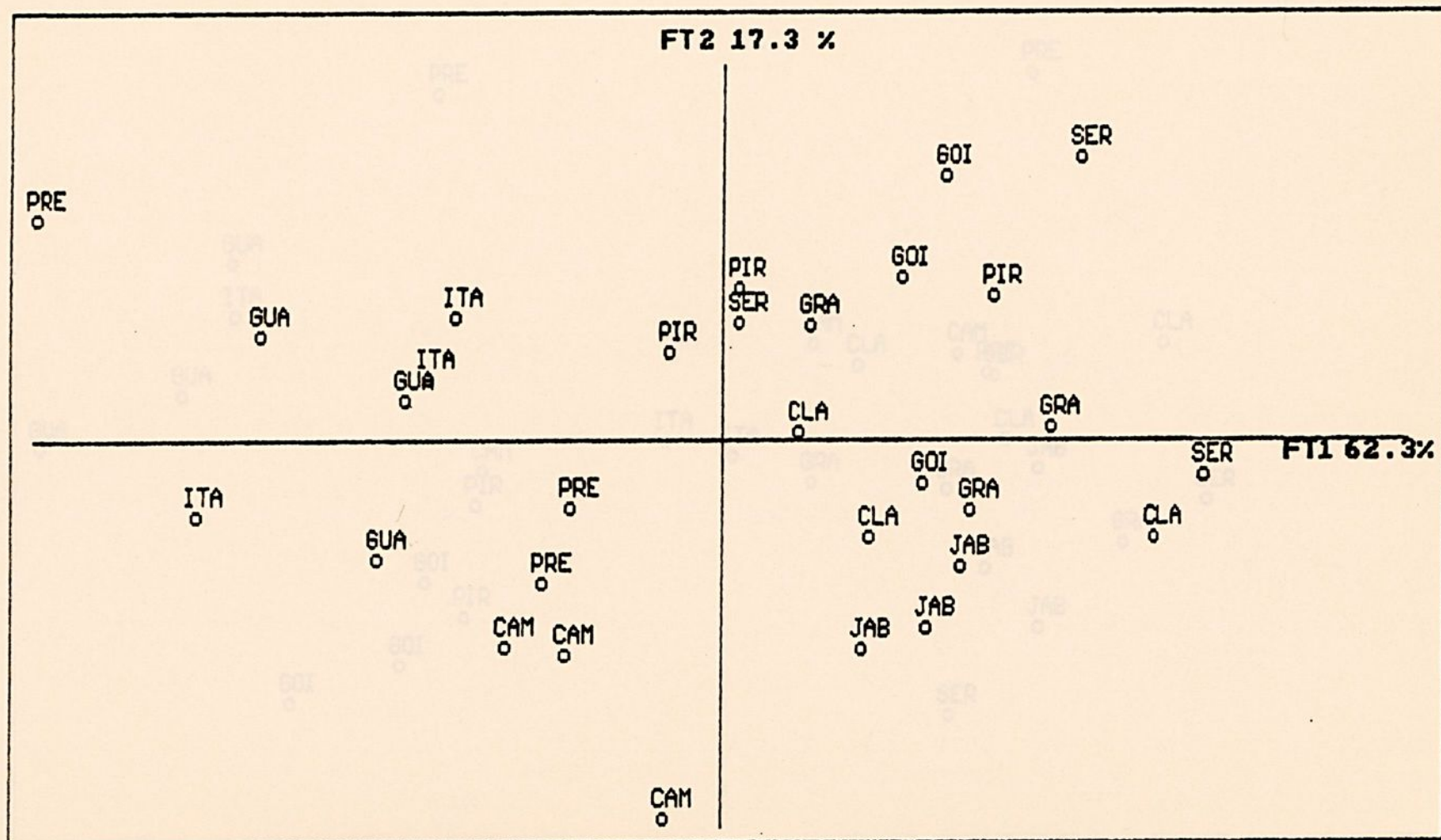


Figura 18. Análise de componentes principais de sete variáveis de fêmeas das 30 populações (abscissa: 1a. componente; ordenada: 2a. componente)

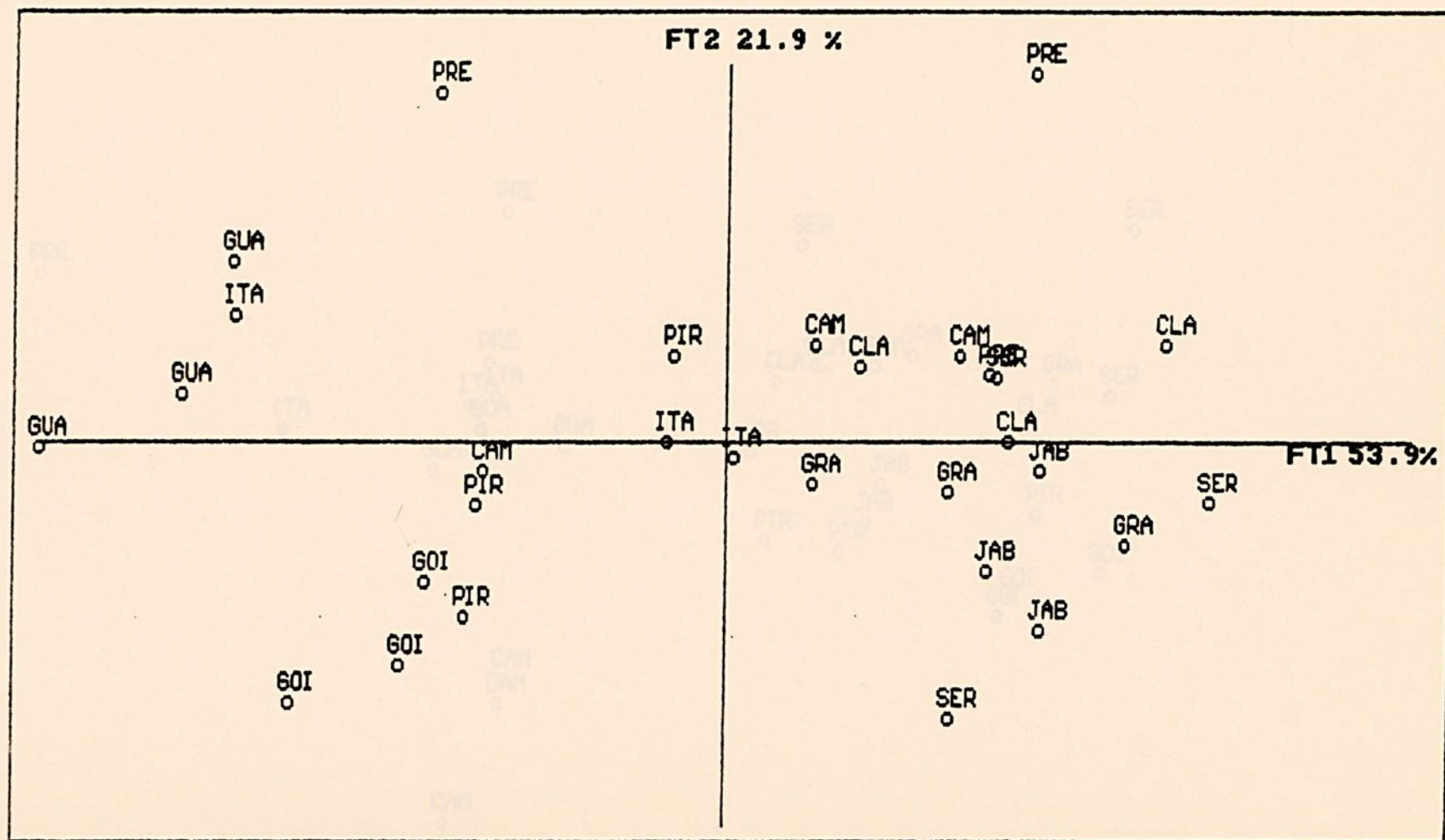


Figura 19. Análise de componentes principais de sete variáveis de machos das 30 populações (abscissa: 1a. componente; ordenada: 2a. componente)

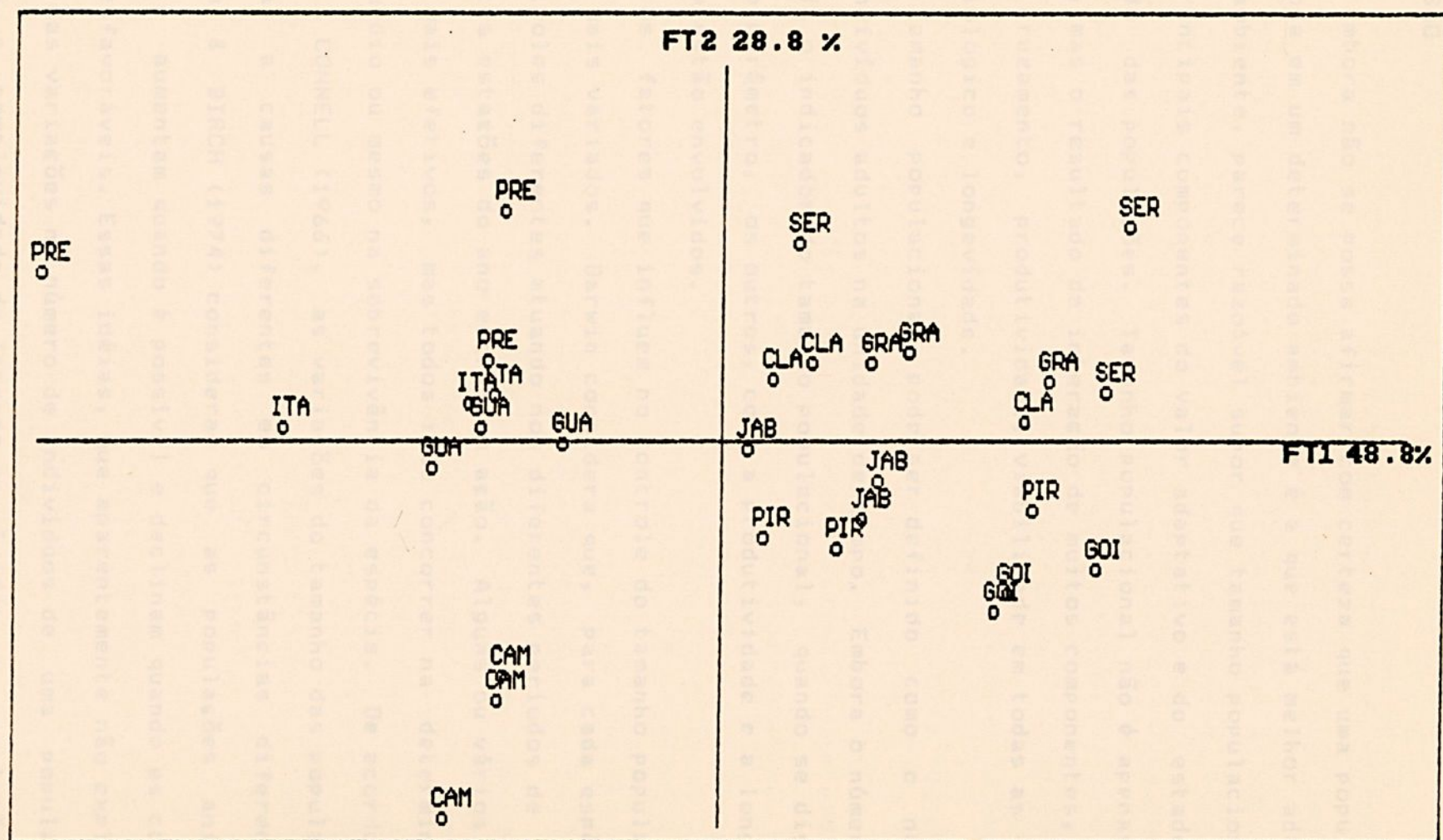


Figura 20. Análise de componentes principais de nove variáveis de fêmeas das 30 populações (abscissa: 1a. componente; ordenada: 2a. componente)

IV. DISCUSSÃO

Embora não se possa afirmar com certeza que uma população mais numerosa em um determinado ambiente é a que está melhor adaptada a esse ambiente, parece razoável supor que tamanho populacional é um dos principais componentes do valor adaptativo e do estado-de-ser-adaptado das populações. Tamanho populacional não é apenas um componente, mas o resultado da interação de muitos componentes, como sucesso no cruzamento, produtividade, viabilidade em todas as fases do ciclo biológico e longevidade.

Tamanho populacional pode ser definido como o número médio de indivíduos adultos na unidade de tempo. Embora o número de adultos seja o indicador do tamanho populacional, quando se discute esse último parâmetro, os outros, como a produtividade e a longevidade também estão envolvidos.

Os fatores que influem no controle do tamanho populacional são os mais variados. Darwin considera que, para cada espécie, muitos controles diferentes atuando nos diferentes períodos de vida e diferentes estações do ano entram em ação. Alguns ou vários controles são mais efetivos, mas todos irão concorrer na determinação do número médio ou mesmo na sobrevivência da espécie. De acordo com MACARTHUR & CONNELL (1966), as variações do tamanho das populações são devidas a causas diferentes em circunstâncias diferentes. ANDREWARTHA & BIRCH (1974) consideram que as populações animais simplesmente aumentam quando é possível e declinam quando as condições são desfavoráveis. 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.

Segundo CROMBIE (1947) existem três fatores principais envolvidos: a) o próprio organismo, isto é, os limites das condições ambientais às quais pode adaptar-se, as características de seu ciclo biológico e seu modo de reprodução; b) o ambiente físico, representado pelas condições de clima e solo; e, c) o ambiente biológico, compreendendo efeitos recíprocos dos organismos presentes. Desde que os dois últimos fatores são mantidos constantes nas condições de laboratório utilizadas neste estudo, o que vai determinar o tamanho populacional nas linhagens estudadas são as diferenças genéticas existentes entre elas.

O tamanho populacional pode ser facilmente afetado por variações, mesmo pequenas, do ambiente, tais como temperatura, quantidade e qualidade do alimento e umidade. Por esta razão ele deve, então, ser determinado usando dados baseados em muitos censos (YAMAZAKI, 1984). Essa condição foi satisfeita, pois o tamanho médio populacional foi obtido a partir dos dados de 22 censos.

Existe um número e biomassa máximos que podem emergir em um único vidro de cultura. A densidade larval ótima na qual o máximo de adultos pode emergir, tanto em número como em biomassa, varia muito com o nível nutricional do meio de cultura e também com a espécie; em condições ideais, é mais difícil observar diferenças entre populações, enquanto que em condições abaixo de ótima há uma variação muito grande entre os indivíduos (OHBA, 1967). Vários autores sugeriram e usaram complemento proteico adicional ao meio de cultura para manutenção de *M. scalaris* (MAINX, 1964; JOHNSON et al., 1988; entre outros), mas isto parece não ser aconselhável para estudos populacionais em garrafas. Em experimento piloto, foi acres-



centado leite em pó ao meio de cultura. A quantidade de larvas foi tão grande, que todo o meio foi utilizado antes que a maioria delas atingisse o estágio de pupa, o que inviabilizou o projeto. Isto foi confirmado por PRAVIRODISASTRO & BENJAMIN (1979) que observaram em culturas com alta densidade de larvas, muitas delas incompletamente desenvolvidas arrastarem-se no meio e morrerem sem atingir a fase de pupa. Embora o meio de cultura utilizado neste trabalho não seja o considerado ideal para *M. scalaris*, foi o que permitiu estudos populacionais e tornou possível a detecção de diferenças em alguns componentes do valor adaptativo entre as linhagens.

O tamanho populacional é principalmente uma função da produtividade e da longevidade, e desse modo, duas populações podem ter o mesmo tamanho, mas não necessariamente as mesmas longevidades e produtividades. Assim, pode-se sugerir que uma população com alta produtividade e baixa longevidade, pode ser mais adaptada no sentido evolutivo, ou em outras palavras, tem potencial adaptativo maior que uma população igualmente grande, mas com alta longevidade e baixa produtividade, pois a primeira contribui com maior número de descendentes e, portanto, de combinações genotípicas para as gerações futuras.

Embora não esteja indicado nos resultados, o número total de adultos (NT7) possui a mesma distribuição de médias que o número de fêmeas adultas (NF7), porque é constituído quase que exclusivamente por elas (item III.1.). Pode-se então, da mesma forma que nas fêmeas, dividir as linhagens em três grupos de médias, quanto a esse parâmetro. Um grupo formado pelas linhagens **CAN**, **GUA**, **ITA** e **PRE**; outro por **PIR**, **JAB** e **GOI**, e o último por **CLA**, **GRA** e **SER**. Assim, no

primeiro grupo, a linhagem **CAN** teria maior potencial adaptativo, pois embora tendo o mesmo tamanho que as outras, possui a maior produtividade e a menor longevidade. No segundo grupo seria **JAB** e no terceiro, **CLA**. Essas três linhagens são do Estado de São Paulo, mais próximas geograficamente entre si, que com as demais. Verifica-se então, que mesmo as populações que não diferem no tamanho populacional, o mantêm com estratégias diferentes.

O tamanho populacional contém praticamente todos os componentes do valor adaptativo dos indivíduos e da população e pode variar entre linhagens, mesmo se um componente como a produtividade for mantido constante, mas a mortalidade não. **CAN** e **GRA**, por exemplo, apresentam respectivamente o menor e um dos maiores tamanhos populacionais. Como as produtividades médias dessas linhagens são semelhantes, a diferença no tamanho populacional é consequência de diferentes taxas de mortalidade. Portanto, as linhagens diferem na dinâmica populacional. Segundo SOLOMON (1980), para a compreensão da biologia de uma população é necessário um conhecimento da sua dinâmica e da biologia dos indivíduos que a constituem.

Quando se considera o potencial adaptativo dos dois sexos separadamente, verifica-se que, para as fêmeas, os resultados são praticamente os mesmos que para o total. No primeiro grupo, o maior potencial é da linhagem **CAN**, no segundo **JAB** e **GOI** são muito parecidas e no terceiro **CLA**. Nos machos, não há diferença na longevidade entre as linhagens (Tabela 27). Assim, **SER**, que possui a maior produtividade (Tabela 13), é a que apresenta o maior número de machos em dois dias (Tabela 14).

Através da observação da distribuição das linhagens quanto ao número de adultos e potencial adaptativo, verifica-se que



fêmeas e machos diferem entre si. A análise de correlação entre número de machos (NM2) e número de fêmeas (NF2) (Tabela 33 e Figura 15.A), indicadores do tamanho populacional, mostra que não há correlação quando se considera a média das réplicas das linhagens (N=10), mas há correlação entre todas as populações com N=30. Numa nova análise, retirando os três pontos que destacam-se dos demais, a correlação deixa de existir, sugerindo que na maior parte das populações, os números de fêmeas e machos são independentes. Esses resultados indicam estratégias diferentes dos dois sexos na manutenção do tamanho populacional, o que é reforçado pelo fato dos machos serem praticamente inexistentes quando se considera esse parâmetro em sete dias.

O número de fêmeas adultas observado a cada sete dias, mas com duas transferências semanais (NF7) variou de 95 (R2 de PRE) a 258 (R1 de SER), enquanto que, com uma transferência semanal e três linhagens geográficas, VETORAZZI (1987) encontrou números médios de fêmeas variando de 102 a 187. Isto mostra que a quantidade de alimento parece não afetar significativamente esse parâmetro, pois neste trabalho houve populações com menor número de fêmeas. O que concorda com AYALA (1966, 1967) e TADEI (1975) que observaram que o principal fator que afeta o tamanho populacional em populações experimentais de *Drosophila* é o espaço e não a quantidade de alimento. DARWIN (1859) considera que a quantidade de alimento apenas limita o tamanho máximo que cada população pode atingir, mas não é o que determina o número médio de indivíduos de uma espécie. RITS (1991), com *D. melanogaster* observou um número muito maior de adultos quando mantidos com mais de uma transferência semanal nas mesmas



condições experimentais desse trabalho. Pode-se então atribuir as diferenças observadas no número de adultos de *M. scalaris* à variabilidade genética das linhagens.

As populações adaptam-se gradualmente ao ambiente experimental como resultado de mudanças evolutivas e é possível observar e medir esse processo através das variações no tamanho populacional. Grande tamanho populacional implica em grande eficiência em transformar os recursos limitados de alimento e espaço em biomassa ou matéria viva. A adaptação progressiva de uma população ao ambiente experimental poderia ser medida por um aumento gradual do seu tamanho enquanto o ambiente permanece constante. Populações diversas geneticamente, crescem em taxas diferentes e alcançam o equilíbrio em tempos diferentes (AYALA, 1968). Como já foi exposto no capítulo de resultados e pode ser observado nas figuras 1 a 10, as populações de *M. scalaris* diferem também na capacidade de adaptação ao ambiente experimental, já que algumas alcançaram o equilíbrio e outras não (Tabela 31) e o padrão de crescimento varia entre elas (item III.6.).

Os índices de adaptação com efeito multiplicativo das fragões (Tabela 37), obtidos da mesma forma que CHAUD-NETTO & KERR (1978) para *Apis* e CARVALHO (1979), CORRADI (1979) e CARARETO & MOURÃO (1991) para *Drosophila*, também mostraram diferenças entre fêmeas e machos, tanto nas três fragões (tamanho populacional, duração da vida e fator de crescimento) como no índice de adaptação relativo. As fêmeas possuem maior variabilidade entre as linhagens que machos, nas três fragões e no índice relativo.

A comparação entre fêmeas e total mostra que a distribuição das linhagens é praticamente a mesma, indicando que a adaptação



da população depende principalmente das fêmeas. Observa-se também que em oito das dez linhagens os machos apresentam índices relativos acima de 0,45, enquanto que as fêmeas possuem cinco linhagens acima desse valor. Isto pode indicar que os machos estão melhor adaptados ao ambiente experimental que as fêmeas e está de acordo com SPRINGER (1967) que sugere que há seleção para um cromossomo portador do fator M (determinante de masculinidade) nas linhagens de laboratório. A linhagem **PRE**, que apresentou o maior índice de adaptação para os machos é a mais antiga dos estoques.

Verificou-se que a fração tamanho foi a que mais influenciou a adaptação relativa das linhagens para as fêmeas e total, enquanto que para os machos foi a combinação desta fração com a duração da vida. MUELLER & AYALA (1981) consideram que todos os processos biológicos são importantes na determinação do sucesso reprodutivo dos organismos, não sendo claro quais suas importâncias relativas na determinação do valor adaptativo ou se um ou alguns componentes têm importância fundamental. Não há consenso entre os autores sobre quais componentes são mais importantes para o valor adaptativo, tanto de indivíduos, como de populações. Parece razoável, no entanto, supor que o tamanho populacional seja um dos principais fatores, porque é o resultado da interação de muitos componentes.

POLIVANOV (1981) encontrou correlação positiva entre tamanho populacional e mortalidade em populações polimórficas e monomórficas de **D. melanogaster**, quando há superpopulação. Em **M. scalaris** não há correlação entre esses dois parâmetros (Tabela 32), possivelmente porque o tamanho das populações não atingiu estas



condições. Não se observou também correlação entre produtividade e mortalidade. Correlação positiva entre esses parâmetros, segundo AYALA (1966), seria indicativo de equilíbrio das populações. A não ocorrência de correlação entre tamanho e produtividade com mortalidade sugere que as populações apresentam dinâmica populacional diferente e que nem todas atingiram o equilíbrio.

A correlação positiva entre número de fêmeas 2 (NF2) com porcentagem de fêmeas 2 (XF2) e mortalidade de machos 2 (MM2) nas populações (Tabela 34), parece indicar que a mortalidade de machos depende do número de fêmeas. Isto poderia ocorrer porque entre adultos as fêmeas seriam melhor competidoras que os machos. VETORAZZI (1987) observou que a maior parte das populações foi mantida com número menor de moscas e no entanto, o número de machos sobreviventes após sete dias foi maior que o verificado neste trabalho.

A razão de sexo é um dos aspectos conflitantes nos estudos da biologia de *Megaselia scalaris*, porque nem todos os autores encontraram excesso de machos na progênie e neste trabalho, algumas populações apresentaram e outras não (Tabelas 5, 6 e 7). Parece que esta característica não seria da espécie, como proposto por BENNER & OSTERMEYER (1980), mas faria parte da variabilidade das populações, pois houve diferenças mesmo entre réplicas. Somente PRE mostrou diferenças significativas com machos mais numerosos em todas as réplicas, em todas as situações e talvez isso explique também o fato de ser a população que apresentou o maior número de machos após sete dias de manutenção nas garrafas de adultos (Tabela 2) e possuiu a segunda maior longevidade de machos (Tabela 27).

Segundo AYALA (1965) nos experimentos populacionais em



garrafas, com *Drosophila*, a competição intraespecífica é intensa, porque alimento e espaço são restritos. A ação da seleção natural é muito forte, principalmente nos estágios iniciais de desenvolvimento, embora ocorra também entre os adultos. Em *Megaselia*, a competição no estágio larval favoreceria os machos por serem menores e mais precoces. OHBA (1961), mostrou em estudos com *D. virilis* e *D. melanogaster*, que os efeitos da competição larval afeta mais a espécie maior. Como fêmeas de *M. scalaris* possuem cerca de 40% mais biomassa que os machos (VETORAZZI, 1987), isto poderia explicar o fato, observado por vários autores, de emergirem mais machos que fêmeas, desde que não há trabalhos que mostrem que eclodem mais larvas machos que larvas fêmeas. No estágio adulto, a situação se inverte e as fêmeas são mais numerosas.

O desenvolvimento mais rápido dos machos nas fases de larva e pupa (SEMENZA, 1953; BENNER & OSTERMEYER, 1980) poderia sugerir que isso pudesse ocorrer também na fase embrionária e que portanto, fêmeas mais jovens colocariam mais ovos de machos do que de fêmeas, ocorrendo o inverso nas fêmeas mais velhas. Esta hipótese não foi confirmada, porque não há diferença entre porcentagem de fêmeas jovens 2 e 5 (XFJ2 e XFJ5) já que as mães das primeiras são em média mais jovens, embora, excluídas as populações 601, nas quais a produtividade média de fêmeas foi maior, embora não significativa, que a de machos, fêmeas adultas 2, produziram em média 19 machos a mais que fêmeas por semana, enquanto fêmeas adultas 5 produziram 13.

YANDERS (1965) estudou o efeito da idade dos pais na razão de sexo da descendência e observou que o envelhecimento de machos de *D. melanogaster* produz um desvio, aumentando a proporção



de fêmeas, ocorrendo o inverso, quando se estuda o efeito do envelhecimento da mãe. As diferenças não significativas entre as porcentagens de fêmeas jovens 2 e 5, sendo que as mães das primeiras são em média mais jovens, podem estar relacionadas ao fato dos machos também o serem. Nesse caso, o efeito do envelhecimento de fêmeas seria contrário do dos machos. Estudos adicionais devem ser realizados para estabelecer o efeito da idade dos pais na razão de sexo da progênie de *M. scalaris*.

No entanto, a idade da fêmea influi na sua capacidade reprodutiva, porque a produtividade por dia de fêmeas 2 (PFD2) é significativamente maior em todas as linhagens que a de fêmeas 5 (PFD5), com idade média maior que as primeiras (Tabela 14). Estes resultados estão de acordo com MAINX (1964), BENNER & OSTERMEYER (1979) e ZANON (1982) que observaram que as fêmeas colocam a maior parte de seus ovos nos primeiros dias de oviposição.

Diferenças no número de adultos foram encontradas entre as linhagens, mas estas não variaram muito na produtividade e mortalidade. Estes resultados indicam que há pequena variabilidade genética nestes últimos componentes. Segundo MACKAY (1985), componentes do valor adaptativo têm baixos níveis de variabilidade devido à ação da seleção natural, enquanto caracteres seletivamente neutros retêm grande quantidade de variância genética aditiva e podem manifestar-se nas populações.

ZANON (1991) não encontrou diferença na viabilidade em função da variabilidade genotípica e considera que os testes devem ser ampliados para esclarecer de forma definitiva se existe um componente genético atuando na capacidade reprodutiva de *M. scalaris*. Neste trabalho e em VETORAZZI (1987) não foram encontradas

muitas diferenças entre as linhagens na produtividade. Estes resultados embora não planejados para este objetivo, parecem indicar que este componente é afetado mais pelo ambiente que pelo genótipo.

A quantidade de alimento e o espaço vital influenciaram a produtividade de **Megaselia scalaris** porque as médias encontradas neste trabalho (90 para fêmeas e 117 para machos), com duas transferências semanais, foram maiores que os encontrados por VETORAZZI (1987) com uma transferência (46 para fêmeas e para machos). Maior produtividade quando é fornecido mais espaço e alimento é usual em populações de **Drosophila** (AYALA, 1966,1967; TADEI, 1975; RITS, 1991) e de **M. scalaris** (MACIEIRA et al., 1983; ZANON, 1991).

A correlação negativa entre número de fêmeas 2 e 5 (NF2 e NF5) e produtividade por fêmea 2 e 5 (PPF2 e PPF5) (Tabela 34) está de acordo com o encontrado para **M. scalaris** (VETORAZZI, 1987) e para **Drosophila**, pois BARKER (1963) observou que se a densidade de **D. melanogaster** excede certo valor, a produtividade decresce.

Não existe na literatura estimativas da longevidade média de fêmeas de **Megaselia scalaris** em populações. Essas estimativas, obtidas pela equação proposta por Levene (apêndice em DOBZHANSKY & PAVLOVSKY, 1961), são confiáveis porque esse método foi testado por CORRADI et al. (1980), que compararam os valores obtidos por ele com o método experimental de marcar insetos desenvolvido por TADEI & MOURÃO (1976), encontrando, para 23 populações de oito espécies de **Drosophila**, mantidas pela técnica da transferência seriada, correlação quase perfeita ($r=0,999$). Além disso, as longevidades médias de fêmeas de **M. scalaris** obtidas com esta equação estão de acordo com as encontradas por SILVA (1991), que estudou a longevidade de fêmeas

diretamente, com três das dez linhagens e o mesmo meio de cultura utilizados neste trabalho.

Há dois aspectos que podem ser abordados quanto à longevidade de *M. scalaris*. Um, estaria relacionado ao fato de fêmeas e machos mantidos em populações, apresentarem longevidade menor que a observada por PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN (1979) e ZANON (1982), que estudaram grupos de três machos e uma fêmea e casais, respectivamente. A outra abordagem seria a diferença acentuada na longevidade de fêmeas e machos.

CLARK & GOULD (1970) consideram que a duração da vida de um organismo é determinada pela combinação de fatores genéticos e ambientais. Quando o ambiente é controlado de maneira que condições ótimas para a sobrevivência são mantidas durante a vida do organismo, as diferenças na longevidade do adulto em várias linhagens podem ser atribuídas aos fatores genéticos. Esses autores colocaram o gene vestigial de *D. melanogaster*, que sabidamente encurta a duração da vida, em outros **backgrounds** genéticos e mostraram que a longevidade de mutantes adultos pode ser modificada. Os resultados foram interpretados como evidência do controle genético da longevidade do adulto, considerada como função do padrão de desenvolvimento total do organismo.

WILLIAMS (1957) sugeriu o controle genético da longevidade e propôs que a senescência ocorre devido a genes pleiotrópicos, com efeitos favoráveis e com grande valor seletivo no início da vida e com efeitos deletérios no final. FLANAGAN (1980) dividiu arbitrariamente uma população jovem de *D. melanogaster* em dois grupos e verificou uma variabilidade que ele chamou de mórbida, correlacionada com a duração da vida. Essa variabilidade estaria presente nos



primeiros estágios da vida, demonstrando que há um componente genético da longevidade.

Está bem estabelecido que o ambiente experimental (quantidade e qualidade de alimento, temperatura, umidade e fotoperíodo) e fatores genéticos influem na longevidade de espécies de **Drosophila** (CLARK & GOULD, 1970; ALLEMAND *et al.*, 1973; COHET, 1975; PARSONS, 1978; FLANAGAN, 1980; SCHWBEL & GROSSFELD, 1983; NAGEL, 1989, entre outros) e de **M. scalaris** (PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN, 1979; TRUMBLE & PIENKOWSKY, 1979; ZANON, 1982; VETORAZZI, 1987; SILVA, 1991). No entanto, os resultados da influência do ambiente na longevidade de **M. scalaris** apresentam algumas discordâncias. EL-MINIAWI & MOUSTAFA (1965) e PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN (1979), utilizaram exatamente o mesmo meio de cultura e observaram diferenças acentuadas na longevidade, tanto de fêmeas, como de machos. Por outro lado, SEMENZA (1953) e MAINX (1964), obtiveram resultados parecidos em diferentes temperaturas e meios de cultura e EL-MENIAWI & MOUSTAFA (1965) e TUMRASVIN *et al.* (1977), resultados diferentes nas mesmas temperaturas.

De acordo com AYALA (1965), a manutenção de populações de **Drosophila** em garrafas, onde espaço e alimento são limitados, levaria a competição intraespecífica e a seleção atuaria favorecendo os genótipos adaptados a viverem nestas condições e que poderia incluir baixa longevidade. Em **M. scalaris** esta seleção pode ter acontecido nos estoques, porque SILVA (1991) estudou a longevidade de pequenos grupos, utilizando o mesmo meio de cultura e três das linhagens deste trabalho, encontrando resultados parecidos. No entanto, a variabilidade foi mantida, uma vez que as linhagens diferem signifi-

cativamente na longevidade das fêmeas.

Há trabalhos que mostram diferenças acentuadas entre a longevidade de machos em populações e a longevidade medida em condições ideais utilizando *Drosophila* (DORZHANSKY & PAVLOVSKY, 1961; CORRADI, 1979). No entanto, em *Megaselia scalaris* as diferenças são maiores e os resultados divergem entre os autores mesmo nas condições ideais (Página 17 - Quadro 1).

A pequena longevidade de machos em populações experimentais em todas as linhagens de origens geográficas diferentes observada neste trabalho e em populações com diferentes variabilidade genética inicial (VETORAZZI, 1987), parece indicar uma característica da espécie, quando as moscas são mantidas em populações.

SPRINGER (1967) mostrou que a localização do fator M em diferentes cromossomos, confere diferentes vantagens adaptativas aos indivíduos, de maneira que sob condições ambientais específicas, uma determinada localização é favorecida. BEARDMORE *et al.* (1960) encontraram desvio na razão de sexo ao estudarem populações monomórficas e polimórficas de *D. pseudoobscura*. Consideram que a escassez de machos é comum em condições de superpopulação, devido à competição com as fêmeas.

Em *M. scalaris*, devido à forte competição larval, genes pleiotrópicos com efeito seletivo favorável nestas condições, seriam detriminentais no fim da vida, levando a um encurtamento da longevidade. Esta hipótese pode ser reforçada pelo fato de JOHNSON *et al.* (1988) terem encontrado em todas as populações estudadas e que foram mantidas em laboratório por mais de 30 anos, o fator M, determinante do sexo masculino, ligado ao cromossomo II. A manutenção dos estoques por um período de tempo que variou de dois a seis anos antes do



início dos experimentos, pode ter levado a uma seleção de machos portadores do fator M em um cromossomo específico, condicionando uma dinâmica populacional diferente da de fêmeas, e diminuindo a variabilidade genética entre os machos. Desde que os acasalamentos ocorram logo após a emergência (MAINX, 1964), é vantajoso que machos mantidos em populações, onde o espaço é restrito, morram, deixando lugar para as fêmeas, que podem ter longo período reprodutivo (BENNFR, 1985) e para os recém-nascidos. Isto poderia explicar também a maior homogeneidade dos componentes dos machos entre as dez linhagens.

A hipótese da homogeneidade dos componentes dos machos, principalmente a longevidade, estar relacionada ao mecanismo de determinação do sexo pode ser reforçada pelos resultados de LINTS & BOURGOIS (1987) que estudaram diferenciação fenotípica de três traços quantitativos em populações de *D. melanogaster* e mostraram que a diferenciação genética entre subpopulações aparece muito antes do esperado. Consideram que este resultado pode ser devido a transposição de genes, como resultado da transferência a novas condições ecológicas. Como as condições experimentais das populações de *M. scalaris* é a mesma para todas, o fator M, considerado um transposon (GREEN, 1980) se ligaria preferencialmente a um dos cromossomos em machos mantidos em populações, por transposição e/ou seleção. Essa ligação seria preservada pelas baixas taxas de "crossing-over" que ocorre neste sexo (TOKUNAGA, 1958; MAINX, 1959; JOHNSON et al., 1988).

Em *D. pseudoobscura*, BEARDMORE et al. (1960), observaram que as condições de manutenção em caixas de populações com grande espaço para adultos e reduzido para larvas, provoca uma competição



severa entre larvas e o arranjo cromossômico **AR/AR** tem maior valor adaptativo que **CH/CH**, enquanto que DOBZHANSKY & PAVLOWSKY (1961), utilizando garrafas, onde a situação de competição se inverte, observou o contrário. BIRCH (1955) estudou os arranjos gênicos **CH** e **ST** e mostrou que o arranjo **CH** é favorecido em relação ao **ST** em alta densidade, ocorrendo o inverso em baixa densidade.

Larvas de machos de *M. scalaris*, sendo menores e com tempo de desenvolvimento mais curto do que as fêmeas têm maior possibilidade de empuparem e emergirem. Após a emergência, a situação se inverte e nas condições de populações em garrafas, as fêmeas levariam vantagens sobre os machos e a longevidade deles, que já é menor que a de fêmeas, torna-se então muito menor.

Outra hipótese para a longevidade de machos ser menor que a de fêmeas, poderia estar relacionada ao esforço reprodutivo. DALY (1978), considera que o esforço da atividade sexual ou custo energético do acasalamento recai principalmente sobre os machos. Além da passagem de esperma, machos desprendem grande quantidade de energia na competição com outros machos e na própria corte.

SILVA (1991), observou que a longevidade dos machos com três dias de acasalamento foi maior que a de machos virgens ou com acasalamento permanente, indicando que alguma atividade sexual, até um certo limite, pode ser benéfica para a longevidade de machos, além da qual ela diminui e concluiu que a atividade sexual afeta mais os machos que as fêmeas. No entanto, a longevidade de machos obtidas neste trabalho, mesmo sem acasalamentos, praticamente não ultrapassa sete dias, semelhante ao que ocorre nas populações. Assim, com ou sem atividade reprodutiva, a longevidade de machos verificada neste trabalho, por VETORAZZI (1987) e por SILVA (1991),



que utilizaram as mesmas linhagens e meio de cultura, são menores que a observada por outros autores (Quadro I), reforçando a hipótese de que a manutenção das populações em estoques leva à seleção de machos com ciclo biológico que inclui baixa longevidade.

Das duas hipóteses para explicar o fato dos machos serem menos longevos que as fêmeas em populações, competição intraespecífica e esforço reprodutivo, a primeira parece mais adequada. A baixa longevidade tanto de fêmeas como de machos em populações e as diferenças acentuadas entre os dois sexos ocorreriam principalmente em virtude da competição intraespecífica.

A seleção natural, segundo DOBZHANSKY (1956), não opera com traços independentes, ela favorece genótipos cujos portadores passam seus genes mais eficientemente às futuras gerações, que os portadores de outros genótipos. Dessa maneira, o sucesso reprodutivo dos portadores de um genótipo é devido à totalidade dos traços que são produzidos em certo ambiente. A desvantagem em alguns caracteres pode ser compensada por vantagem em outros e ainda, segundo DOBZHANSKY (1977) uma resposta adaptativa coerente a um dado ambiente pode ser obtida por meios diferentes. Assim, a competição intraespecífica, associada à hipótese pleiotrófica da longevidade, explicaria os resultados obtidos neste trabalho.

Há dimorfismo sexual em muitos aspectos morfológicos e do ciclo biológico de *M. scalaris* e neste trabalho praticamente não foram observadas correlações entre os parâmetros de machos e fêmeas. Dimorfismo sexual pode resultar de seleção natural e/ou sexual. A seleção sexual é considerada a principal causa inicial de dimorfismo sexual, mas em estágios avançados de dimorfismo, um processo secun-

dário de seleção natural para deslocamento ecológico entre os sexos pode ocorrer. DARWIN (1871) elucidou como a seleção natural, operando diferentemente em machos e fêmeas, em consequência de seus papéis distintos na reprodução ou de competição entre os sexos por recursos como alimento, levam a um dimorfismo sexual adaptativo. Comparações dentro e entre espécies relacionadas levaram DARWIN a concluir que machos adultos são mais modificados do que fêmeas ou jovens dos dois sexos. FISHER (1958) mostrou como seleção divergente nos dois sexos poderia acumular genes com efeitos diferentes em machos e fêmeas, levando um caráter que no início se expressava igualmente, tornar-se dimórfico e finalmente limitado ao sexo.

LANDE (1980), analisou teoricamente a evolução do dimorfismo em caracteres quantitativos quando a seleção natural e sexual atua de maneira diferente nos dois sexos e conclui que os efeitos dos genes nos machos podem ser correlacionados com os seus efeitos nas fêmeas, produzindo respostas seletivas parecidas entre os sexos, tanto que machos e fêmeas não podem evoluir independentemente. Mas sob seleção natural fraca, com valores adaptativos constantes, a evolução conjunta do fenótipo médio dos sexos aumenta o valor adaptativo médio da população, e se há variação genética para dimorfismo sexual, cada sexo eventualmente encontra um fenótipo ótimo para as condições em que vive.

MAYNARD SMITH (1959) encontrou em *D. subobscura* diferença significativa na longevidade dos sexos, em linhagens endocruzadas, híbridas e naturais. Concluiu que as causas do envelhecimento nos dois sexos pode estar sob controle genético diferente. A maior longevidade de fêmeas, observada por ele, pode ser resultado de seleção natural, mas que muito pouco é conhecido do ciclo de vida



desta população na natureza para explicar qual seria a importância para as fêmeas viverem um longo tempo. O mesmo pode ser concluído sobre *M. scalaris*, porque não há trabalhos que tratam da ecologia desse organismo na natureza, embora BENNER & OSTERMEYER (1980) consideram que, quando comparadas aos machos, as fêmeas exibem grande tamanho, apresentam tempo de desenvolvimento longo e alta longevidade que podem reletir a grande carga reprodutiva carregada por elas. Isto está de acordo com COWLEY & ATCHLEY (1988) que sugerem que as fêmeas são maiores porque produzem gametas que requerem um investimento energético maior que o de machos. Por outro lado, DARWIN (1871) observou que em muitas espécies de insetos os machos são menores e com tempo de desenvolvimento mais curto. Isto seria vantajoso porque os acasalamentos ocorreriam logo após a emergência das fêmeas. De acordo com BENNER & OSTERMEYER (*op. cit.*), como *M. scalaris* não possui comportamento territorial nem gregário, o fato dos machos emergirem e dispersarem antes das fêmeas pode evitar endocruzamento. Assim, as características mais adaptativas, não seriam o tamanho e a longevidade maiores de fêmeas, mas o inverso para os machos.

WILLIAMS (1957) e ROSE & CHARLESWORTH (1980) consideram que há duas forças opostas relacionadas com a evolução da senescência. Uma seria a força seletiva indireta que atuaria aumentando a taxa de senescência, favorecendo o vigor na juventude em detrimento da longevidade. A outra seria a seleção direta que atuaria para reduzir ou postergar os efeitos deletérios do gene e assim diminuir a taxa de senescência. A taxa de senescência mostrada por qualquer espécie dependeria do balanço entre essas forças opostas.

Em *M. scalaris*, como os machos possuem capacidade repro-

ductiva restrita a poucos dias (MAINX, 1964), a seleção atuaría no sentido de aumentar o vigor no início da vida e diminuir a longevidade, desde que genes que a prolongariam teriam pouco valor seletivo. Para as fêmeas, a situação é diferente. Como elas podem permanecer férteis por um longo período (EL-MINIAWI & MOUSTAFÁ, 1965; PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN, 1979; BENNER, 1985), as duas hipóteses podem estar presentes. Quando se compara a produtividade de fêmeas/dia (Tabela 14) e a longevidade (Tabela 26), observa-se que a população **CAN**, apresenta a maior produtividade fêmea/dia e a menor longevidade e a linhagem **SER**, o inverso. Com exceção de **CLA**, **GUA** e **PIR** que apresentam um equilíbrio entre essas forças opostas, as demais linhagens apresentam pequeno desvio para um dos dois lados. Isto pode ser visualizado quando se observa a Figura 17.C, que mostra a correlação negativa entre esses dois parâmetros.

LEVITAN (1951, cf MAYNARD SMITH, 1959) encontrou que a frequência do mesmo arranjo gênico em populações naturais de **D. robusta** difere em machos e fêmeas, sugerindo que as pressões da seleção nos portadores desses arranjos não são as mesmas nos dois sexos. MAYNARD SMITH (1959), estudando **D. subobscura** concluiu que a meiose de machos e fêmeas está de alguma forma sob controle genético separado, tanto que endocruzamento pode tornar aparente genes com efeito limitado ao sexo na fertilidade, como aumentar os efeitos de genes limitados ao sexo na longevidade. VETORAZZI (1987) utilizando **M. scalaris** e a mesma técnica deste trabalho, concluiu que grande parte dos acasalamentos devem ter ocorrido nas garrafas onde as moscas nasceram, existindo então consanguinidade, com cruzamentos entre irmãos e retrocruzamento. Isto também ajudaria a explicar as diferenças da longevidade observadas entre este e os trabalhos

consultados, além das diferenças acentuadas na longevidade de machos e fêmeas.

SLATKIN (1984) examinou várias causas ecológicas do dimorfismo sexual e concluiu que ele pode acontecer devido a três fatores: 1) em resposta à competição entre os sexos por recursos limitados (deslocamento competitivo); 2) como consequência do papel ecológico ou social com diferentes ótimos para cada sexo (nichos dimórficos) ou 3) porque condições ecológicas favorecem igualmente dois tipos distintos de indivíduos de qualquer dos sexos (nicho bimodal). O primeiro processo não depende de correlação genética entre os sexos e esta parece ser a causa das diferenças, tanto morfológicas como em vários aspectos do ciclo biológico, entre os sexos em *Megaselia scalaris*.

Variações quantitativas entre indivíduos e grupos de indivíduos já foram estudadas através da análise de componentes principais (CUADRAS, 1981). Essa análise revelou-se excelente método também para diferenciar populações. Assim, foi possível verificar que as linhagens formam dois grupos quanto ao tamanho populacional de fêmeas. Não há correlação entre esses grupos e as condições de proximidade geográfica e altitude a que as linhagens estavam submetidas na natureza. Isto pode ser explicado pelo fato das linhagens terem permanecido por algum tempo no laboratório nas mesmas condições ambientais. No entanto, a variabilidade genética original foi pelo menos em parte mantida, principalmente nas fêmeas, e se expressou nas condições experimentais a que as populações foram expostas.

GUPTA & LEWONTIN (1982) estudando norma de reação em *D. pseudoobscura*, observaram que o genótipo que apresentou o maior número de cerdas e o menor tempo de desenvolvimento em uma tempera-

tura não manteve essa diferença em relação às demais linhagens em outras temperaturas, mostrando grandes efeitos de interação genótipo-ambiente. LINTS *et al.* (1983) mostraram que, em face das variações ambientais, os machos de *D. melanogaster* possuem uma ampla norma de reação ou, em outras palavras, uma homeostase menor que a das fêmeas. Homeostase é definida como a propriedade que um organismo ou população tem de equilibrar sua composição genética e de resistir a modificações súbitas do ambiente. Isto poderia estar ocorrendo em *M. scalaris*, pois com homeostase mais acentuada, vários genótipos das fêmeas ficariam protegidos da seleção natural e elas seriam mais polimórficas que os machos. Esse polimorfismo se manifestaria também nos componentes do valor adaptativo. Assim, existiriam dois mecanismos responsáveis pelo fato da variabilidade das fêmeas ser maior que a dos machos. Fêmeas teriam maior homeostase e machos, devido à ligação preferencial do fator M, seriam menos polimórficos. A análise de componentes principais confirmou que a amplitude de variação entre as linhagens é maior nas fêmeas que nos machos.

A análise de componentes principais permitiu mostrar também diferenças entre as réplicas, que quando se consideram algumas variáveis ao mesmo tempo, manifestam-se com mais nitidez. As diferenças entre réplicas podem ser indicativas da alta variabilidade genética de *M. scalaris*. DORZHANSKY & PAVLOVSKY (1953) e SIMMONS (1966) verificaram em *Drosophila*, que réplicas de populações polimórficas quanto aos arranjos gênicos e portanto com maior variabilidade genética divergiram, enquanto que réplicas de populações monomórficas, derivadas de uma população única, não divergiram.

O presente trabalho confirmou estudos anteriores

(VETORAZZI, 1987) que a variabilidade genética contida nas populações de *M. scalaris*, demonstrada pelo fato da espécie ser extremamente polífaga, cosmopolita, resistente às condições ambientais adversas e desenvolver-se bem em uma imensa variedade de habitats, não se manifesta em todos os componentes do valor adaptativo. O componente que mais variou entre as linhagens, foi o tamanho populacional, podendo indicar que este componente, por depender de vários outros, seja o mais influenciado pela variabilidade genética.

YAMAZAKY (1984) sugere que traços ligados ao ciclo biológico têm baixa herdabilidade em relação aos traços menos ligados ao valor adaptativo, mas considera que uma significativa variação genética é mantida, podendo se manifestar quando necessária. De acordo com DOBZHANSKY (1973), apesar da aparência uniforme, representantes de uma mesma espécie de *Drosophila* com arranjos gênicos diferentes nos seus cromossomos, podem ser perceptivelmente e mesmo notavelmente diferentes quanto às suas propriedades adaptativas.

Megaselia scalaris apresenta dinâmica populacional muito diferente das espécies de *Drosophila*. A razão para que grande parte da discussão fosse feita com espécies de *Drosophila* é a escassez de trabalhos sobre a biologia e genética de *M. scalaris*, e a quase inexistência de trabalhos sobre componentes do valor adaptativo em populações deste organismo. No entanto, como *Drosophila* é um excelente modelo experimental para estudos populacionais (AYALA, 1965; HEDRICK & MURRAY, 1983), vários paralelos puderam ser feitos com *Megaselia scalaris* e assim, um pouco mais da biologia e genética desta espécie pode ser conhecido.



V. RESUMO E CONCLUSÕES

A biologia e a genética de *Megaselia scalaris* Loew (Diptera, Phoridae) são pouco conhecidas e praticamente inexistem estudos desse organismo em populações. Neste trabalho foram estudados componentes do valor adaptativo em 30 populações experimentais fundadas com moscas provenientes de dez linhagens de diferentes origens geográficas, sendo três réplicas de cada linhagem.

As populações foram mantidas pela técnica da transferência seriada durante 28 semanas, em câmara de temperatura constante ($25 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$), com dois censos semanais para adultos e um para as moscas jovens. Os componentes do valor adaptativo estudados foram número de adultos, produtividade, longevidade, mortalidade, razão produtividade/mortalidade e porcentagem de fêmeas, desdobrados em 37 variáveis.

O número de adultos, parâmetro do tamanho populacional, foi o componente que mais variou entre as linhagens. Esse número também foi muito diferente para machos e fêmeas das mesmas linhagens. Enquanto que as fêmeas apresentaram números médios que variaram de 95 a 258, os machos foram inexistentes em 95% dos censos. Tais resultados decorrem da mortalidade semanal diferenciada para machos e fêmeas. Esse parâmetro variou de 29,1% a 44,7% para as fêmeas, enquanto que para os machos foi próximo de 100% em todas as linhagens. O tamanho populacional é pouco afetado pelo ambiente experimental e dependeria principalmente da variabilidade genética, enquanto que a produtividade é mais influenciada pela quantidade de alimento e pelo espaço.

O estudo das variações temporais mostrou que as popula-

ções estão em estágios diferentes de adaptação ao ambiente experimental, algumas alcançando o equilíbrio e outras não. As linhagens diferem também na dinâmica populacional, porque há populações que mantêm o tamanho com alta produtividade e baixa longevidade, em outras ocorre o inverso e há ainda aquelas que apresentam valores intermediários nesses parâmetros.

A produtividade, tanto de fêmeas como de machos, variou pouco entre as linhagens, e formaram dois grupos superpostos. O número de fêmeas jovens variou de 42 a 120 e o de machos, de 74 a 130. Embora na maioria das populações as diferenças não tenham sido significativas, nasceram mais machos em nove das dez linhagens. As fêmeas corresponderam a aproximadamente 43% do total de nascimentos.

Não há diferença na razão de sexo dos descendentes, dependendo da idade da mãe. Estudos adicionais devem ser realizados para estabelecer o efeito da idade dos pais na razão de sexo de *Megaselia scalaris*. Por outro lado, a idade da fêmea influi na capacidade reprodutiva, pois fêmeas mais jovens deixam maior número de descendentes que as mais velhas.

Estimativas da longevidade média de fêmeas e total mostraram diferenças significativas entre as linhagens, mas a longevidade de machos, obtidas por estudo da mortalidade diária, não diferiu. A longevidade de fêmeas, em dias, variou de 10,92 a 20,83, enquanto que a de machos foi de 6,20 a 7,27. Em nove das dez linhagens, a longevidade média das fêmeas é mais que o dobro da dos machos. A baixa longevidade de machos poderia estar relacionada à competição com as fêmeas, tanto no estágio larval, como no adulto, que levaria à seleção de machos precoces e com longevidade reduzida. A pequena longevidade de machos seria uma característica da espécie,

quando mantida em garrafas.

Os parâmetros estudados variam muito mais para as fêmeas que para os machos. Isto pode estar relacionado à homeostase mais acentuada das fêmeas e ao mecanismo de determinação do sexo. As fêmeas são mais polimórficas que os machos. O grande dimorfismo morfológico de **Megaselia scalaris** manifesta-se também no valor adaptativo. Praticamente não há correlação entre os parâmetros de machos e fêmeas, o que pode indicar estratégias diferentes dos dois sexos na manutenção das populações. A análise de componentes principais (ACP) mostrou, de maneira simplificada, as diferenças entre os sexos e entre as populações, tanto inter como intralinhagem.

Megaselia scalaris revelou-se um excelente organismo para estudos populacionais, pois é de fácil manutenção e desenvolve-se bem nas condições experimentais utilizadas para **Drosophila**.

VI. SUMMARY AND CONCLUSIONS

The biology and genetics of *Megaselia scalaris* Loew (Diptera, Phoridae) are little known and population studies on this organism are practically nonexistent. In this work, fitness components were studied in 30 experimental populations initiated with flies belonging to ten geographic strains, with three being replicates of each strain.

The populations were maintained by the serial transfer technique during 28 weeks, in constant temperature chambers ($25 \pm 1,0^{\circ} \text{C}$), with two weekly censuses for adults and one for young flies. The fitness components which were studied are number of flies, productivity, longevity, mortality, productivity/mortality rate and percentage females. These were separated into 37 variables.

Number of adults, the parameter of population size, was the component which most varied among the strains. This number was also very different in males and females of the same strains. While the females presented mean numbers which varied from 95 to 258, males were not represented in 95% of the censuses. These results are due two differentiated weekly mortality for males and females. This parameter varied from 29,1% to 44,7% for females, whereas for males the value was near 100% in all the strains. Population size is little influenced by the experimental environment and depends principally on genetic variability, whereas productivity is more influenced by food quantity and space.

The study of the temporal variations showed that the populations are in different stages of adaptation to the experimental environment, some achieving equilibrium and others not.

The strains differ also as to population dynamics, since some populations maintain their size with high productivity and low longevity whereas in others the opposite occurs and in still others intermediate values are observed for these parameters.

Productivity, both for males and females, varied little among the strains and formed two superimposed groups. The number of young females varied from 42 to 120 and young males from 74 to 130. Although in most populations the differences were not significant, more males were produced in nine of the ten strains. Females accounted for approximately 43% of total production.

There was no difference in the sex ratio of the descendants in relation to the age of the mother. Additional studies should be done to determine the effect of the age of parents on the sex ratio *Megaselia scalaris*. On the other hand, female age influenced reproductive capacity since young females leave a greater number of descendants than the older.

Estimates of mean longevity of females and total flies revealed significant differences among the strains, but male longevity, measured by daily mortality, did not differ. Females longevity, in days, varied from 10.92 to 20.83, whereas male values varied from 6.20 to 7.27. In nine of the ten strains, mean female longevity is more than double that for males. Low male longevity could be related to competition with females, in the larval as well as in the adult stages, which would result in the selection of precocious males with reduced longevity. The short male longevity would be a characteristic of the species, when grown in bottles.

The variables studied are much more variable for the females than for the males. This could be related with the more



accentuated homeostasis of the females and to the mechanism of sex determination. The females are more polymorphic than the males. The large morphological dimorphism of **Megaselia scalaris** is also revealed in the fitness value. There is practically no correlation between the male and female parameters, which could indicate different strategies of maintaining populations in the two sexes. The analysis of principal components (PCA) showed, in a simplified manner, the differences between the sexes and between the populations, both between and within strains.

Megaselia scalaris is shown to be an excellent organism for population studies, since it is easily maintained and develops well in the same experimental conditions used for **Drosophila**.

AYALA, F.J. An evolutionary dilemma: fitness of genotypes versus fitness of populations. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, v. 11, p. 429-434, 1967.

AYALA, F.J. Evolution of fitness. V. Rate of evolution of irradiated populations of *Drosophila*. *Proc. Natl. Ac. Sc. USA*, v. 63, p. 778-793, 1969b.

AYALA, F.J. The genetic structure of species. In: *Perspectives on Evolution*, R. Milkman, Springer Associates, Inc., Sunderland, p. 66-82, 1982.

BARKER, J.S.F. The estimation of relative fitness of *Drosophila* populations. III. The fitness of certain strains of *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, v. 17, p. 132-146, 1963.

BARNES, P.R., KENNEL, D. Mating preference and its relevance to adaptation in *Drosophila melanogaster*: inversion polymorphism and UDI resistance. *Evolution*, v. 25, p. 1100-1101, 1971.

BEARDMORE, J.A., DORTCHNER, M., PAULOVSKY, O. An attempt to compare the fitness of polymorphic and monomorphic experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity*, v. 14, p. 17-23, 1968.

RENNER, D.B. Oocyte development and fecundity in *Megaselia scalaris* (Phoridae: Diptera). *Int. J. Zool.*, v. 87, p. 225-238, 1987.

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALLEMAND, R., COHET, Y., DAVID, J. Increase in the longevity of adult **Drosophila melanogaster** kept in permanent darkness. **Exp. Geront.**, v. 8, p. 279-283, 1973.
- ANDREWARTHA, H.G., BIRCH, L.C. **The Distribution and Abundance of Animals**. The University of Chicago Press, Chicago and London, 1974.
- AYALA, F.J. Relative fitness of populations of **Drosophila serrata** and **Drosophila birchii**. **Genetics**, v. 51, p. 527-544, 1965.
- AYALA, F.J. Dynamics of populations. I. Factors controlling population growth and population size in **Drosophila serrata**. **Amer. Nat.**, v. 100, p. 333-344, 1966.
- AYALA, F.J. Dynamics of populations. II. Factors controlling population growth and population size in **Drosophila pseudoobscura** and **Drosophila melanogaster**. **Ecology**, v. 48, p. 67-75, 1967.
- AYALA, F.J. Genotype, environment, and population numbers. **Science**, v. 162, p. 1453-1459, 1968.
- AYALA, F.J. An evolutionary dilemma: fitness of genotypes versus fitness of populations. **Can. J. Genet. Cytol.**, v. 11, p. 439-456, 1969a.
- AYALA, F.J. Evolution of fitness. V. Rate of evolution of irradiated populations of **Drosophila**. **Proc. Natl. Ac. Sc. USA**, v. 63, p. 790-793, 1969b.
- AYALA, F.J. The genetic structure of species. In: **Perspectives on Evolution**. R. Milkman, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, p. 60-82, 1982.
- BARKER, J.S.F. The estimation of relative fitness of **Drosophila** populations. III. The fitness of certain strains of **Drosophila melanogaster**. **Evolution**, v. 17, p. 138-146, 1963.
- BARNES, P.R., MERREL, D.J. Mating preference and its relevance to adaptation in **Drosophila melanogaster**: inversion polymorphism and DDT resistance. **Evolution**, v. 39, p. 1100-1109, 1985.
- BEARDMORE, J.A., DOBZHANSKY, TH., PAVLOVSKY, O. An attempt to compare the fitness of polymorphic and monomorphic experimental populations of **Drosophila pseudoobscura**. **Heredity**, v. 14, p. 19-33, 1960.
- BENNER, D.B. Oocyte development and fecundity in **Megaselia scalaris** (Phoridae: Diptera). **Int. J. Entomol.**, v. 27, n. 3, p. 280-288, 1985.



- BENNER, D.B., OSTERMEYER, E.C. Some observations on the life history of fly *Megaelia scalaris* Loew (Phoridae) with special reference to the eclosion pattern. *J. Tenn. Acad. Sci.*, v. 55, n. 3, p. 103-105, 1980.
- BENNER, D.B., CURTIS, S.K. Internal reproductive organs of the female humpbacked fly, *Megaselia scalaris* Loew (Diptera: Phoridae). *Int. J. Insect Morphol. Embriol.*, v. 17, n. 3, p. 197-205, 1988.
- BINNS, E.S., GURNEY, B., WYATT, I.J., WHITE, P.F. Populations of the phorid fly *Megaselia halterata* on an experimental mushroom unit over four years. *Ann. Appl. Biol.*, v. 92, p. 159-171, 1979.
- BIRCH, L.C. Selection in *Drosophila pseudoobscura* in relation to crowding. *Evolution*, v. 9, p. 389-399, 1955.
- BUNDGAARD, J., CHRISTIANSEN, F.B. Dinamics of polymorphisms. I. Selection components in an experimental population of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, v. 71, p. 319-480, 1972.
- BURISH, F. Beitrage zur genetik von *Megaselia scalaris* Loew (Phoridae). *Z. Vererbungs1*, v. 94, p. 322-330, 1963.
- BUZZATI-TRAVERSO, A.A. Evolutionary changes in components of fitness and other polygenic traits in *Drosophila melanogaster* populations. *Heredity*, v. 9, p. 153-186, 1955.
- CARARETO-CAMARGO, C.M.A. Valor adaptativo em *Drosophila prosaltans*. Dissertação de mestrado, São José do Rio Preto, IBILCE - UNESP, 1987.
- CARARETO, C.M.A. Valor adaptativo em *Drosophila sturtevant*. Tese de Doutorado, São José do rio Preto: IBILCE - UNESP, 1989.
- CARARETO-CAMARGO, C.M.A., MOURÃO, C.A. O dimorfismo sexual de tamanho em pupas de *Megaselia scalaris* (Phoridae, Diptera). *Ciênc. e Cult.*, v. 38 (supl.), p. 928, 1986.
- CARARETO, C.M.A., MOURÃO, C.A. Darwinian fitness in *Drosophila*. II. Quantification of total fitness in *Drosophila prosaltans*. *Rev. Bras. Genet.*, v. 14, n. 4, p. 937-952, 1991.
- CARSON, H.L. Increase in fitness in experimental populations resulting from heterosis. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, v. 44, p. 1136-1141, 1958.
- CARSON, H.L. Heterosis and fitness in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, v. 15, p. 496-509, 1961.
- CARVALHO, S. Atragaão e desenvolvimento de três espécies de *Drosophila* do subgrupo *saltans* (grupo *saltans*) e seus híbridos, em seis espécies de levedura. Tese de doutoramento, Ribeirão Preto, Faculdade de Medicina, USP, 1981.

- CHAUD-NETTO, J., KERR, W.E. Estimation of the adaptative value of adult diploid drones of *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae). *Ciência e Cultura*, v. 30, n. 12, p. 1457-1459, 1978.
- CHRISTIANSEN, F.B. The definition and measurement of fitness. In: *Evolutionary Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 65-79, 1984.
- CLARK, A.M., GOULD, A.B. Genetic control of adult life span in *Drosophila melanogaster*. *Exp. Geront.*, v. 5, p. 157-162, 1970.
- COHET, Y. Epigenetic influences on the lifespan of the *Drosophila*: existence of an optimal growth temperature for adult longevity. *Exp. Geront.*, v. 10, p. 181-184, 1975.
- CORRADI, M.A.S. Esforço reprodutivo e idade em populações experimentais de *Drosophila hydei*. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, USP, São Paulo, 1979.
- CORRADI, M.A.S., MOURÃO, C.A. Stable age distribution in experimental populations of *Drosophila*. *Rev. Bras. Genet.*, v. III, p. 153-164, 1979.
- CORRADI, M.A.S., MOURÃO, C.A., TADEI, W.P. Longevity in experimental populations of *Drosophila*. *Rev. Bras. Genet.*, v. III, n. 3, p.265-273, 1980.
- COWLEY, D.E., ATCHLEY, W.R. Quantitative genetics of *Drosophila melanogaster*. II. Heritabilities and genetic correlations between sexes for head and thorax traits. *Genetics*, v. 119, n. 2, p. 421-433, 1988.
- CROMBIE, A.C., Interspecific competition. *J. Anim. Ecol.* v.16, p. 44-67, 1947.
- CUADRAS, C.M. Métodos de análisis multivariante. EUNIBAR (Editorial Universitaria de Barcelona), Barcelona, p. 269-292, 1981.
- DALY, M. The cost of mating. *Amer. Natur.*, v. 112, n. 980, p. 771-774, 1978.
- DARWIN, C. *The origin of species and The descent of man*. New York: Random House, s. d., 1000 p.
- DISNEY, R.H.L. A further case of a scuttle fly (Dipt., Phoridae) whose larvae attack slug eggs. *Entomologist's Monthly Magazine*, v. 112, p. 174, 1976.
- DOBZHANSKY, Th. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, v. 20, p. 1-15, 1955.
- DOBZHANSKY, Th. What is an adaptive trait? *Amer. Nat.*, v. 90, p. 337-347, 1956.

- DOBZHANSKY, Th. On some fundamental concepts of Dawinian biology. **Evolutionary Biology**, v. 4, p. 1-34, 1968.
- DOBZHANSKY, Th. **Genética do Processo Evolutivo**. Editora Universidade de São Paulo, Polígono, São Paulo, 1973, 453 p.
- DOBZHANSKY, Th. Acaso e criatividade na evolução. **Ciência e Cultura**, v. 29, p. 1203-1224, 1977.
- DOBZHANSKY, Th., PAVLOVSKY, O. Indeterminate outcome of certain experiments on **Drosophila** populations. **Evolution**, v. 7, p. 198-210, 1953.
- DOBZHANSKY, Th., PAVLOVSKY, O. A further study of fitness of chromosomally polymorphic and monomorphic populations of **Drosophila pseudoobscura**. **Heredity**, v. 16, p. 169-179, 1961.
- DOBZHANSKY, Th., LEWONTIN, R.C., PAVLOVSKY, O. The capacity for increase in chromosomally polymorphic and monomorphic populations of **Drosophila pseudoobscura**. **Heredity**, v. 19, p. 597-614, 1964.
- DOSCHEC, E. Competition between the three types of sex-determination of **Megaselia scalaris** in artificial populations. **Dis**, p. 48-51, 1972.
- EL-MINIAWI, S.F. **Megaselia scalaris** Loew in Egypt. **Bull Soc. Entomol. Egypte**, v. 49, p. 79-80, 1965.
- EL-MINIAWI, S.F., MOUSTAFA, M.A. On the biology of **Megaselia scalaris** Loew. **Bull. Soc. Entomol. Egypte**, v. 49, p. 81-91, 1965.
- FALCONER, D.S. **Introduction to Quantitative Genetics**. Longman, New York, 1981.
- FISCHER, R.A. **The genetical theory of natural selection**. Dover publications Inc, New York, 1958, 291 p.
- FLANAGAN, J.R. Detecting early-life components in the determination of the age of death. **Mechanism of Ageing and Development**, v.13, p. 41-62, 1980.
- GARRIS, G.I. **Megaselia scalaris** (Diptera. Phoridae) infesting laboratory tick colonies. **J. Med. Entomol.**, v. 20, n. 6, p. 688, 1983.
- GIORGI, G., CAVICCHI, S., PEZZOLI, C. The effect of an extreme environment on genetic and phenotypic variability in experimental populations of **Drosophila melanogaster** (Meig.). **Monitor Zool. Ital.**, v. 12, p. 107-115, 1978.
- GREEN, M.M. Transposable elements in **Drosophila** and other Diptera. **Annu. Rev. Genet.**, v. 14, p. 109-120, 1980.

- GUPTA, A.P., LEWONTIN, R.C. A study of reactions norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution*, v. 36, n. 5, p. 934-948, 1982.
- HAIDER, S.R. Description of the male genitalia of *Megaselia scalaris* (Loew) an intestinal myiasis producing fly. *Pak. J. Health*, v. 6, n. 3, p. 191-192, 1956.
- HEDRICK, P.W., MURRAY, E. Selection and measures of fitness. In: *The Genetics and Biology of Drosophila*, v. 3d, M. Ashburner, H. L. Carson & Thompson, Jr. (eds), Academic Press, Inc., London, New York, pp. 61-104, 1983.
- JOHNSON, D.S., MERTL, H.G., TRAUT, W. Inheritance of cytogenetic and new genetic markers in *Megaselia scalaris*, a fly with an unusual sex determining mechanism. *Genetica*, v. 77, p. 159-170, 1988.
- KIMURA, M. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 1983.
- KNEIDEL, K.A. Patchiness, aggregation, and the coexistence of competitors for efemeral resources. *Ecological Entomology*, v.10, p. 441-448, 1985.
- KOEHN, R.K., HILBISH, T.J. The adaptive importance of genetic variation. *American Scientist*, v.75, n. 2, p. 134-141, 1987.
- KOMORI, K., SMITH, K.G. U., ODA, T., KARAMINE, D. A case of lung myiasis caused by larvae of *Megaselia spiraculais* Schmitz (Diptera: Phoridae). *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg*, v. 72, n. 5, p. 467-470, 1978.
- LANDE, R. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, v.34, n. 2, p. 292-305, 1980.
- LANDE, R. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Nat. Acad. Sci*, U.S.A., v. 78, n. 6, p. 3721-3725, 1981.
- LEVENE, H., PAVLOVSKY, O., DOBZHANSKY, Th. Interaction of the adaptive values in polymorphic experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution*, v. 8, p. 335-349, 1954.
- LEWONTIN, R.C. In: *The genetics basis of Evolutionary Change*. Columbia University Press, New York, 1974.
- LINTS, F.A., BOURGOIS, M. Phenotypic and genotypic differentiation in cage populations of *Drophila melanogaster*. I: Duration of development, thorax size and weight. *Genet. Sel. Evol.*, v. 19, n. 2, p. 155-170, 1987.
- LINTS, F.A., BOURGOIS, M., DELALIEUX, A., STOLL, J., LINTS, C.V. Does the female life span exceed that of the male? *Gerontology*, v. 29, p. 336-352, 1983.



- MACARTHUR, R., CONNELL, J. **The Biology of Populations**. John Wiley & Sons, Inc., New York, London and Sydney, 1966.
- MACIEIRA, J.O., CHAUD-NETTO, J., ZANON, A.M. Oviposition rate and relative viability of descendants from couples of **Megaselia scalaris** (Diptera: Phoridae) reared in different experimental conditions. **Rev. Bras. Biol.**, v. 43, p. 223-228, 1983.
- MACKAY, T.F.C. A quantitative genetic analysis of fitness and its components in **Drosophila melanogaster**. **Genet. Res.**, v. 47, p. 59-70, 1985.
- MAINX, F. Die Geschlechtsverhältnisse der Phoridae, **Megaselia scalaris** und das problem liner alternativen geschlechtsberstimmung. **Z. Vererbungsl.**, v. 90, p. 251-256, 1959.
- MAINX, F. The genetics of **Megaselia scalaris** Loew (Phoridae) a new type of sex determination in Diptera. **Am. Nat.**, v. 98, p. 415-430, 1964.
- MARDIA, K.V., KENT, J.T., BIBBY, J.M. **Multivariate analyses**. Academic Press, London, p. 213-243, 1979.
- MAYNARD SMITH, J. Sex-limited inheritance of longevity in **Drosophila subobscura**. **Journal Genetics**, v. 56, p. 227-235, 1959.
- METTLER, L. E., GREGG, T.G. **Genética de Populações e Evolução**. EDUSP e Editora Polígono, São Paulo, 1973.
- MILLER, P.L. A possible sensory function for the stop-go patterns of running in phorid flies. **Physiol. Entomol.**, v. 4, p. 301-310, 1979.
- MOURÃO, C.A. Araruta como substituto de ágar em meio de cultura para **Drosophila**. **Rev. Brasil. Genet.**, v. 10, n. 3 (encarte), 1987.
- MOURÃO, C.A., AYALA, F.J. Competition between strains of **Drosophila willistoni** and **D. pseudoobscura**. **Experientia**, v. 27, p. 343, 1971.
- MOURÃO, C.A., AYALA, F.J., ANDERSON, W.W. Darwinian fitness and adaptedness in experimental populations of **Drosophila willistoni**. **Genetica**, v. 43, p. 552-574, 1972.
- MUELLER, L.D. Evolution of accelerated senescence in laboratory populations of **Drosophila**. **Evolution**, v. 84, p. 1974-1977, 1987.
- MUELLER, L.D., AYALA, F.J. Fitness and density-dependent population growth in **Drosophila melanogaster**. **Genetics**, v. 97, p. 667-677, 1981.
- NAGEL, A.A. Componentes do valor adaptativo de mutantes de **Drosophila sturtevantii**. Dissertação de Mestrado, São José do Rio Preto, IBILCE-UNESP, 1989.



- OHBA, S. Analytical studies on the experimental population of **Drosophila**. I. The effect of larval population density upon the pre-adult growth in **D. melanogaster** and **D. virilis**, with special reference to their nutritional conditions. **Biol. J. Okayama Univ.**, v. 7, p. 87-125, 1961.
- OHBA, S. Chromosomal polymorphism and capacity for increase under near optimal conditions. **Heredity**, v. 22, p. 169-185, 1967.
- PARSONS, P.A. The effects of genotype and temperature on longevity in natural populations of **Drosophila melanogaster**. **Exp. Geront.**, v. 13, p. 167-169, 1978.
- PATTON, W.S. Notes on the Indian **Aphiochaetae**. **Indian J. Med. Res.**, v. 9, p. 683-691, 1922.
- PESSOA, S.B. **Parasilologia medica**. Ed. Guanabara, Rio de Janeiro, 1951.
- POLIVANOV, S. Fitness and adaptedness of polymorphic and monomorphic populations of **Drosophila melanogaster**. **Amer. Nat.**, v. 118, p. 702-714, 1981.
- PRAWIRODISASTRO, M., BENJAMIN, D.M. Laboratory study on the biology and ecology of **Megaselia scalaris** (Diptera: Phoridae). **J. Med. Entomol.**, v. 16, n. 4, p. 317-320, 1979.
- PROUT, T. The relation between fitness components and population in **Drosophila**. I. The estimation of fitness components. **Genetics**, v. 68, p. 127-149, 1971.
- REEVE, R., SMITH, E., WALLACE, B. Components of fitness become effectively neutral in equilibrium populations. **Proc. Natl. Acad. Sci, U.S.A.**, v. 87, p. 2018-2020, 1990.
- REIS, S.F., ZANON, A.M., Von ZUBEN, C.J. Variabilidade genética no tempo de desenvolvimento de **Megaselia scalaris** (Diptera, Phoridae). In **CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA**, II, Belo Horizonte, v. 1, p. 11, 1989.
- RICHARDSON, P.N., CHANTER, D.O. Phorid fly (Phoridae: **Megaselia halterata**) longevity and the dissemination of nematodes (Allantonematidae: **Howardula husseyi**) by parasitised females. **Ann. Appl. Biol.**, v. 93, p. 1-11, 1979.
- RICHARDSON, P.N., CHANTER, D.O. Aspects of the laboratory production of mushroom phorid flies (**Megaselia halterata**) parasitised by the nematode **Howardula husseyi**. **Ann. Appl. Biol.**, v. 95, p. 1-9, 1981.
- RICHARDSON, P.N., HESLING, J.J. Studies on an overwintering population of the mushroom phorid **Megaselia halterata** (Diptera: Phoridae) parasitized by **Howardula husseyi** (Nematoda: Allantonematidae). **Ann. Appl. Biol.**, v. 86, p. 321-327, 1977.

- RICHARDSON, P.N., HESLING, J.J. Laboratory rearing of the mushroom phorid **Megaselia halterata** (Diptera: Phoridae). **Ann. Appl. Biol.**, v. 88, p. 211-217, 1978.
- RICHARSON, P.N., HESLING, J.J., RIDING, I.L. Life cycle and description of **Howardula husseyi** n. sp. (Tylenchida: Allantonematidae). A nematode parasite of the mushroom phorid **Megaselia halterata** (Diptera: Phoridae). **Nematologica**, v. 23, p. 217-231, 1977.
- RITS, F.R.C. Efeitos da quantidade de alimento e espaço vital na regulação do tamanho de população de **Drosophila melanogaster**. Dissertação de Mestrado. São José do Rio Preto, IBILCE - UNESP, 1991.
- ROBINSON, W.H. Old and new biologies of **Megaselia (M.) scalaris** (Diptera, Phoridae). **Studia Ent.**, v. 14, n. 1-4, p. 321-348, 1971.
- ROBINSON, W.H. **Megaselia (M.) scalaris** (Diptera: Phoridae) associated with laboratory cockroach colonies. **Proc. Entomol. Soc. Wash.**, v. 77, n. 3, p. 384-390, 1975.
- ROCHA, U.F., BELO, M., MORAIS, J.R.E., SOGORB, A., BARUCH, A. Ecologia de carrapatos. VI. Influência da umidade ambiente sobre a invasão de fêmeas de **Boophilus microphus** (Canestrini) (Acari, Ixodidae) por larvas de **Megaselia scalaris** Loew (Diptera, Phoridae) e sobre a prolificidade desses artrópodes. **Naturalia**, v. 9, p. 93-100, 1984.
- ROSE, M., CHARLESWORTH, B. A test of evolutionary theories of senescence. **Nature**, v. 287, n. 5778, p. 141-142, 1980.
- SALCEDA, V.M., GALLO, A.J. Algunos componentes de valor adaptativo en una población natural de **Drosophila ananassae**. Memorias de la II Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Genética, Mazatlán, Sin., v. 3, p. 234-248, 1975.
- SCHNEBEL, E.M., GROSSFIELD, J. A comparison of life span characteristics in **Drosophila**. **Exp. Geront.**, v. 18, p. 325-337, 1983.
- SEAGER, R.D., AYALA, F.J. Chromosome interactions in **Drosophila melanogaster**. I. Viability studies. **Genetics**, v. 102, p. 467-483, 1982.
- SEMENZA, L. **Aphiochaeta xanthina** Speiser. Contributo alla conoscenza della morfologia e del ciclo biologico. **Re. Ist. Lomb. Sci. Lett. Cl. Sci. Nat. Mat.**, v. 86, p. 320-330, 1953.
- SENE, F.M., MAGALHÃES, L.E. Efeito do mutante "ebony" de **Drosophila melanogaster** na viabilidade larval. **Bol. Zool. Biol. Mar.**, v. 5, n. 30, p. 781-795, 1973.
- SHORROCKS, B. A origem da diversidade as bases genéticas da evolução. Univ. São Paulo, SP, 1980.



- SILVA, H.D. Efeito do sexo sobre caracteres quantitativos em **Megaselia scalaris** Loew (Diptera: Phoridae). Tese de Doutorado, Campinas: Instituto de Biologia. Unicamp, 1991.
- SIMMONS, A.S. Experiments on random genetic drift and natural selection in **Drosophila pseudoobscura**. **Evolution**, v. 20, p. 100-103, 1966.
- SLATKIN, M. Ecological causes of sexual dimorphism. **Evolution**, v. 38, n. 3, p. 622-630, 1984.
- SMITH, H.S. The role of biotic factors in the determination of population densities. **J. Econ. Entomology**, v. 28, p. 873-898, 1935.
- SOLOMON, M.E. Dinâmica de populações. E.P.U. e EDUSP, São Paulo, 1980.
- SPRINGER, R. Konkurrenzversuche mit den drei Geschlechtsbestimmungstypen von **Megaselia scalaris** Loew (Phoridae). **Mol. Gen. Genet.**, v. 99, p. 125-132, 1967.
- SVED, J.A. An estimate of heterosis in **Drosophila melanogaster**. **Geneti. Res.**, v.18, p. 97-105, 1971.
- SVED, J.A., AYALA, F.J. A population cage test for heterosis in **Drosophila pseudoobscura**. **Genetics**, v 66, p. 97-113, 1970.
- TADEI, W.J. Aptidão competitiva e coexistência em populações experimentais de **Drosophila**. Dissertação de Mestrado, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP, Ribeirão Preto, SP, 1973.
- TADEI, W.J. Oscilações cíclicas em populações experimentais de **Drosophila**. Tese de Doutorado, Faculdade de Medicina, USP, Ribeirão Preto, 1975.
- TADEI, W.J., MOURÃO, C.A. Cyclic oscillations in population size of **Drosophila sturtevant**. **Rev. Bras. Genet.**, v. IV, p. 149-164, 1981.
- TADEI, W.P., MOURÃO, C.A. A technique to mark insects. **Ciênc. e Cult.**, v. 28, p. 550, 1976.
- TOKUNAGA, C. The Y chromosome in sex determination of **Aphiochaeta xanthina** Speiser. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF GENETICS, 10, 1958, **Proceeding**, v. 2, p. 295-296.
- TRACEY, M.L., AYALA, F.J. Genetic load in natural populations: Is it compatible with the hypothesis that many polymorphisms are maintained by natural selection? **Genetics**, v. 77, p. 569-589, 1974.
- TRAUT, W., KHUONG, N., SCHUEFIDER, S. Karyotypes of **Megaselia scalaris** (Diptera) wild-type and translocation strains. **Genetica**, v. 83, p. 77-84, 1990.

- TRAUT, W., WILLHOEFT, U. A jumping sex determining factor in the fly **Megaselia scalaris**. **Chromosoma**, v. 99, p. 407-412, 1990.
- TRUMBLE, J.T., PIENKOWSKI, R.L. Development and survival of **Megaselia scalaris** (Diptera: Phoridae) at selected temperatures and photoperiods. **Proc. Entomol. Soc. Wash.**, v. 81, n. 2, p. 207-210, 1979.
- TUMRASVIN, W., SUPAT, S., SAMRAN, V. Studies on the life history of **Megaselia scalaris** (Loew) in Thailand. **Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health**, v. 8, n. 1, p. 74-76, 1977.
- VARTANIAN, G. Variabilidade genética de populações naturais de **Drosophila melanogaster** Tese de Doutorado, F. F. C. L., São José do Rio Preto, SP, 1973.
- VARTANIAN, G. Adaptedness of the carriers of normal and subvital second chromosomes of **Drosophila melanogaster**. **Experientia**, v. 31:, p. 528-529, 1975.
- VARTANIAN, G., TADEI, W.J. Competição de **Drosophila**. IV: Habilidade competitiva de **Drosophila ananassae**. **Rev. Bras. Biol.**, v. 40, p. 579-583, 1980.
- VETORAZZI, E.A. Componentes do valor adaptativo de **Megaselia sacalaris** em populações experimentais. Dissertação de mestrado, São José do Rio Preto, IBILCE - UNESP, 1987.
- WALTER, F.V., WENE, G.P. Tests of insecticides to control larvae of **Euxesta stigmatias** and **Megaselia scalaris**. **J. Econ. Entomol**, v. 44, p. 998-999, 1951.
- WHITE, M.J.D. **Animal Cytology and Evolution**. Cambridge University Press, Cambridge, 1973.
- WHITE, P.F. Pot tests with methoprene and permethrin against the mushroom phorid (**Megaselia halterata**) and the mushroom sciarid (**Lycoriella avripila**). **Ent. Exp. Appl.**, v. 26, p. 332-338, 1979.
- WHITE, P.F. Control of the mushroom phorid **Megaselia halterata** (wood) with dichlorvos applied by an automatic atomiser. **Path.**, v. 30, p. 37-40, 1981a.
- WHITE, P.F. Spread of the mushroom disease verticillium fungicola by **Megaselia halterata** (Diptera: Phoridae). **Prot. Ecol.**, v. 3, p 17-24, 1981b.
- WILLHOEFT, U., TRAUT, W. Molecular differentiation of the homomorphic sex chromosomes in **Megaselia scalaris** (Diptera) detected by random DNA probes. **Chromosoma**, v. 99, p. 237-242, 1990.
- WILLIAMS, G.C. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. **Evolution**, v. 11, p. 398-411, 1957.



YAMAZAKI, T. Measurement of fitness and its components in six laboratory strains of **Drosophila melanogaster**. **Genetics**, v. 108, p. 201-211, 1984.

YAMAZAKI, T., HIROSE, Y. Genetic analysis of natural populations of **Drosophila melanogaster** in Japan. II. The measurement of fitness components in homozygous lines. **Genetics**, v. 108, p. 213-221, 1984.

YANDERS, A.F. A relationship between sex ratio and paternal age in **Drosophila**. **Genetics**, v. 51, p. 481-486, 1965.

ZANON, A.M. Aspectos da bionomia e efeitos do endocruzamento em populações de **Megaselia scalaris** (Loew, 1866) (Diptera, Phoridae). Dissertação (Mestrado em Zoologia) Rio Claro: Instituto de Biociências, UNESP, 1982.

ZANON, A.M. Análise morfométrica em pupas de **Megaselia scalaris** (Diptera, Phoridae). **Ciência e Cultura** (suplemento), v. 40, n.7, p. 785, 1988.

ZANON, A.M. Efeitos genéticos e ambientais na viabilidade e fertilidade de **Megaselia scalaris** (Diptera, Phoridae) e sua influência em colônias de **Apis mellifera**. Tese de Doutorado, Rio Claro: Instituto de Biociências, UNESP, 1991.



VIII. AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Wlademir João Tadei, cuja orientação, interesse e apoio permitiram que este trabalho se concretizasse.

De forma especial, ao Prof. Dr. Celso Abbade Mourão, pelos anos de convivência, pelo exemplo de ser humano e pesquisador e principalmente pelo incentivo e pela confiança em mim depositada, permitindo que, mesmo na sua ausência, fosse mantido vivo o estímulo responsável pela continuidade deste trabalho.

Aos Professores Doutores Antonio Carlos Stort e José Chaud Netto, do Departamento de Biologia da UNESP-Rio Claro, Anand Prakash Gupta da Universidade Federal da Paraíba e Maria Astride Saad Corradi do Departamento de Biologia da UNESP-São José do Rio Preto, pela criteriosa revisão do texto e proveitosas observações críticas.

A Profa. Dra. Maria Astride Saad Corradi, pela convivência enriquecedora e pela disponibilidade em ouvir.

Ao Marcelo Ferreira Lourenço, pelo capricho na digitação e edição da tese, sugestões e amizade.

Ao Profa. Dra. Cláudia Márcia A. Carareto pelo incentivo e sugestões.

Ao Prof. Dr. José A. Cordeiro, pelas sugestões e elaboração da Análise de Componentes Principais.

Ao Prof. Dr. James Robert Coleman, pela colaboração no "Summary and Conclusions".

Aos meus professores da Pós-Graduação, Dra. Adelina B.C. Silva, Dr. Aluísio José Gallo, Dr. Grigor Vartanian, Dra. Hermione E.M.C. Bicudo, Dra. Maria Astride Saad Corradi e Dra. Marileila V.

Garcia, pelos conhecimentos transmitidos.

Aos colegas do Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas deste Instituto, pela solidariedade e ambiente fraterno de convivência.

A Direção do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto, UNESP, pela disposição das condições materiais.

Aos Diretores da Sociedade Educacional Tristão de Athaide, Marco Antonio dos Santos, pelo interesse e impressão da tese e Maria Edna Mugayar, pelo incentivo e liberação das aulas, quando necessária.

Ao meu filho, Carlos N. Vettorazzi Júnior, pelos cálculos da longevidade, elaboração da figura da técnica e ajuda na análise estatística.

Ao meu irmão Augusto A. Neto e à minha cunhada Silvia M.L. Agostinho pela leitura da tese, sugestões e incentivo e à minha irmã Ângela M. Agostinho pelo estímulo.

Aos Senhores Paulo A. Maziero e Sebastião D. Barboza, pela elaboração do meio de cultura e às Senhoras Laura N. Almeida, Olga B. Pelicer e Simone C. Fernandes, pela colaboração.

As funcionárias da biblioteca pela presteza nos serviços de comutação bibliográfica e às secretárias da Seção de Pós-Graduação, pela atenção e eficiência.

Aos colegas de trabalho, especialmente à Ilca, Hellen, Magda, Rosa e Regina, pela amizade sincera e interesse demonstrados.

A todos, que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

