

Silma Regina Pereira Martins

**Variações em Componentes do Valor
Adaptativo de Populações Pequenas de
*Drosophila Simulans***



SILMA REGINA PEREIRA MARTINS

VARIAÇÕES EM COMPONENTES DO VALOR ADAPTATIVO DE
POPULAÇÕES PEQUENAS DE **Drosophila simulans**

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

Orientador: Professor Dr. Celso Abbade Mourão

SÃO JOSE DO RIO PRETO

1990



T- 517/91



Este trabalho foi realizado no Departamento de Biologia do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto, da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" - UNESP, com auxílio-bolsa da CAPES.

Orientador: Professor Dr. Celso Abbade Mourão



Este trabalho foi realizado no Departamento de Biologia do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto, da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" - UNESP, com auxílio-bolsa da CAPES.

Dedico

A minha felicidade, Ananda

Ao Moisés, com amor

Aos meus queridos pais, Cândido e Dica

Dedico nada teu exagera ou exclui.
A minha felicidade, Ananda que fazes.
Ao Moisés, com amor porque alta vive.
Aos meus queridos pais, Cândido e Dica

INDICE

I. INTRODUÇÃO	1
II. MATERIAL E METODOS	18
III. RESULTADOS	29
1. As gerações	24
a. As variáveis	24
b. Análises de correlação e de regressão	32
c. Índices de diversidade	43
2. As linhagens	49
a. Variações temporais	49
b. As variáveis	58
IV. DISCUSSÃO	63
V. RESUMO	73
VI. ABSTRACT	73
VII. REFERÊNCIAS	77
VIII. APENDICE	83
IX. AGRADECIMENTOS	96

**Para ser grande, sê inteiro; nada teu exagera ou exclui.
Sê todo em cada coisa. Põe quanto és no mínimo que fazes.
Assim em cada lago a lua toda brilha; porque alta vive.**

FERNANDO PESSOA

I. INTRODUÇÃO

INDICE

I. INTRODUÇÃO	1
II. MATERIAL E METODOS	18
III. RESULTADOS	20
1. As gerações	24
a. As variáveis	24
b. Análises de correlação e de regressão	32
c. Índices de diversidade	43
2. As linhagens	49
a. Variações temporais	49
b. As variáveis	58
IV. DISCUSSÃO	63
V. RESUMO	73
VI. ABSTRACT	75
VII. REFERENCIAS	77
VIII. APENDICE	86
IX. AGRADECIMENTOS	96

I. INTRODUÇÃO

Os componentes básicos das modificações evolutivas são as variações dos tipos e das frequências de genes ou variantes cromossômicas de uma população. As modificações nas frequências gênicas podem ser produzidas por causas dirigidas ou aleatórias. No primeiro caso as frequências podem ser previstas em qualquer geração, desde que se conheçam as pressões causadoras das modificações. No segundo caso as frequências são indeterminadas e somente é possível antecipar a variação nas gerações futuras.

Pelo princípio de Hardy-Weinberg, em uma população de reprodução sexuada por fecundação cruzada, na ausência de seleção, mutação e migração, as frequências relativas dos genes permanecem constantes no decorrer das gerações. Os fatores que podem causar o desequilíbrio nas frequências gênicas são as mutações, a seleção natural, a estrutura da população que, quando isolada de migração pode ter o grau de endocruzamento e de exocruzamento afetado, e o tamanho da população que, se pequeno, pode acarretar mudanças por deriva genética, também referida como oscilação genética.

A idéia de deriva genética foi proposta por BROOKS, em 1899, e depois por A.L. HAGEDOORN & A.C. HAGEDOORN, em 1921. Nos anos 20 e 30 foi desenvolvida independentemente por FISHER, DUBININ e ROMASCHOV, mas especialmente por SEWALL WRIGHT e, posteriormente, por MALÉCOT, nos anos 50 (cf. DOBZHANSKY, 1973).

HAGEDOORN & HAGEDOORN (1921, cf. KIMURA, 1955) mostraram que o número de indivíduos destinados a serem os parentais da próxima geração é, geralmente, muito menor que o número de indivíduos da população, tanto que alguns ou muitos genes são perdidos ao acaso. De acordo com este pensamento, a redução da variabilidade genética potencial é independente de qualquer tipo de seleção.

A formulação matemática do processo estocástico de mudança nas frequências gênicas e a distribuição das probabilidades destas frequências quando um ponto fixo é atingido foram amplamente estudadas (veja CROW & MORTON, 1955 e KIMURA & CROW, 1963).



referido por WRIGHT (1931, 1933, 1937) definiu deriva genética como um processo que inclui todas as variações nas frequências gênicas que são de direção indeterminada. Tais variações são causadas por acidentes de amostragem em populações de tamanho efetivo finito, nas quais as frequências gênicas tendem a oscilar devido a erros de amostragem gamética. Este processo é importante pois pode permitir a ocorrência de diferenciação não-adaptativa de raças locais. Em populações grandes podem ocorrer, em determinadas regiões, variações nas frequências gênicas devidas ao acaso, mas essas são compensadas por variações de sentido contrário ocorridas em outras regiões.

Segundo WRIGHT (1948, 1951), em uma população grande, subdividida em grupos parcialmente isolados, tanto as diferenciações adaptativas quanto as não-adaptativas são esperadas e as condições são mais favoráveis para a evolução quando ambos os processos ocorrem. Outros autores acreditam que somente o processo seletivo é responsável por mudanças evolutivas (FISHER & FORD, 1950).

Ainda segundo WRIGHT (op. cit.), de acordo com o papel da seleção ou dos acidentes de amostragem, os genes de uma população podem ser classificados em quase totalmente dominados pela seleção, quase totalmente dominados pelos acidentes de amostragem e os influenciados pelo efeito conjunto de ambos os processos.

A pressão de seleção é definida como todos os processos (mortalidade, fecundidade e migração diferenciais) que tendem a modificar as frequências gênicas sistematicamente, sem contudo modificar-se o material hereditário. As flutuações casuais nas frequências gênicas podem ser devidas a acidentes de amostragem ou a flutuações nos valores dos coeficientes envolvidos nas pressões seletivas.

As pressões sistemáticas podem levar à fixação ou à perda de um gene. Se não, elas tendem a conduzir suas frequências a um certo ponto ou a vários pontos de equilíbrio. As flutuações casuais tendem a causar deriva a partir de um ponto de equilíbrio. O resultado é uma distribuição de probabilidades com todos os valores, de zero a um, que o gene em questão pode tomar. Esta distribuição também representa as frequências do

referido gene em diferentes populações, no espaço e no tempo.

O processo seletivo é sistemático, portanto, segue uma direção. Quando uma população sofre uma redução numérica drástica as frequências de genes ou variantes cromossômicas deslocam-se do seu ponto de equilíbrio, passando a sofrer o processo de deriva genética.

A seleção natural é o principal fator responsável por modificações evolutivas. Permite que indivíduos bem adaptados ou toleravelmente adaptados a seus ambientes sobrevivam e se reproduzam. A tendência à adaptação é acompanhada por um desgaste da variabilidade genética. A deriva genética é um segundo fator que reduz a variabilidade genética em populações, permitindo que alelos favorecidos por seleção possam ser eliminados e os menos favorecidos possam se fixar. Na verdade, existe uma tendência de fixação de um dos alelos em todos os loci.

A mutação, a migração e a recombinação são fatores que, intrinsicamente, têm papéis importantes na origem da variabilidade e, portanto, na produção de adaptação pela seleção. A deriva genética é um processo biológico não-orientado, comparável à mutação e à recombinação, ainda que esteja relacionada com a perda da variação e não à sua produção.

A deriva genética por si só poderia não ter significado importante no processo evolutivo. Na verdade, variações nas frequências gênicas induzidas por deriva genética em populações pequenas são inadaptativas e muitas vezes levam a população à extinção. No entanto, esse processo pode ser importante em conjunção com pressões sistemáticas, particularmente as da seleção natural. Estudos têm mostrado que quanto menor o tamanho da população, maiores são as variações aleatórias das frequências gênicas, tornando-se menos efetivas as pressões fracas da seleção. Talvez a ação mais importante da deriva genética seja a de fixar alelos e combinações gênicas favoráveis e, opondo-se à ação conservadora da seleção estabilizadora, promover a radiação adaptativa.

A deriva genética é referida como uma importante força evolutiva quando uma população grande é subdividida em pequenas unidades reprodutivas ou quando passa por um processo de afunilamento (gargalo de garrafa) em seu tamanho.



ELTON (1924) realizou um estudo sobre as flutuações periódicas no número de animais, suas causas e consequências, sugerindo que as flutuações afetam o método de evolução e outros fenômenos biológicos das populações.

Uma população pode ser "pequena" no seu início (princípio do fundador), em um ou vários momentos de sua história (efeito gargalo de garrafa), a intervalos regulares ao longo do tempo (variação cíclica) e constantemente (FREIRE-MAIA, 1988). Tais situações podem ser exemplificadas respectivamente pela introdução dos coelhos na Austrália, por populações que devido a impactos ambientais sofrem redução numérica drástica, pelas oscilações cíclicas das populações experimentais de *Drosophila sturtevantii* (TADEI & MOURÃO, 1981) e pela comunidade religiosa dos Dunkers (GLASS *et al.*, 1952).

MAYR (1963) propôs o termo "efeito do fundador" para reduções drásticas não-recorrentes no tamanho populacional e seus consequentes efeitos genéticos. Este evento pode ocorrer com o estabelecimento de uma nova população a partir de poucos fundadores, que pode ser considerado um caso de deriva genética momentânea. Mesmo que a seleção natural seja a força maior na evolução destas populações, o processo de amostragem zigótica proporciona a variabilidade genética inicial sobre a qual a seleção vai atuar. Portanto, há uma relação entre a força diretiva da seleção natural e a deriva genética do tipo "fundação".

Populações de uma mesma espécie ocupam diferentes locais em sua área de distribuição. As centrais são adaptadas a uma maior diversidade de ambientes e, por isso, têm um estado-de-ser-adaptado mais estável que as marginais, as quais sobrevivem em zonas adaptativas restritas. O ambiente das populações centrais permite a evolução de complexos gênicos altamente adaptados, como as inversões cromossômicas. As populações marginais são dominadas por homoseleção, que favorece a homozigose, a deriva genética casual, a livre recombinação e a especialização adaptativa (DOBZHANSKY *et al.*, 1963a).

A menor incidência de inversões em heterozigose em populações marginais aumenta a frequência de recombinação. A síntese de novos genótipos aumenta a probabilidade de sobrevivência em habitats marginais, hostis e instáveis. Muitos auto-



res acreditam que novos níveis adaptativos originam-se mais provavelmente em populações marginais que nas centrais.

DOBZHANSKY et al. (op. cit.) estudaram uma pequena população de **Drosophila pseudoobscura**, isolada do corpo principal da espécie, em Bogotá (Colômbia). O polimorfismo cromossômico da população marginal mostrou-se pobre em relação às populações centrais, na Guatemala, e completamente diferente das populações dos Estados Unidos. Somente dois arranjos gênicos, **SC** e **TL**, ocorrem no cromossomo **III**, os quais formam um sistema heterótico.

SAURA et al. (1973) estudaram variação gênica em populações central e marginal de **Drosophila subobscura**, utilizando eletroforese e atribuíram o polimorfismo encontrado a adaptações das populações aos diferentes ambientes.

TABACHNICK & POWELL (1977) estudaram quatro populações de **Drosophila willistoni** selecionadas quanto à capacidade de sobreviver em ambiente hostil. As populações foram ditas serem marginais ou centrais com base no número de inversões em heterozigose. Mostrou-se que as cromossomicamente monomórficas adaptaram-se melhor a ambientes novos e hostis do que aquelas polimórficas da mesma espécie. Os autores concluíram que a flexibilidade genética produzida pelo maior número de recombinações em populações marginais é importante para a colonização de novos ambientes. A interação da deriva genética com a seleção natural permite que populações pequenas sofram transições radicais para novos complexos adaptativos (DOBZHANSKY, 1973).

Para MAYR (1954), a consequência mais importante do efeito do fundador é o aumento na taxa de endocruzamentos, associado ao conseqüente aumento da homozigose na população fundadora, pois permite que haja mudanças fundamentais no complexo adaptativo por meio de alterações no ambiente genético e, conseqüentemente, no valor seletivo de um gene ou de complexos gênicos. A esta situação denominou "revolução genética". Segundo MAYR (1963) a especiação envolve mudanças genéticas rápidas, independente de alterações ambientais. O afunilamento temporário do tamanho rompe o equilíbrio da população e a conduz a uma transição de "uma condição bem integrada e estável, através de um período altamente instável, para outro período de integração

balanceada". Não são numerosos os trabalhos sobre deriva genética, mas o princípio do fundador tem sido usado para explicar muitas situações de especiação rápida como a das **Drosophila** havaianas (CARSON, 1975). No entanto, outras espécies de **Drosophila** têm aparentemente sofrido muitos eventos de fundação, contudo, sem haver especiação.

As revoluções genéticas envolvem extensas mudanças em todo o genoma. CARSON (1971, 1975) modificou este conceito dividindo o genoma em sistemas aberto e fechado. Os **loci** das isozimas fazem parte do sistema aberto enquanto os reguladores dos processos fundamentais do desenvolvimento, do comportamento e da fisiologia fazem parte do sistema fechado. O evento da fundação inicia a desorganização de um complexo gênico ancestral coadaptado. Quando a seleção natural é relaxada, a desorganização iniciada pela deriva genética é acentuada pela recombinação e um ou mais indivíduos discordantes podem sobreviver. A especiação pode ocorrer quando a seleção atua sobre o sistema genético perturbado, organizando-se um novo sistema coadaptado fechado.

TEMPLETON (1979, 1980) sugere que as consequências do efeito do fundador são maiores se houver fortes interações epistáticas entre **loci** na população original e, nesse caso, há fixação de um alelo regulador que afeta o valor adaptativo de outros **loci**.

GOODNIGHT (1987) estudou teoricamente a distribuição da variância epistática em uma população, após o efeito do fundador: a epistasia não tem grande importância após um único evento de fundação, mas pode ter maiores implicações evolutivas se a deriva genética continuar atuando por várias gerações.

É muitas vezes difícil estimar o tamanho populacional, as frequências gênicas e muitas outras variáveis em uma população natural. O estudo de populações mantidas em laboratório tem sido um método satisfatoriamente usado para explorar tais questões. Várias réplicas podem ser estudadas sob condições controladas conhecendo-se a composição genética inicial das populações. O estudo em laboratório é vantajoso também porque simplifica o problema pela eliminação da pressão de migração e da de mutação, que é negligenciável.

No entanto, Não são numerosos os trabalhos sobre deriva genética, mas destacam-se, como clássicos, mostrando com clareza a ação da deriva genética e sua interação com a seleção natural, em populações experimentais de **Drosophila**, o de MERRELL (1953), os de KERR & WRIGHT (1954a,b), o de WRIGHT & KERR (1954) e o de DOBZHANSKY & PAVLOVSKY (1957).

MERRELL (1953) estudou populações pequenas de **Drosophila melanogaster** cujo tamanho variou de 100 a menos de 10 moscas. Foram iniciadas 53 populações, das quais 27 extinguiu-se. Como marcadores foram utilizados quatro genes ligados ao sexo (**white**, **forked**, **yellow** e **raspberry**) e um gene recessivo autossômico (**glass**). Cada mutante foi colocado em competição com seu alelo selvagem. Para os genes ligados ao sexo, a frequência inicial foi de 50%, enquanto que para **glass** foi de 67%. Exceto para o grupo **forked**, a porcentagem das moscas selvagens aumentou rapidamente e permaneceu em cerca de 90%, indicando o controle fenotípico pela seleção natural. Grandes flutuações nas frequências gênicas ocorreram devido a deriva genética, em alguns casos levando à perda do gene recessivo. Os resultados foram interpretados como devidos a efeitos combinados da seleção natural e da deriva genética, a importância relativa dos dois fatores variando de acordo com o coeficiente de seleção e o tamanho efetivo da população. (1957) usaram **D. pseudoobscura**.

KERR & WRIGHT (1954a,b) e WRIGHT & KERR (1954), em três experimentos, estudaram populações de **D. melanogaster**. Foram usados mutantes como características sujeitas à deriva e à seleção. Os fundadores de cada geração foram sempre quatro casais escolhidos ao acaso, exceto os da primeira, em que $p=q$. Os resultados mostraram efeitos casuais atribuídos à deriva genética e efeitos não-casuais, atribuídos à seleção.

No primeiro experimento (KERR & WRIGHT, 1954a) foi usado o mutante ligado ao sexo, **forked**, e seu alelo selvagem em 96 populações. Após 16 gerações, o alelo **forked**, menos favorecido pela seleção, havia se fixado em 29 populações, o alelo selvagem em 41 e 26 continuavam segregando os dois alelos. Os resultados mostraram que os acidentes de amostragem, causados pelo pequeno número de casais progenitores das gerações, permitiram que o alelo **forked**, apesar de desfavorecido, se fixasse.



No entanto, o alelo selvagem, com maior valor adaptativo, existia em 70% das populações (67) e **forked** em 57% (55).

Em um segundo experimento (WRIGHT & KERR, 1954) foi utilizado o mutante semidominante ligado ao sexo **Bar** e sua forma selvagem em 108 populações, as quais foram mantidas até a fixação de uma das formas ou até a 10a. geração. A forma selvagem tornou-se fixada em 95 populações e **Bar** em três, enquanto 10 populações permaneceram com as duas formas. Ficou evidente que a seleção favoreceu fortemente a forma selvagem mas, apesar disso, o mutante **Bar** fixou-se em algumas populações.

No terceiro experimento (KERR & WRIGHT, 1954b) foram usados os alelos autossômicos **spineless** e **aristapedia**. Foram iniciadas 113 populações, em oito das quais o alelo **spineless** foi fixado. O alelo **aristapedia** alcançou uma frequência máxima de 87,5%. A medida do valor adaptativo indicou uma pressão seletiva muito forte contra ambos os alelos, quando em homozigose. O efeito heterótico ficou evidente pelo maior número de populações (105) que continuavam segregando os dois alelos na 10a. geração, bem como pelo maior valor adaptativo do heterozigoto. A fixação do alelo **spineless** em oito populações, apesar da forte pressão de seleção, é explicada por deriva genética.

DOBZHANSKY & PAVLOVSKY (1957) usaram **D. pseudoobscura** provenientes do Texas e da Califórnia, as quais apresentavam arranjos gênicos diferentes no cromossomo **III**, **PP** e **AR**, respectivamente. Os fundadores de todas as populações foram híbridos **F1** de moscas com as duas diferentes inversões. Em 10 populações, o número de fundadores foi de 4000 indivíduos e em 10 outras esse número foi 20. Todavia, as 20 populações tornaram-se logo igualmente grandes. Após 18 meses, as frequências de **PP** variaram de 20% a 35% nas populações "grandes" e de 16% a 47% nas "pequenas". Os heterozigotos para os arranjos **PP** e **AR** têm valor adaptativo superior aos respectivos homozigotos. Os autores concluíram que as frequências das inversões nas populações foram controladas por seleção natural. No entanto, a heterogeneidade das réplicas das populações "grandes" e "pequenas" foi condicionada por "efeito do fundador".

COOK (1976, cf. SHORROCKS, 1980) realizou experi-



mento semelhante ao descrito anteriormente, porém sob condição simulada em computador. Foram estudadas cinco populações durante 20 gerações, ao fim das quais obteve-se uma maior dispersão das frequências gênicas nas populações inicialmente de menor tamanho, que nas de maior.

PROUT (1954) abordou o problema de modo diferente. Populações de **D. melanogaster** foram mantidas em caixas por muitas gerações: duas delas eram "grandes", contendo cerca de 10000 moscas, e uma era "pequena", com aproximadamente 1000. A população pequena e uma população grande foram irradiadas com raios gama de rádio. Uma proporção considerável de cromossomos II era letal em dose dupla. A deriva genética na população pequena diminuiu o número de genes letais diferentes e, por isso, aumentou as frequências de alelos entre os letais remanescentes.

BURI (1956) ilustrou o efeito da deriva genética em populações pequenas de **D. melanogaster**, estudando as frequências do alelo para a cor dos olhos, **brown**, em 19 gerações sucessivas com amostragem casual de 16 indivíduos, parentais da próxima geração, número suficientemente pequeno para permitir a atuação da deriva genética. Foi constatado um aumento da variância bem como um decréscimo da heterozigose no decorrer das gerações. O mesmo tipo de abordagem foi realizada por RICH **et al.** (1979), estudando 48 populações de **Tribolium** que apresentavam tamanhos constantes de 5, 10, 25 e 50 casais, durante 20 gerações, nas quais foi utilizado o gene autossômico **black** como marcador. As flutuações casuais foram mais pronunciadas nas populações de menor tamanho do que nas de maior.

DOBZHANSKY & SPASSKY (1962) abordaram o problema das populações pequenas, porém diferenciando-as quanto à quantidade de variabilidade genética inicial. Primeiramente foram fundados dois tipos de populações de **D. pseudoobscura**: as multicromossômicas, iniciadas com 10 casais provenientes de 22 linhagens de localidades geográficas diferentes e as bicromossômicas, com um casal de apenas duas linhagens. Em seguida, de suas progênes, 500 a 1000 moscas de cada grupo foram colocadas em caixas de população. Os dados mostraram nas populações com

por GLASS **et al.** (1958). Estudos mais recentes têm confirmado



maior variabilidade genética uma variância maior que nas populações bicromossômicas, com um **background** genético relativamente menos variável.

SOLIMA-SIMMONS (1966) estudou 10 populações experimentais de **D. pseudoobscura**, polimórficas para os arranjos **PP** e **AR**, iniciadas cada qual com 20 fundadores. Cinco populações eram derivadas de híbridos entre duas populações experimentais descritas em DOBZHANSKY & SPASSKY (1962). Outras cinco foram iniciadas com moscas de uma única população experimental. As de origem híbrida mostraram uma divergência genética significativa, enquanto as não-híbridas não apresentaram divergência. Estes resultados foram explicados pela interação entre seleção natural e deriva genética (princípio do fundador) como sugerido por DOBZHANSKY & PAVLOVSKY (1953).

Estudos sobre variações temporais nas frequências de polimorfismos protéicos e cromossômicos (DOBZHANSKY & AYALA, 1973; MUELLER *et al.*, 1985) em populações naturais de **D. pseudoobscura** e **Drosophila persimilis** revelaram a atuação da deriva genética mas sugerem que a seleção natural seja o principal processo na evolução destes polimorfismos.

A seleção uniforme geralmente causa convergência de populações coespecíficas enquanto a deriva genética leva à divergência (MAYR, 1963). Todavia, COHAN (1984) sugere que seleção uniforme fraca, agindo em populações pequenas e isoladas, aumenta a divergência genética entre elas.

COHAN & HOFFMANN (1986) estudaram linhagens de **D. melanogaster** sofrendo seleção à tolerância ao etanol. A deriva genética em réplicas de linhagens causou mais variação quanto à resposta à seleção que as diferenças genéticas iniciais entre as populações, cujo tamanho efetivo era pequeno. A deriva genética causou mais divergência entre as réplicas selecionadas que entre as controle.

As diferenças nas frequências gênicas observadas entre populações humanas não precisam ser produzidas apenas por seleção natural ou somente por deriva genética; elas podem ser devidas à interação das duas forças. Um trabalho clássico sobre a atuação da deriva genética em população humana foi realizado por GLASS *et al.* (1952). Estudos mais recentes têm confirmado



sua importância na evolução de populações humanas (CAVALLI-SFORZA, 1964, 1969; NEI & IMAIZUMI, 1966; McLELLAN *et al.*, 1984; ROGERS & HARPENDING, 1986; LITTLE & MALINA, 1989).

Se a deriva genética pode fixar alelos, tanto bons como ruins, por vezes indiferente à ação da seleção, então o significado adaptativo de traços não tem efeito e tudo se passa como se fossem traços neutros. Noutras vezes a adaptatividade não demonstrada leva à admissão, pelo menos temporária, de neutralidade. WILLS (1981) reuniu dados de diferentes trabalhos

Há cerca de um quarto de século HUBBY & LEWONTIN (1966) e LEWONTIN & HUBBY, (1966) e HARRIS (1966) descobriram, respectivamente em *D. pseudoobscura* e no homem, duas características relacionadas com a quantidade e a natureza da variabilidade genética, vistas pelos seus efeitos no nível molecular: frequências altas de **loci** polimórficos e frequências também altas de **loci** em heterozigose.

KIMURA (1968a,b) interpretou a abundância do polimorfismo protéico em termos de isoalelos neutros, afirmando que cerca de 40% de todas as mutações não produzem efeito fenotípico. De acordo com a teoria da neutralidade na evolução de proteínas os genes que as codificam são escolhidos casualmente e a evolução no nível molecular consiste, em sua maior parte, de substituição gradual de uma sequência de aminoácidos por outra, funcionalmente equivalente à primeira. KIMURA (1983) afirma ainda que as substituições evolutivas dos aminoácidos e a grande ocorrência de polimorfismos protéicos não são fenômenos independentes, mas dois aspectos diferentes de um único fenômeno causado por deriva na frequência de alelos neutros ou quase-neutros em populações finitas, ou seja, o polimorfismo protéico é uma fase da evolução molecular.

A seleção natural age sobre os fenótipos dos organismos, nos quais a estrutura e a função das proteínas têm papéis decisivos. Dessa forma, as mutações que não causam alterações dos aminoácidos são muito menos sujeitas à seleção natural. Muitos trabalhos têm demonstrado que as substituições sinônimas de aminoácidos bem como alterações em regiões do DNA não-codificadoras são as mudanças evolutivas que prevalecem no nível molecular. Além disso, regiões de alguns genes de euca-

riotos que não são transcritas (**intron**) apresentam substituições nucleotídicas mais rápidas (KIMURA, 1977; JUKES, 1978; BERG **et al.**, 1978, **cf.** KIMURA, 1983).

Constatada a neutralidade das variantes moleculares, ou da maioria delas, ou então, restando por ser demonstrado seu significado adaptativo, a deriva genética passa a ter um papel no processo evolutivo que há um quarto de século não podia ser considerado.

WILLS (1981) reuniu dados de diferentes trabalhos sobre a frequência de diferentes trincas que codificam a mesma proteína em cinco eucariotos e cinco vírus. Os dados mostraram uma não-casualidade significativa na ocorrência de determinados códons quando comparada à de seus sinônimos, em um mesmo organismo e em organismos diferentes. Os dados também revelaram uma maior frequência ou deficiência de certas bases nucleotídicas em determinadas posições. Isto reflete uma utilização preferencial de certos aminoácidos. Mesmo sendo limitados os dados disponíveis, parece que a seleção natural tem deixado sua marca também no nível molecular. Wills afirma que "a controvérsia entre neutralistas e selecionistas é antiga e é improvável que seja resolvida em um futuro próximo".

DOBZHANSKY (1973) considera que admitir que muitas características são seletivamente neutras é capitular antes mesmo de iniciar uma busca para descobrir sua importância. Um traço aparentemente sem importância pode ser uma manifestação exterior dos efeitos pleiotrópicos de um gene que confere um maior valor adaptativo ao indivíduo. Contudo, afirmar que nenhum traço é seletivamente neutro é criar um dogma, se não uma superstição.

Uma nova população ou espécie pode se estabelecer a partir de poucos migrantes em um novo território, como parece ter ocorrido na evolução de espécies de **Drosophila** havaianas.

NEI **et al.** (1975) realizaram um estudo quantitativo do "efeito do gargalo de garrafa" na variabilidade genética de populações, medida em termos da heterozigose média. Quando o tamanho de uma população é repentinamente reduzido, a heterozigose média por **locus** diminui até que seja atingido um valor mínimo; este decréscimo depende do tamanho efetivo da população.



No entanto, se o tamanho da população aumenta, a heterozigose média também aumenta devido a novas mutações.

Uma característica da Teoria de Wright é a distinção entre o tamanho real e o "tamanho efetivo" de uma população. O conceito de tamanho efetivo de população, introduzido por WRIGHT (1931) equivale ao tamanho real da população quando esta é suficientemente grande, a razão de sexo é igual a um, os cruzamentos são casuais e todos os membros da população contribuem geneticamente para a geração seguinte. Esta situação ideal geralmente não ocorre na natureza, e o tamanho efetivo de uma população frequentemente está abaixo do tamanho real.

Há, ou pelo menos houve, uma tendência de alguns biólogos em relacionar o processo de deriva genética com fatos aparentemente inexplicáveis, ou que tentam minimizar o seu significado ignorando o conceito de tamanho efetivo. Dessa forma, pouca atenção tem sido dada à estrutura e à ecologia das populações. A deriva genética deve ter, por exemplo, maior significado evolutivo para os carnívoros superiores como aves de rapina, lobos ou leões do que para espécies com maior densidade populacional.

A determinação matemática do número efetivo das populações foi feita por WRIGHT, 1938, HALDANE, 1939, CROW, 1954 (cf. CROW & KIMURA, 1970), CROW & MORTON (1955), KIMURA & CROW (1963) e mais recentemente por CROW & DENNISTON (1988). A mesma questão foi estudada para populações com gerações sobrepostas por FELSENSTEIN (1969, 1971), CROW & KIMURA (1971), JOHNSON (1977) e HILL (1979).

O número efetivo da população também pode ser definido em termos da quantidade de aumento da homozigose (**inbreeding effective number**) ou da quantidade de deriva das frequências gênicas (**variance effective number**), segundo KIMURA & CROW (1963).

MERRELL (1968) estudou seis populações da rã, *Rana pipiens*, a fim de estimar o tamanho efetivo da população através do método de marcação-recaptura. O tamanho efetivo da população é pequeno o bastante para que a deriva genética seja um fator importante na evolução dessas populações. Fatores como a estrutura etária, a territorialidade, o local de oviposição,



entre outros, podem reduzir o tamanho efetivo das populações.

Estudos com *D. subobscura* mostraram que o tamanho efetivo de populações naturais pode ser suficientemente pequeno para que ocorram efeitos de deriva (BEGON, 1977).

GILL (1978) estudou o tamanho efetivo de populações da salamandra *Notophthalmus viridescens*. O tamanho efetivo da população regional foi de 25 indivíduos durante três anos, um número muito pequeno em relação à quantidade de adultos presentes em todos os lagos estudados. O autor concluiu que o pequeno tamanho efetivo da população faz com que a deriva genética tenha consequências importantes na história evolutiva dessas populações.

A teoria clássica de genética de populações diz haver, em populações infinitas, correlações genéticas entre indivíduos proximamente relacionados. Segundo ROGERS (1986), em uma população de tamanho efetivo pequeno e isolada, as correlações entre parentes próximos podem ser pequenas, não existir e até ser negativas. Este efeito é especialmente pronunciado para parentes distantes.

Populações naturais de *Drosophila* contêm grande quantidade de carga genética oculta. A grande maioria das moscas transporta um ou mais genes que, se presentes em condição homozigótica, podem causar letalidade, semiletalidade, subvitalidade, esterilidade ou aberrações fisiológicas e morfológicas de vários tipos. O vigor e o estado-de-ser-adaptado das moscas selvagens são devidos principalmente à condição heterozigótica que oculta a carga genética.

Homozigose é mais e heterozigose é relativamente menos frequente em populações de endocruzamento que naquelas de exocruzamento. Populações de exocruzamento, quando submetidas ao processo de endocruzamento, revelam uma parte da carga genética oculta (veja BENNETT, 1956; NEEL & SCHULL, 1962; LI, 1963).

DOBZHANSKY et al. (1963b) estudaram o efeito do endocruzamento em populações de *D. pseudoobscura* provenientes da Califórnia e do Arizona. Os dados mostraram que progênies de populações endocruzadas têm menor taxa de sobrevivência que aquelas originadas de populações exocruzadas e, quanto maior o



coeficiente de endocruzamento, maior é o efeito depressivo na sobrevivência. O experimento consistiu em estimar as proporções de cromossomos letais e semiletais bem como a viabilidade média de homozigotos e heterozigotos para os cromossomos **II**, **III** e **IV**. A estimativa da carga genética por esse método mostrou que existe 1,4 equivalente letal por gameta, em média.

MALOGOLOWKIN-COHEN **et al.** (1964) utilizaram populações selvagens de **D. willistoni** de sete localidades diferentes para estudar a sobrevivência ovo-adulto de linhagens exo e endocruzadas. Foi observado que a viabilidade decresce com o aumento do endocruzamento.

WALLACE & MADDEN (1965) realizaram um experimento a fim de determinar a proporção de linhagens endocruzadas de **D. melanogaster** que desenvolvem espontaneamente um sistema de alelos balanceados, durante 50 gerações. Nenhuma das 60 linhagens estudadas estabeleceu o sistema de alelos balanceados. A frequência de cruzamentos estéreis aumentou rapidamente da primeira à 10a. geração e se manteve constante em seguida. A esterilidade foi atribuída ao efeito depressivo do endocruzamento. O trabalho sugere que alelos letais aparecem de modo repetido e independente em uma linhagem.

SARACENI & MOURÃO (1977) estudaram os efeitos do endocruzamento na fertilidade da fêmea e na viabilidade larva-adulto de **Paratheresia claripalpis**, durante três gerações. Os resultados foram consistentes com aqueles obtidos com **Drosophila**, isto é, a viabilidade decresce com o aumento do grau de endogamia. Os efeitos do endocruzamento foram mais pronunciados no estágio larval. O efeito depressivo drástico do endocruzamento não permitiu a continuidade do experimento além da terceira geração.

As consequências do endocruzamento também foram estudadas experimentalmente em camundongos (GRUNEBERG, 1954; BOWMAN & FALCONER, 1960; RASMUSSEN, 1964; EISEN & HANRAHAN, 1974) e também teoricamente (JACQUARD, 1975; AVERY & HILL, 1977; CHOY & WEIR, 1978; MONTCHAMP-MOREAU & KATZ, 1986; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987). WADE & McCAULEY (1980) estudaram os efeitos do endocruzamento na diferenciação fenotípica e genotípica em populações pequenas de **T. castaneum**.



Trabalhos que se referem à deriva genética tendo características quantitativas como marcadores são raros. Segundo LOPEZ-FANJUL & HILL (1973), o principal fator responsável por diferenças genéticas entre populações de **D. melanogaster** para características quantitativas é a diferença nas frequências gênicas, mais que a presença ou a ausência de um alelo particular.

O presente trabalho teve o objetivo de estudar os efeitos de TANTAWY & REEVE (1956) estudaram linhagens de **D. melanogaster** endocruzadas a diferentes taxas, através de cruzamentos entre irmãos, meio-irmãos, primos-duplos de primeiro grau e cruzamentos cíclicos entre três pares, para a sobrevivência ovo-imago e a fertilidade, bem como a média e as variâncias, fenotípica e genotípica, do tamanho das asas. A sobrevivência, a fertilidade e o tamanho médio das asas sofreram pouca redução até que fosse atingido 40% a 50% do coeficiente de endocruzamento, a partir de cujos valores houve um decréscimo mais rápido. A variância fenotípica do tamanho das asas teve maior declínio nas primeiras gerações de endocruzamento e menor redução depois de ser alcançado cerca de 60% de endogamia.

KIDWELL & KIDWELL (1966) realizaram um estudo dos efeitos do endocruzamento sobre duas características métricas, o peso corpóreo e o número de cerdas abdominais, em 20 linhagens de **D. melanogaster** durante 20 gerações, cada qual fundada por um único casal escolhido aleatoriamente. Culturas não-endocruzadas serviram como controle em cada geração. O número médio de cerdas aumentou nos dois grupos, porém os acréscimos não diferiram significativamente. O mesmo resultado foi obtido para o peso médio do corpo. A variância de cada linhagem diminuiu com o endocruzamento, mas não como era esperado teoricamente e a de algumas linhagens permaneceu alta, sugerindo a ocorrência de variação genética residual, em heterozigose.

RICH et al. (1984) estudaram a deriva genética de dois traços quantitativos, o peso das pupas e a capacidade reprodutiva, esta medida pelo tamanho das progênes em 20 gerações de 48 populações de **Tribolium castaneum**. O número de parentais em cada geração foi 5, 10, 25 e 50 casais, com 12 réplicas em cada caso. As variâncias observadas para ambas as características foram significativamente menores que aquelas es-



peradas teoricamente. Em estudos de genética quantitativa, a resposta à seleção em populações finitas confunde-se com flutuações casuais devidas à deriva genética. Seleção estabilizadora, provavelmente decorrente do favorecimento de fenótipos intermediários, pode agir opondo-se de modo efetivo a variações casuais de um traço quantitativo.

O presente trabalho teve o objetivo de estudar os efeitos da deriva genética sobre dois componentes do valor adaptativo em populações pequenas de **Drosophila simulans**: o tamanho das progênies e o tempo de desenvolvimento. Essas características devem ser resultado de herança poligênica, com os genes dos diferentes **loci** tendo efeito aditivo. Assim, variações na expressão dos componentes devem refletir variações genéticas.

Foram utilizadas quatro casais virgens, preferencialmente os da primeira geração, para serem os parentais da geração seguinte, após terem sido selecionados por meio de cruzamentos. Este procedimento foi repetido durante 13 gerações, a partir de uma única linhagem considerada extinta por não produzir descendência suficiente para a continuidade dos cruzamentos. Foram estudadas mais três gerações (14a, a 16a.), do mesmo modo que as 13 primeiras, porém tendo como parentais 20 casais.

Foram utilizados dois tipos de meio-de-cultura, o de banana-água e o de trigo-fubá-araruta nas garrafas. O de banana-água tem a seguinte composição: água (1000ml), açúcar (12g), banana nanica (500g), fermento Fleischmann (15g), melado (25ml), solução alcoólica de Nipagin a 7% (8ml), ácido propiônico (22ml). O de trigo-fubá-araruta tem a seguinte composição: água (1000ml), fubá (100g), farinha de trigo (100g), araruta (30g), melado (25ml), fermento Fleischmann (8g), solução alcoólica de Nipagin a 7% (8ml), ácido propiônico (2ml).

As garrafas receberam, além do meio-de-cultura, uma tira quadrada de guardanapo de papel absorvente de cerca de 4cm de largura por 17cm de comprimento, a qual foi levemente pressionada nos bordos do meio de cultura para formar um arco.

O experimento foi realizado em câmara de temperatura constante de 25°C.



II. MATERIAL E MÉTODOS

O presente trabalho foi realizado a partir de 77 fêmeas da espécie **Drosophila simulans** coletadas no Campus do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas - UNESP, em São José do Rio Preto, São Paulo, em maio de 1989.

Cada fêmea foi colocada individualmente em um tubo com meio de cultura e, de sua progênie, foram tomados ao acaso quatro casais virgens, os quais foram mantidos separadamente, para serem reunidos em uma garrafa após meia semana. Foram feitas duas transferências, a cada dois dias, descartando-se as moscas parentais após três dias de permanência na terceira garrafa. De cada progênie, contada por sexo, três vezes cada meia semana e separadamente a de cada garrafa, foram separados ao acaso quatro casais virgens, preferencialmente os da primeira contagem, para serem os parentais da geração seguinte, após terem envelhecido por meia semana. Este procedimento foi repetido durante 13 gerações ou até que a linhagem fosse considerada extinta por não produzir moscas em número suficiente para a continuidade dos cruzamentos. Foram estudadas mais três gerações (14a. a 16a.), do mesmo modo que as 13 primeiras, porém tendo como parentais 20 casais.

Foram utilizados dois tipos de meio-de-cultura, o de banana-ágar nos tubos e o de trigo-fubá-araruta nas garrafas. O de banana-ágar tem a seguinte composição: água (1000ml), ágar (12g), banana nanica (800g), fermento Fleischmann (15g), melado (25ml), solução alcoólica de Nipagin a 7% (8ml), ácido propiônico (22ml). O de trigo-fubá-araruta tem a seguinte composição: água (1000ml), fubá (100g), farinha de trigo (100g), araruta (30g), melado (25ml), fermento Fleischmann (8g), solução alcoólica de Nipagin a 7% (8ml), ácido propiônico (2ml).

As garrafas receberam, além do meio-de-cultura, uma tira quádrupla de guardanapo de papel absorvente de cerca de 4cm de largura por 17cm de comprimento, a qual foi levemente pressionada nos bordos do meio de cultura de modo a formar um arco.

O experimento foi realizado em câmara de temperatura constante de aproximadamente 25°C.



III. RESULTADOS Os procedimentos experimentais permitiram estudar, para cada linhagem e em cada geração, as seguintes variáveis:

1 - número total, de fêmeas, machos e imagos, produzidos nas três garrafas, simbolizados respectivamente por **NFT**, **NMT** e **NIT**.

2 - número de fêmeas, machos e imagos da primeira contagem, absoluto, correspondendo à soma das moscas das três garrafas, na primeira contagem, simbolizados respectivamente por **NF1Ca**, **NM1Ca** e **NI1Ca**.

3 - número de fêmeas, machos e imagos da primeira contagem, relativo, correspondendo ao número da primeira contagem absoluto, calculado como percentual do número total da prole, simbolizados respectivamente por **NF1Cr**, **NM1Cr** e **NI1Cr**.

4 - tempo para emergência dos imagos na primeira contagem, considerado como o número de dias decorridos entre a data da colocação das moscas na garrafa e a da primeira contagem, simbolizado por **TEI1C**. Considerou-se esse tempo como a média dos tempos correspondentes às três garrafas.



III. RESULTADOS

Os resultados apresentados referem-se ao estudo das progênes de 77 fêmeas da natureza, as quais originaram linhagens com que se iniciou o experimento. Destas, 50 foram estudadas até a 13a. geração, cada uma delas tendo como parentais quatro casais, e 47 até a 16a., sendo estas três últimas gerações fundadas com 20 casais. O estudo das 16 gerações foi realizado de maio de 1989 a fevereiro de 1990.

A Tabela 1 e a Figura 1 mostram a história das 77 linhagens, até a 13a. geração ou até a sua extinção. O número de linhagens decresceu no decorrer das gerações de acordo com a equação $Y=80,1-2,31X$ ($F_{1;12}=378,6$; $P<0,01$). Das 77 linhagens iniciais, 50 (64,9%) alcançaram a 13a. geração e 47 (94%) a 16a.. Nas 13 primeiras gerações, 27 (35,1%) das linhagens extinguíram-se, enquanto nas três últimas apenas três (6%). As proporções de linhagens extintas nas 13 primeiras e nas três últimas gerações diferem significativamente ($\chi^2=14,75$; $P<0,01$). As linhagens extintas, as gerações nas quais ocorreu a extinção e as respectivas progênes estão na tabela 2. Os números médios de moscas produzidos pelas linhagens que se extinguíram variaram de 54 (linhagem 56 na 10a. geração) a 155 (linhagem 69 na 5a. geração), dando como média e desvio-padrão para as 26 linhagens, excluída a de número 77, 100 ± 26 . Como se pode ver, a geração de extinção e o tamanho médio das progênes não estão relacionados.

A análise dos dados foi feita em relação às 50 linhagens que atingiram a 13a. geração, as quais identificam-se por números de 1 a 50, sendo que as de números 1 a 47 correspondem àquelas que tiveram continuidade até a 16a. geração.

A análise dos dados está dividida em duas partes:

- 1) em relação às gerações, ou seja, a análise das 13 gerações das 50 e das 47 linhagens fundadas com quatro casais, e a das gerações 14, 15 e 16, das 47 linhagens, fundadas com 20 casais;
- 2) em relação às linhagens, ou seja, a análise de cada linhagem nas 13 primeiras e nas três últimas gerações.



Tabela 1. Número e percentagem de linhagens por geração.

Geração	Linhagens	
	Número	Percentagem
P	77	100,0
1	76	98,7
2	75	97,4
3	75	97,4
4	73	94,8
5	71	92,2
6	68	88,3
7	66	85,7
8	61	79,2
9	59	76,6
10	56	72,7
11	54	70,1
12	51	66,2
13	50	64,9

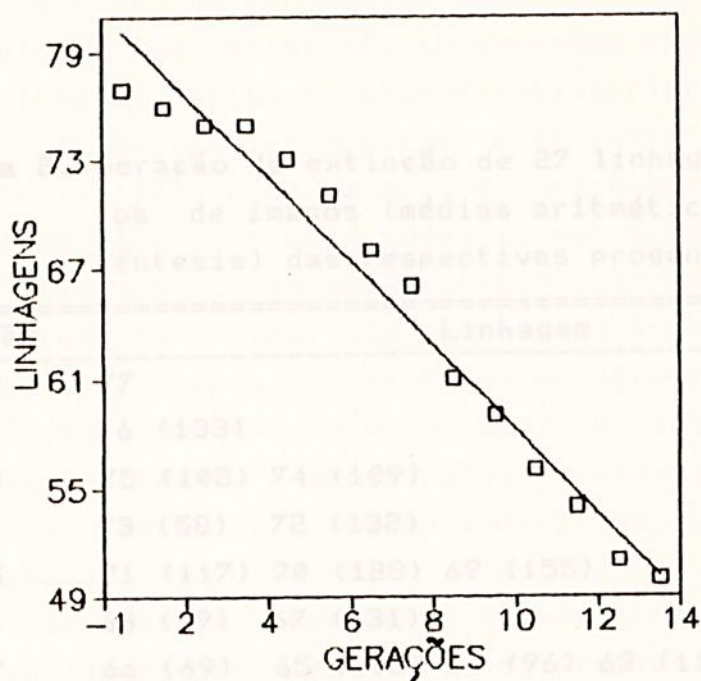


Figura 1. Regressão linear do número de linhagens em 13 gerações.

III.1. As gerações

Os dados relativos às gerações foram considerados sob três aspectos: as 10 variáveis, análises de correlação e de regressão e índice de diversidade.

a. As Variáveis

Na Tabela 3 encontra-se o número total, de fêmeas machos e imagos das 50 linhagens. Das análises de variância para homogeneidade das médias das 13 gerações resultaram três valores de $F(12;437)$ altamente significativos ($P<0,01$). A homogeneidade das médias das 13 gerações foi verificada pelo teste de Bartlett, foi rejeitada ($P<0,01$), exceto para a variável número relativo de machos na primeira contagem ($\chi^2=20,12$; $P>0,05$).

Tabela 2. Geração de extinção de 27 linhagens e números de imagos (médias aritméticas, em parêntesis) das respectivas progênes.

Geração		Linhagem					
P	77						
1	76 (133)						
3	75 (108) 74 (109)						
4	73 (58) 72 (132)						
5	71 (117) 70 (128) 69 (155)						
6	68 (99) 67 (131)						
7	66 (69) 65 (102) 64 (96) 63 (118) 62 (127)						
8	61 (84) 60 (106)						
9	59 (58) 58 (90) 57 (97)						
10	56 (54) 55 (83)						
11	54 (83) 53 (84) 52 (112)						
12	51 (71)						

Verificada pelo teste de Bartlett, foi rejeitada ($P<0,01$). Quanto aos valores absolutos de imagos, o maior ocorreu na 1a. geração (98;43) e o menor na 3a. (43;23). Nas gerações cinco e 13, as médias variaram de 45;28 (4a. geração) a 56;30 (12a. geração). Todavia, quanto aos valores relativos, a situação é diferente: o mínimo ocorreu na 3a. geração (64,7%) e o máximo, na 1a. (40%).

As Tabelas 5 e 6 contêm números referentes às mesmas variáveis apresentadas nas tabelas 3 e 4, respectivamente, relativos às 47 linhagens. As mesmas análises foram feitas e os resultados foram os mesmos que para as 50 linhagens, indicando

III.1. As gerações

Os dados relativos às gerações foram considerados sob três aspectos: as 10 variáveis, análises de correlação e de regressão e índices de diversidade.

a. As variáveis

Na Tabela 3 encontra-se o número total, de fêmeas machos e imagos das 50 linhagens. Das análises de variância para homogeneidade das médias das 13 gerações resultaram três valores de $F(12;637)$ altamente significativos ($P < 0,01$). A homogeneidade das variâncias foi avaliada pelo teste de Bartlett (cf. SOKAL & ROHLF, 1969) e os valores do qui-quadrado foram também altamente significativos para todas as variáveis ($P < 0,01$). As médias dos dois sexos, em cada geração, foram comparadas pelo teste t de Student, o qual não revelou diferenças significativas em todas as gerações, pois todos os valores de t foram inferiores a 1,96 ($P = 0,05$). A maior média para imagos ocorreu na 1a. geração (252 ± 84) e a menor na 3a. (72 ± 43). Nas gerações cinco a 13 as médias variaram de 100 ± 67 (8a. geração) a 119 ± 74 (13a. geração).

Os números, absolutos e relativos, de fêmeas, machos e imagos na primeira contagem, referentes às 50 linhagens, por geração, encontram-se na Tabela 4. Os valores de $F(12;637)$ para homogeneidade das médias foram significativos para as seis variáveis ($P < 0,01$). O teste t mostrou não haver diferenças significativas entre as médias dos dois sexos, nas 13 comparações, como ocorreu com os números totais. A homogeneidade das variâncias, verificada pelo teste de Bartlett, foi rejeitada ($P < 0,01$), exceto para a variável número relativo de machos na primeira contagem ($\chi^2 = 20,12$; $P > 0,05$). Quanto aos valores absolutos de imagos, o maior ocorreu na 1a. geração (98 ± 43) e o menor, na 3a. (43 ± 23). Nas gerações cinco a 13, as médias variaram de 45 ± 28 (4a. geração) a 56 ± 30 (12a. geração). Todavia, quanto aos valores relativos, a situação é diferente: o máximo ocorreu na 3a. geração (64,7%) e, o mínimo, na 1a. (40%).

As Tabelas 5 e 6 contêm números referentes às mesmas variáveis apresentadas nas tabelas 3 e 4, respectivamente, relativos às 47 linhagens. As mesmas análises foram feitas e os resultados foram os mesmos que para as 50 linhagens, indicando

que as três que se extinguíram na 14a. geração (linhagens 47, 48 e 49) não se diferenciavam, até então, das outras 47 linhagens.

Ainda nas Tabelas 5 e 6 estão representados os números referentes às gerações 14 a 16. Em contraste com a significância dos testes de hipótese, realizados para as 50 e as 47 linhagens, nas 13 primeiras gerações, contrapõem-se a não-significância dos mesmos testes, exceto o qui-quadrado para homogeneidade das variâncias do número relativo de fêmeas na primeira contagem ($\chi^2=7,13$; $P<0,05$). A única diferença de tratamento entre as 13 primeiras e as três últimas gerações foi o número de parentais, respectivamente quatro e 20 casais. Pode-se, pois, atribuir a este fato os resultados opostos dos testes de hipóteses nas primeiras e nas últimas gerações. Verifica-se ainda nas tabelas 5 e 6 que as médias relativas às 13 primeiras gerações são todas menores, em cerca de metade, que as correspondentes das gerações 14 a 16, excluindo-se a da 1a. geração, com médias maiores que as das 12 subsequentes. Entretanto, os números relativos da primeira contagem foram semelhantes nas 16 gerações, excluída a 3a..

A Tabela 7 contém o tempo (em dias) para a emergência de imagos na primeira contagem, em 50 e em 47 linhagens, por geração. As 13 médias, referentes às 13 primeiras gerações, foram comparadas por análise de variância e os valores de $F(12;637)$ para 50 linhagens e $F(12;598)$ para 47 foram altamente significativos ($P<0,01$). A heterogeneidade das variâncias nas 13 gerações foi evidenciada pelos valores significativos dos qui-quadrados ($P<0,05$). Ainda na Tabela 7 está representado o tempo para emergência de imagos na primeira contagem das gerações 14 a 16. Os valores de $F(2;138)$ foram não-significativos revelando a homogeneidade das médias nas três gerações fundadas por 20 casais. A homogeneidade das variâncias nas três últimas gerações foi evidenciada pelo teste de Bartlett, com o valor do qui-quadrado não-significativo. Embora aparentemente pequenas as diferenças de tempo observadas, de 11 (gerações 11 e 12) a 13 dias (gerações 3 e 4), e a despeito de testes de hipótese significativos, considerou-se conveniente calcular os coeficientes de variação das médias (Tabela 7), os quais variaram de



4,7% (47 linhagens, geração 12) a 9,5% (50 linhagens, geração 11). Nas gerações 14 a 16 os coeficientes de variação das mesmas médias foram mais homogêneos (6,3% a 7,1%). Também, o tempo de emergência de imagos foi o mesmo nestas gerações, isto é, 11,2 dias ($F=0,03$; $P>0,05$).

Tabela 3. Número total ($\bar{X} \pm S$), de fêmeas, machos e imagos, de 50 linhagens, por geração (F para homogeneidade das médias; χ^2 para homogeneidade das variâncias; **: $P<0,01$).

Geração	Fêmeas	Machos	Imagos
1	127 $\pm$ 44	125 $\pm$ 43	252 $\pm$ 84
2	84 $\pm$ 40	84 $\pm$ 35	167 $\pm$ 74
3	37 $\pm$ 24	35 $\pm$ 20	72 $\pm$ 43
4	47 $\pm$ 32	42 $\pm$ 33	89 $\pm$ 64
5	53 $\pm$ 40	51 $\pm$ 38	103 $\pm$ 77
6	59 $\pm$ 38	57 $\pm$ 35	116 $\pm$ 71
7	64 $\pm$ 36	61 $\pm$ 25	124 $\pm$ 59
8	54 $\pm$ 42	46 $\pm$ 28	100 $\pm$ 67
9	55 $\pm$ 42	50 $\pm$ 33	106 $\pm$ 72
10	61 $\pm$ 43	55 $\pm$ 35	116 $\pm$ 74
11	57 $\pm$ 34	54 $\pm$ 35	111 $\pm$ 60
12	57 $\pm$ 33	53 $\pm$ 33	110 $\pm$ 64
13	62 $\pm$ 37	56 $\pm$ 36	119 $\pm$ 74
F (12;427)	16,82**	23,22**	21,00**
χ^2 (12)	27,84**	38,74**	26,95**

Tabela 3. Número total ($\bar{X} \pm S$), de fêmeas, machos e imagos, de 50 linhagens, por geração (F para homogeneidade das médias; χ^2 para homogeneidade das variâncias; **: $P < 0,01$).

Geração	Machos	Fêmeas	Machos	Imagos
1	127 ± 44	125 ± 43	252 ± 84	
2	84 ± 40	84 ± 35	169 ± 74	
3	37 ± 24	35 ± 20	72 ± 43	
4	47 ± 32	42 ± 33	89 ± 64	
5	53 ± 40	51 ± 38	103 ± 77	
6	59 ± 38	57 ± 35	116 ± 71	
7	64 ± 36	61 ± 25	124 ± 59	
8	54 ± 42	46 ± 28	100 ± 67	
9	55 ± 42	50 ± 33	106 ± 72	
10	61 ± 43	55 ± 35	116 ± 74	
11	57 ± 34	54 ± 35	111 ± 68	
12	57 ± 33	53 ± 33	110 ± 64	
13	62 ± 39	56 ± 36	119 ± 74	
F(12;637)	16,82**	23,22**	21,00**	
$\chi^2(12)$	27,84**	38,74**	26,95**	

Tabela 3. Número total ($\bar{X} \pm S$), de fêmeas, machos e imagos, de 47 linhagens, por geração (F para homogeneidade das médias;

Tabela 4. Números ($\bar{X} \pm S$), absolutos e relativos (%), de fêmeas, machos e imagos na primeira contagem, de 50 linhagens, por geração (F para homogeneidade das médias; χ^2 para homogeneidade das variâncias; **: $P < 0,01$).

Geração	Absolutos			Relativos		
	Fêmeas	Machos	Imagos	Fêmeas	Machos	Imagos
1	50±24	48±22	98±43	39,9±13,9	40,1±14,9	40,0±13,0
2	39±20	37±19	76±37	50,6±19,0	46,8±19,7	48,2±18,0
3	22±13	20±11	43±23	67,3±19,8	62,2±20,6	64,7±19,1
4	25±16	20±13	45±28	59,8±24,6	55,1±23,8	57,4±23,0
5	24±15	25±18	49±32	54,8±24,7	55,3±23,0	55,1±23,5
6	27±17	24±16	51±32	51,7±23,7	46,7±23,6	49,1±22,8
7	27±14	25±13	52±26	46,3±19,5	43,4±18,9	44,9±18,2
8	26±16	22±13	48±27	53,5±17,5	51,6±19,0	52,7±17,5
9	26±18	23±17	49±33	51,5±21,3	50,7±24,3	51,3±21,9
10	25±15	21±14	46±26	47,4±20,8	43,2±19,3	45,5±18,4
11	26±18	22±16	48±32	47,2±20,7	45,4±20,1	46,5±19,4
12	30±16	25±15	56±30	58,6±20,7	51,9±20,4	55,3±19,4
13	28±15	26±16	54±30	50,8±17,5	50,3±18,2	50,5±16,6
F(12;637)	10,01**	12,68**	12,34**	5,72**	4,27**	5,33**
χ^2 (12)	32,76**	41,17**	32,60**	26,68**	20,12	28,07**

χ^2 (3)

2,16

5,18

3,36

Tabela 5. Número total ($\bar{X} \pm S$), de fêmeas, machos e imagos, de 47 linhagens, por geração (F para homogeneidade das médias; χ^2 para homogeneidade das variâncias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Geração	Fêmeas	Machos	Imagos
1	131 $\pm$ 42	128 $\pm$ 41	259 $\pm$ 80
2	86 $\pm$ 40	85 $\pm$ 35	171 $\pm$ 73
3	37 $\pm$ 25	36 $\pm$ 20	74 $\pm$ 44
4	48 $\pm$ 33	43 $\pm$ 34	90 $\pm$ 65
5	55 $\pm$ 41	52 $\pm$ 39	107 $\pm$ 78
6	61 $\pm$ 38	59 $\pm$ 36	120 $\pm$ 72
7	66 $\pm$ 36	62 $\pm$ 25	128 $\pm$ 59
8	55 $\pm$ 43	47 $\pm$ 28	102 $\pm$ 68
9	57 $\pm$ 42	51 $\pm$ 34	108 $\pm$ 73
10	62 $\pm$ 43	56 $\pm$ 35	118 $\pm$ 75
11	59 $\pm$ 34	56 $\pm$ 35	115 $\pm$ 67
12	60 $\pm$ 32	56 $\pm$ 32	116 $\pm$ 61
13	66 $\pm$ 38	59 $\pm$ 35	125 $\pm$ 71
F(12;598)	16,90**	22,95**	21,00**
χ^2 (12)	23,58*	34,79**	23,01*
14	158 $\pm$ 98	144 $\pm$ 103	302 $\pm$ 197
15	153 $\pm$ 82	140 $\pm$ 77	293 $\pm$ 157
16	176 $\pm$ 81	163 $\pm$ 78	339 $\pm$ 154
F(2;138)	0,87	0,93	0,95
χ^2 (3)	2,16	5,18	3,56

Tabela 6. Números ($\bar{X} \pm S$), absolutos e relativos (%), de fêmeas, machos e imagos na primeira contagem, de 47 linhagens, por geração (F para homogeneidade das médias; χ^2 para homogeneidade das variâncias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Geração	Absolutos			Relativos		
	Fêmeas	Machos	Imagos	Fêmeas	Machos	Imagos
1	52±23	48±22	100±42	40,3±13,9	38,8±14,4	39,6±13,2
2	40±20	37±18	77±36	50,2±19,0	47,3±20,0	48,5±18,3
3	23±13	21±11	43±23	67,0±19,8	61,6±20,9	64,2±19,1
4	25±16	20±13	45±28	58,9±24,9	55,4±24,4	56,9±23,6
5	25±16	25±18	50±32	53,8±24,3	54,9±22,8	54,5±23,2
6	28±18	25±16	53±32	51,7±23,6	46,5±23,0	49,0±22,5
7	28±14	26±13	54±26	46,7±19,9	43,4±19,2	45,0±18,6
8	27±15	22±13	49±27	54,2±17,6	51,9±19,5	53,2±17,8
9	27±18	24±17	50±33	51,6±21,1	51,4±24,4	51,7±21,9
10	26±15	22±14	48±26	47,9±21,2	43,9±19,4	46,1±18,6
11	27±18	23±15	50±33	48,3±20,9	45,6±19,6	47,0±19,6
12	32±16	27±15	59±27	57,4±20,7	52,4±20,9	55,0±20,0
13	30±15	28±15	57±28	50,0±17,2	49,5±17,1	49,7±15,9
F(12;598)	10,23**	11,84**	12,09**	4,77**	4,05**	4,66**
χ^2 (12)	27,36**	36,99**	30,06**	24,97*	21,60*	26,01*
14	63±41	58±40	121±77	43,5±14,7	45,1±18,5	44,1±15,8
15	72±45	62±40	134±84	50,6±21,6	46,8±20,6	48,9±20,7
16	84±44	74±39	159±80	49,9±16,8	47,7±17,1	48,8±16,5
F(2;138)	2,84	2,16	2,63	2,21	0,24	1,10
χ^2 (2)	0,42	0,03	0,34	7,13*	1,60	4,00

Tabela 7. Tempo, em dias ($\bar{X} \pm S$), para emergência de imagos na primeira contagem, de 47 e 50 linhagens, por geração (F para homogeneidade das médias; χ^2 para homogeneidade das variâncias; CV: coeficiente de variação, *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Geração	N = 47	CV	N = 50	CV
1	11,8 $\pm$ 0,9	7,6	11,8 $\pm$ 0,9	7,6
2	12,1 $\pm$ 0,8	6,5	12,1 $\pm$ 0,8	6,7
3	13,0 $\pm$ 0,8	6,5	13,0 $\pm$ 0,8	6,5
4	13,0 $\pm$ 0,8	6,2	12,9 $\pm$ 0,9	6,9
5	12,2 $\pm$ 0,8	6,2	12,2 $\pm$ 0,8	6,5
6	11,5 $\pm$ 0,9	7,9	11,5 $\pm$ 0,9	7,9
7	11,1 $\pm$ 0,8	6,7	11,1 $\pm$ 0,7	6,7
8	11,2 $\pm$ 0,6	5,8	11,1 $\pm$ 0,6	5,7
9	11,4 $\pm$ 0,8	6,6	11,4 $\pm$ 0,8	6,6
10	11,1 $\pm$ 0,7	6,5	11,1 $\pm$ 0,8	6,9
11	11,0 $\pm$ 0,9	8,3	11,1 $\pm$ 1,1	9,5
12	11,0 $\pm$ 0,5	4,7	11,1 $\pm$ 0,6	5,2
13	11,1 $\pm$ 0,8	7,3	11,2 $\pm$ 0,8	7,3
F(12;598)	37,98**	F(12;637)	36,92**	
χ^2 (12)	22,88*		21,03*	
14	11,2 $\pm$ 0,8	7,1		
15	11,2 $\pm$ 0,7	6,6		
16	11,2 $\pm$ 0,7	6,3		
F(2;138)	0,03			
χ^2 (2)	0,67			

b. Análises de correlação e de regressão

Para avaliar associações entre as 10 variáveis estudadas, foram feitas análises de correlação simples entre as médias das 13 gerações e também entre as respectivas variâncias, de 15 pares de variáveis, para 50 e para 47 linhagens. A Tabela 8 mostra os resultados referentes às médias. Do total de 30 análises feitas, apenas cinco foram não-significativas, sendo três delas em relação às 50 linhagens. Quatro das cinco correlações não-significativas incluem a variável tempo para emergência de imagos na primeira contagem. A quinta correlação não-significativa refere-se ao par **NH1CavsNH1Cr** (50 linhagens). São muito pequenas as diferenças dos valores de r referentes às 50 e às 47 linhagens e, na sua maioria, as correlações, positivas ou negativas, considerando-se o baixo número de graus de liberdade, são fortes ou quase perfeitas. Excluídas as que envolvem o tempo de emergência, das 12 restantes, seis são superiores a 0,9. As Figuras 2 e 3 mostram graficamente nove destas correlações.

Na Tabela 9 estão os valores de r , das correlações entre as variâncias. Das 30 realizadas, apenas 10 foram significativas, e estas, todas positivas. Como no caso das médias, considerar-se 47 ou 50 linhagens não altera os resultados das análises feitas. É interessante ressaltar que os valores de r para as associações **NMTvsNH1Ca** e **NITvsNI1Ca** foram altamente significativos ($P < 0,01$), enquanto as variáveis do par **NFTvsNF1Ca** não apresentaram correlação. Três outras associações cujos valores de r foram significativos, tanto em 50 quanto em 47 linhagens, são **NFTvsNMT**, **NF1CavsNH1Ca** e **NF1CrvsNH1Cr**, revelando associação positiva entre as variâncias desses parâmetros. As Figuras 4 e 5 mostram graficamente seis destas correlações. A fim de avaliar o grau de associação entre as correlações de médias e as correlações de variâncias, foi feita uma análise de correlação simples entre os respectivos valores de r . Os coeficientes obtidos foram altamente significativos para as 50 ($r=0,935$; $t=8,74$; $P < 0,01$) e para as 47 linhagens ($r=0,872$; $t=5,91$; $P < 0,01$). Essas correlações positivas, quase perfeitas, indicam a existência de proporcionalidade entre estas duas estatísticas, referentes uma à tendência central e ou-

tra à dispersão. Todavia, o exame da representação gráfica destas correlações (Figura 6) mostra que correlações negativas fortes entre médias estão associadas a ausência de correlação entre as respectivas variâncias. Na verdade, médias e variâncias variam diferentemente nas diferentes variáveis estudadas. Dos 15 pontos representados, os seis superiores correspondem a pares de variáveis cujas médias e variâncias estão positivamente correlacionadas (**NMTvsNH1Ca**, **NITvsNI1Ca**, **NFTvsNMT**, **NF1CavsNH1Ca**, **NF1CrvsNH1Cr**), exceto o par **NFTvsNF1Ca** que apresenta r , relativo a variâncias, não-significativo ($t=1,94$). Do grupo formado pelos seis pontos inferiores, cinco (**NFTvsNF1Cr**, **NF1CavsNF1Cr**, **NMTvsNH1Cr**, **NITvsNI1Cr**, **NI1CavsNI1Cr**) correspondem a valores de r das médias negativos e significativos, mas os respectivos valores das variâncias não são significativos. Os três pontos centrais correspondem aos pares de variáveis referentes ao tempo para emergência de imagos na primeira contagem, cujas médias, com exceção do par **TEI1CvsNI1Cr**, e as variâncias não apresentam correlação.

A fim de avaliar as variações das médias e das variâncias, de cada variável estudada, das 50 linhagens no decorrer das 13 primeiras gerações, foi realizada análise de regressão linear simples (Tabela 10). A significância de b foi testada por análise de variância e os valores de $F(1;11)$ foram todos menores que 4,84 ($P=0,05$), exceto o da regressão das médias do tempo para emergência de imagos na primeira contagem (Figura 7), cujo valor de F foi altamente significativo ($F=13,42$; $P<0,01$), indicando um decréscimo do tempo de desenvolvimento. A não-significância das regressões é indicativa de que, ao longo das gerações não ocorreu, para o conjunto das linhagens, uma tendência para aumento ou redução, tanto das médias como das variâncias, de praticamente todas as variáveis estudadas, o que se verifica nas Tabelas 3 a 7. As equações de regressão para as 47 linhagens apresentaram resultados semelhantes aos das 50.

Tabela 8. Correlações entre médias de 50 e de 47 linhagens, em 13 gerações (*t* para significância de *r*; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Variáveis		N = 50		N = 47	
		r	t(11)	r	t(11)
NFT	vs NF1Ca	0,967	12,09**	0,967	12,09**
NFT	vs NF1Cr	-0,749	3,74**	-0,774	4,07**
NF1Ca	vs NF1Cr	-0,591	2,46*	-0,618	2,58*
NMT	vs NM1Ca	0,973	13,90**	0,973	13,90**
NMT	vs NM1Cr	-0,697	3,17**	-0,759	3,80**
NM1Ca	vs NM1Cr	-0,537	2,15	-0,653	2,84*
NIT	vs NI1Ca	0,972	13,88**	0,977	16,28**
NIT	vs NI1Cr	-0,742	3,71**	-0,767	4,04**
NI1Ca	vs NI1Cr	-0,587	2,44*	-0,638	2,77*
NFT	vs NMT	0,996	33,20**	0,996	33,20**
NF1Ca	vs NM1Ca	0,979	16,32**	0,982	16,37**
NF1Cr	vs NM1Cr	0,947	9,47**	0,872	5,81**
TEI1C	vs NIT	-0,149	0,50	-0,145	0,48
TEI1C	vs NI1Ca	-0,022	0,07	-0,061	0,20
TEI1C	vs NI1Cr	0,628	2,73*	0,575	2,30*

(símbolos como na página 19)

Figura 2. Correlações entre médias do número total e na primeira contagem, absoluto e relativo, de fêmeas, machos e imagos, de 50 linhagens, em 13 gerações.

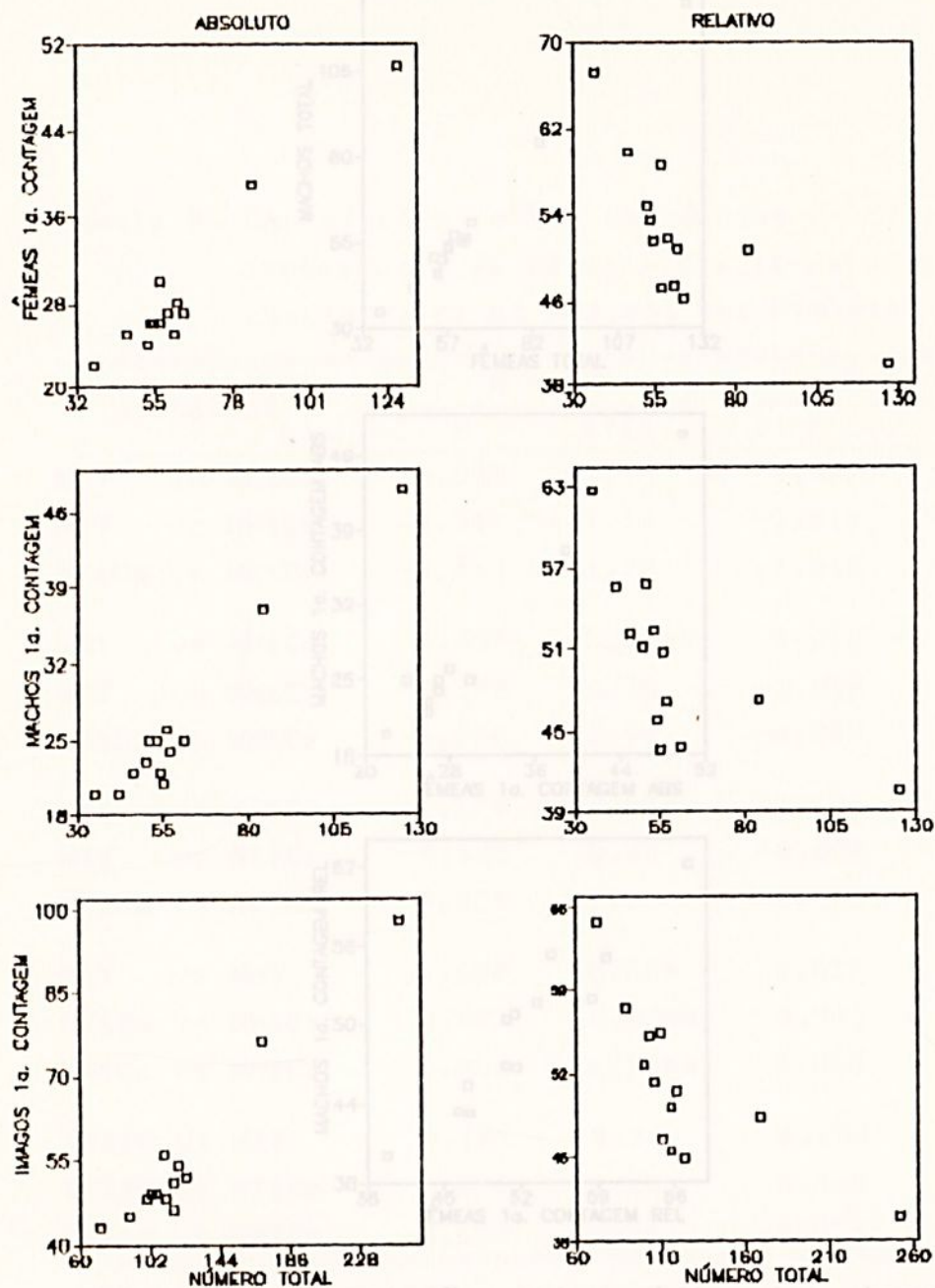


Figura 2. Correlações entre médias do número total e na primeira contagem, absoluto e relativo, de fêmeas, machos e imagos, de 50 linhagens, em 13 gerações.

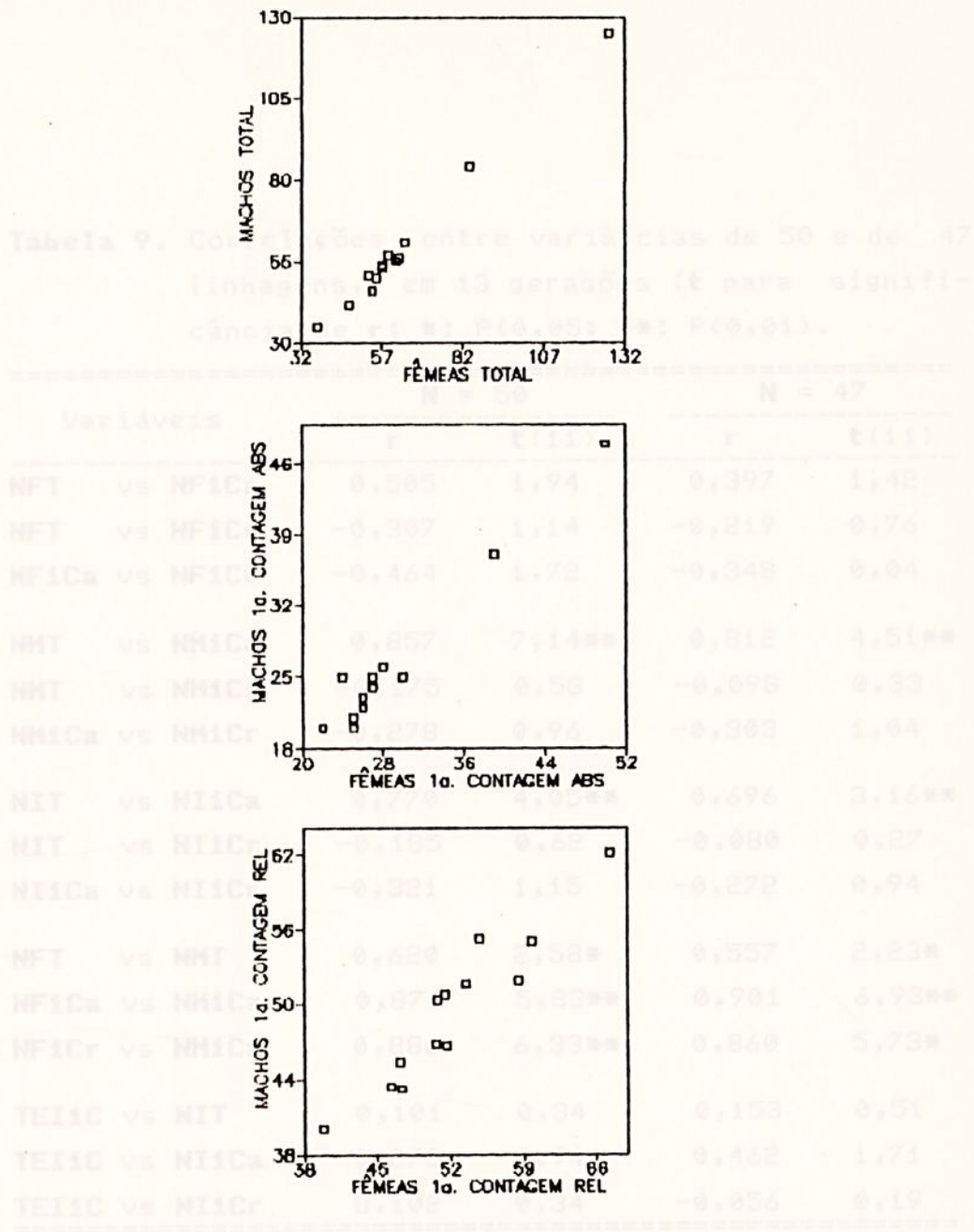


Figura 3. Correlações entre médias dos números de fêmeas e de machos, total e na primeira contagem, absoluto e relativo, de 50 linhagens, em 13 gerações.

Tabela 9. Correlações entre variâncias de 50 e de 47 linhagens, em 13 gerações (t para significância de r ; *: $P(0,05)$; **: $P(0,01)$).

Variáveis		N = 50		N = 47	
		r	t(11)	r	t(11)
NFT	vs NF1Ca	0,505	1,94	0,397	1,42
NFT	vs NF1Cr	-0,307	1,14	-0,219	0,76
NF1Ca	vs NF1Cr	-0,464	1,72	-0,348	0,04
NMT	vs NM1Ca	0,857	7,14**	0,812	4,51**
NMT	vs NM1Cr	-0,175	0,58	-0,098	0,33
NM1Ca	vs NM1Cr	-0,278	0,96	-0,303	1,04
NIT	vs NI1Ca	0,770	4,05**	0,696	3,16**
NIT	vs NI1Cr	-0,185	0,62	-0,080	0,27
NI1Ca	vs NI1Cr	-0,321	1,15	-0,272	0,94
NFT	vs NMT	0,620	2,58*	0,557	2,23*
NF1Ca	vs NM1Ca	0,874	5,83**	0,901	6,93**
NF1Cr	vs NM1Cr	0,886	6,33**	0,860	5,73*
TEI1C	vs NIT	0,101	0,34	0,153	0,51
TEI1C	vs NI1Ca	0,272	0,94	0,462	1,71
TEI1C	vs NI1Cr	0,102	0,34	-0,056	0,19

(símbolos como na página 19) variâncias das médias do número total e na primeira contagem absoluto, de fêmeas, machos e imagos, de 50 linhagens, em 13 gerações.

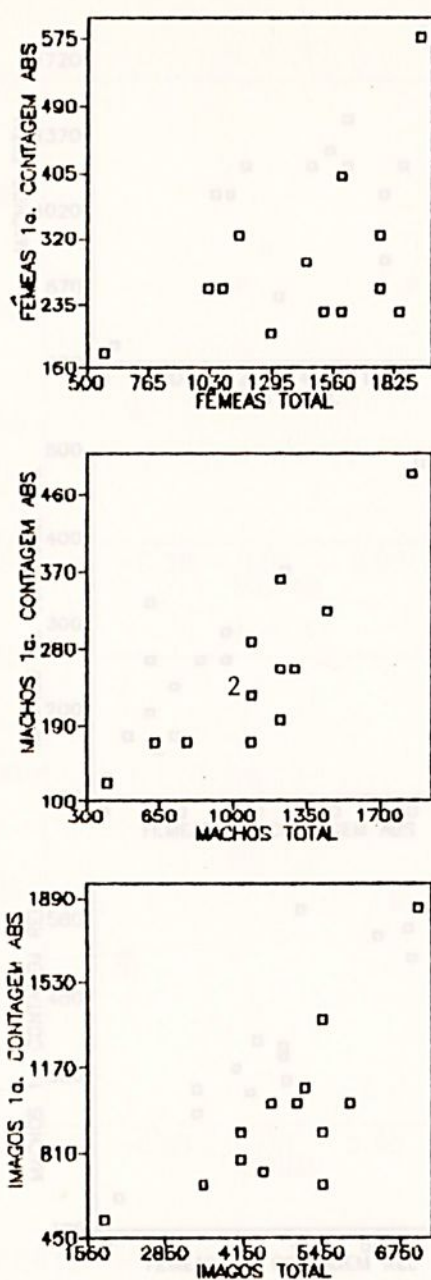


Figura 4. Correlações entre variâncias das médias do número total e na primeira contagem absoluto, de fêmeas, machos e imagos, de 50 linhagens, em 13 gerações.

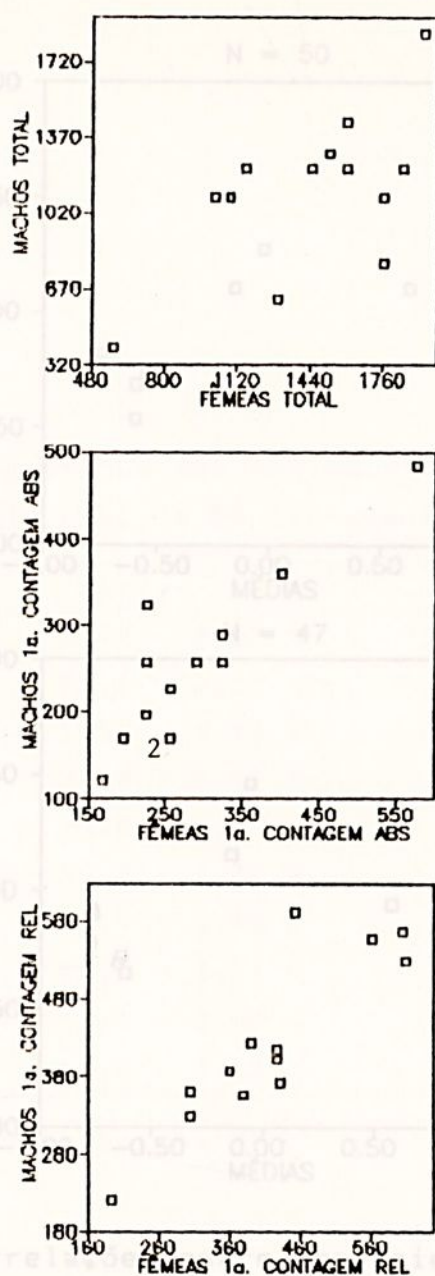


Figura 5. Correlações entre variâncias das médias dos números de fêmeas e de machos, total e na primeira contagem, absoluto e relativo, de 50 linhagens, em 13 gerações.

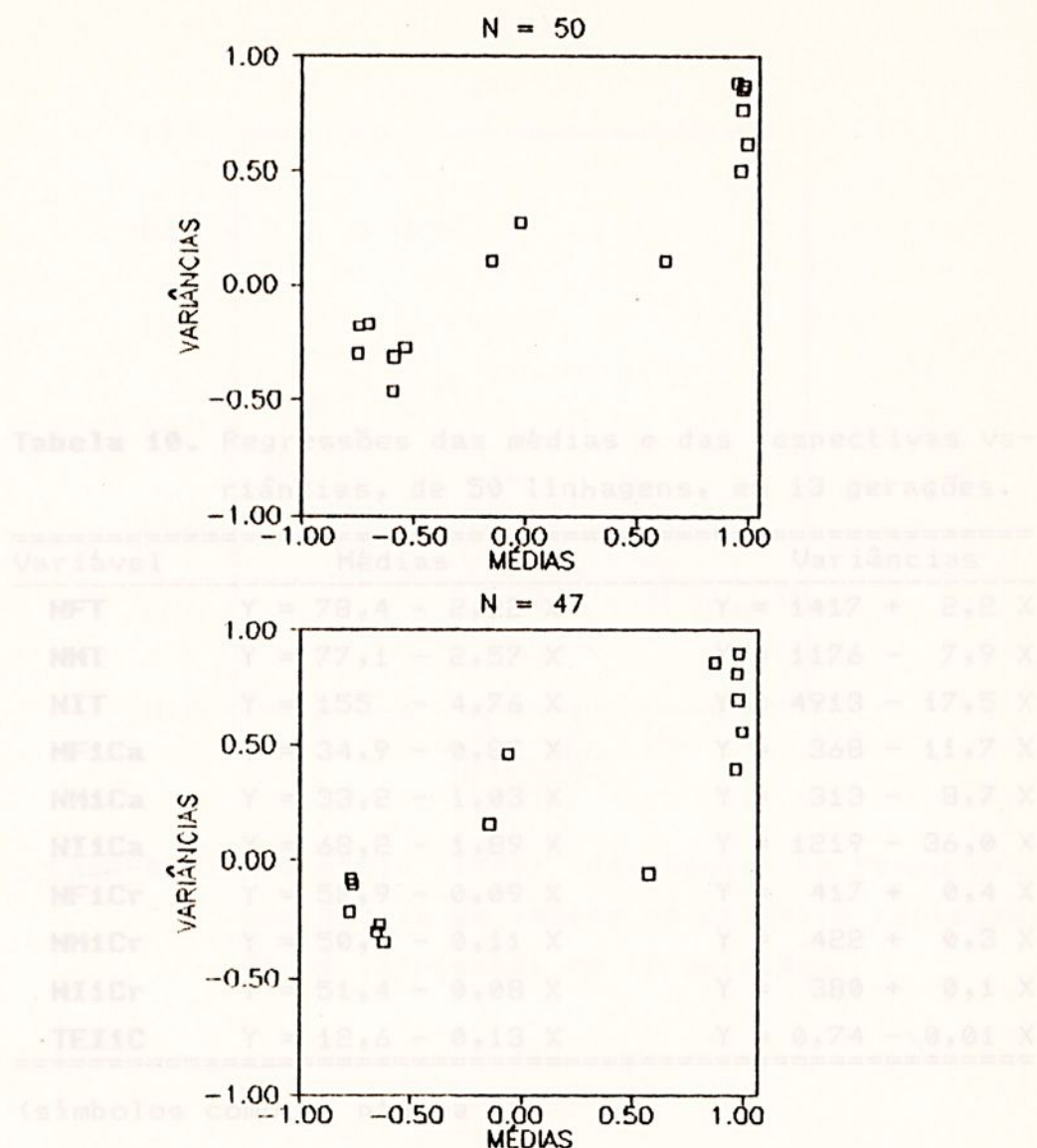


Figura 6. Correlações entre coeficientes de correlação de médias e de variâncias, de 50 e de 47 linhagens, em 13 gerações.

Tabela 10. Regressões das médias e das respectivas variâncias, de 50 linhagens, em 13 gerações.

Variável	Médias	Variâncias
NFT	$Y = 78,4 - 2,22 X$	$Y = 1417 + 2,2 X$
NMT	$Y = 77,1 - 2,57 X$	$Y = 1176 - 7,9 X$
NIT	$Y = 155 - 4,76 X$	$Y = 4913 - 17,5 X$
NF1Ca	$Y = 34,9 - 0,87 X$	$Y = 368 - 11,7 X$
NM1Ca	$Y = 33,2 - 1,03 X$	$Y = 313 - 8,7 X$
NI1Ca	$Y = 68,2 - 1,89 X$	$Y = 1219 - 36,0 X$
NF1Cr	$Y = 52,9 - 0,09 X$	$Y = 417 + 0,4 X$
NM1Cr	$Y = 50,2 - 0,11 X$	$Y = 422 + 0,3 X$
NI1Cr	$Y = 51,4 - 0,08 X$	$Y = 380 + 0,1 X$
TEI1C	$Y = 12,6 - 0,13 X$	$Y = 0,74 - 0,01 X$

(símbolos como na página 19)

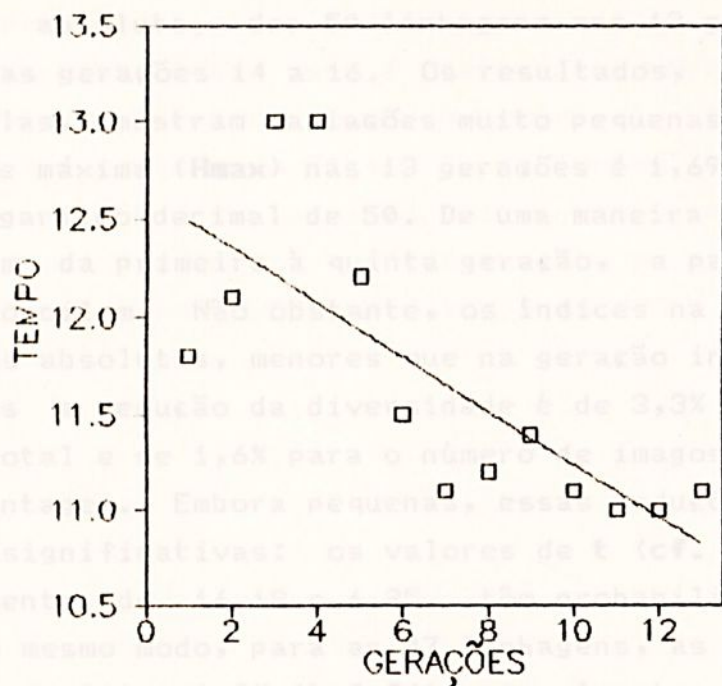


Figura 7. Regressão linear das médias do tempo para emergência de imagos na primeira contagem, de 50 linhagens, em 13 gerações.

Assim, enquanto os efeitos de interação entre as linhagens e as gerações foram significativos, os efeitos de interação entre as linhagens e as contagens foram não significativos. Isso indica que a emergência de imagos é influenciada pelas linhagens e pelas gerações, mas não pelas contagens.

Foram feitas análises de regressão linear para verificar a tendência de emergência de imagos em função das gerações e das contagens. A análise de regressão linear para as gerações mostrou uma tendência negativa, ou seja, a emergência de imagos diminui com o aumento das gerações. Já a análise de regressão linear para as contagens mostrou uma tendência positiva, ou seja, a emergência de imagos aumenta com o aumento das contagens.

foram todos c. Índices de diversidade. exceto a correspondente à variável. As Tabelas 11 e 12 apresentam os valores obtidos para o cálculo do índice de diversidade de Shannon (H , cf. ZAR, 1974), utilizado como uma forma de avaliar a diversidade dos números de imagos, fêmeas e machos, total e na primeira contagem absoluto, das 50 linhagens nas 13 gerações e das 47, também nas gerações 14 a 16. Os resultados, como se verifica nas tabelas, mostram variações muito pequenas. O índice de diversidade máxima (H_{max}) nas 13 gerações é 1,699, que corresponde ao logaritmo decimal de 50. De uma maneira geral, os índices decrescem da primeira à quinta geração, a partir da qual os valores oscilam. Não obstante, os índices na 13a. geração são, em termos absolutos, menores que na geração inicial: para as 50 linhagens a redução da diversidade é de 3,3% para o número de imagos total e de 1,6% para o número de imagos absoluto da primeira contagem. Embora pequenas, essas reduções são estatisticamente significativas: os valores de t (cf. ZAR, 1974), respectivamente de 16,18 e 6,25, têm probabilidade inferior a 0,01. Do mesmo modo, para as 47 linhagens, as reduções foram de 2,8% ($t=14,01$) e 1,0% ($t=3,24$), igualmente significativas ao nível de um por cento. Isto significa que da 1a. para a 13a. gerações as linhagens tornaram-se mais uniformes quanto ao tamanho de suas progênies.

Entretanto, consideradas as 47 linhagens apenas nas três últimas gerações, observa-se um aumento da diversidade, tanto em relação ao número total de imagos (1,7%) quanto ao número absoluto na primeira contagem (1,3%). Ambos os aumentos são estatisticamente significativos, com valores de t respectivamente de 10,36 e 94,56 ($P<0,01$).

Assim, enquanto feitos os cruzamentos com quatro casais, ocorreu redução da diversidade, mas o aumento do número de casais, para 20, promoveu aumento da diversidade em apenas três gerações.

Foram feitas análises de regressão linear simples como forma de verificar tendências nas variações dos índices de diversidade no decorrer das 13 gerações, para 50 e 47 linhagens (Tabela 13). A significância de b de todas as regressões foi testada por análise de variância e os valores $F(1;11)$ obtidos



foram todos menores que 4,84 ($P=0,05$), exceto o correspondente à variável **NH1Ca** das 50 linhagens ($F=5,14$; $P<0,05$), representado na Figura 8. A não-significância da inclinação das retas, embora todas negativas, indica que a perda de diversidade do conjunto das linhagens ao longo das gerações pode ser considerada desprezível, pois tanto a potencial, que corresponde aos índices apresentados, como a realizada ($J=H/H_{\max}$), mantiveram-se com valores próximos do máximo possível. Conquanto significativa, a regressão da Figura 8, os pontos observados apresentaram-se, quase todos, afastados da reta, a maioria com grande afastamento, indicando não ajustamento da variável a uma regressão linear ($r=0,523$; $t=2,04$; $P>0,05$).

Geração	Imagos		Fêmeas		Machos	
	HT	N1Ca	HT	N1Ca	HT	N1Ca
1	1,674	1,659	1,672	1,639	1,674	1,632
2	1,653	1,647	1,645	1,643	1,657	1,644
3	1,629	1,643	1,617	1,635	1,634	1,641
4	1,602	1,621	1,606	1,614	1,585	1,612
5	1,592	1,616	1,599	1,618	1,596	1,602
6	1,623	1,617	1,617	1,612	1,622	1,608
7	1,632	1,643	1,640	1,639	1,659	1,634
8	1,618	1,635	1,603	1,629	1,628	1,628
9	1,647	1,607	1,592	1,600	1,610	1,600
10	1,614	1,600	1,602	1,619	1,615	1,614
11	1,618	1,605	1,618	1,595	1,611	1,603
12	1,620	1,634	1,627	1,634	1,619	1,619
13	1,619	1,643	1,616	1,635	1,615	1,619

Tabela 12. Índices de diversidade para número total

Tabela 11. Índices de diversidade para número total (NT) e absoluto na primeira contagem (N1Ca), de imagos, fêmeas e machos, de 50 linhagens, em 13 gerações.

Geração	Imagos		Fêmeas		Machos	
	NT	N1Ca	NT	N1Ca	NT	N1Ca
1	1,674	1,659	1,672	1,650	1,674	1,652
2	1,653	1,647	1,645	1,643	1,657	1,644
3	1,629	1,643	1,617	1,635	1,634	1,641
4	1,602	1,621	1,606	1,614	1,585	1,612
5	1,592	1,616	1,589	1,618	1,590	1,602
6	1,623	1,617	1,617	1,612	1,622	1,608
7	1,652	1,643	1,640	1,639	1,659	1,634
8	1,618	1,635	1,603	1,629	1,628	1,628
9	1,607	1,607	1,592	1,600	1,610	1,600
10	1,614	1,628	1,602	1,619	1,615	1,614
11	1,618	1,605	1,618	1,595	1,611	1,603
12	1,628	1,634	1,627	1,634	1,619	1,619
13	1,619	1,633	1,616	1,635	1,615	1,619

Tabela 12. Índices de diversidade para número total (NT) e absoluto na primeira contagem (N1Ca) de imagos, fêmeas e machos, de 47 linhagens, em 13 gerações.

Geração	Imagos		Fêmeas		Machos	
	NT	N1Ca	NT	N1Ca	NT	N1Ca
1	1,652	1,635	1,650	1,630	1,651	1,625
2	1,629	1,623	1,621	1,619	1,632	1,620
3	1,604	1,616	1,590	1,606	1,610	1,615
4	1,575	1,592	1,578	1,584	1,558	1,585
5	1,569	1,590	1,568	1,593	1,565	1,576
6	1,599	1,592	1,592	1,587	1,598	1,583
7	1,627	1,618	1,614	1,614	1,634	1,608
8	1,592	1,611	1,577	1,607	1,597	1,602
9	1,579	1,582	1,564	1,572	1,582	1,572
10	1,589	1,605	1,577	1,595	1,589	1,590
11	1,598	1,587	1,599	1,578	1,589	1,584
12	1,616	1,620	1,616	1,619	1,607	1,608
13	1,607	1,620	1,604	1,620	1,603	1,607
14	1,602	1,599	1,604	1,600	1,590	1,588
15	1,615	1,600	1,615	1,600	1,610	1,592
16	1,629	1,620	1,627	1,617	1,625	1,616

Tabela 13. Regressões dos índices de diversidade para número total e absoluto na primeira contagem de fêmeas, machos e imagos, de 50 e de 47 linhagens, em 13 gerações.

Variável	N = 50	N = 47
NFT	$Y = 1,64 - 0,002 X$	$Y = 1,61 - 0,002 X$
NMT	$Y = 1,64 - 0,003 X$	$Y = 1,62 - 0,002 X$
NIT	$Y = 1,64 - 0,002 X$	$Y = 1,61 - 0,002 X$
NF1Ca	$Y = 1,64 - 0,002 X$	$Y = 1,61 - 0,001 X$
NM1Ca	$Y = 1,64 - 0,002 X$	$Y = 1,61 - 0,001 X$
NI1Ca	$Y = 1,64 - 0,002 X$	$Y = 1,61 - 0,001 X$

(símbolos como na página 19)

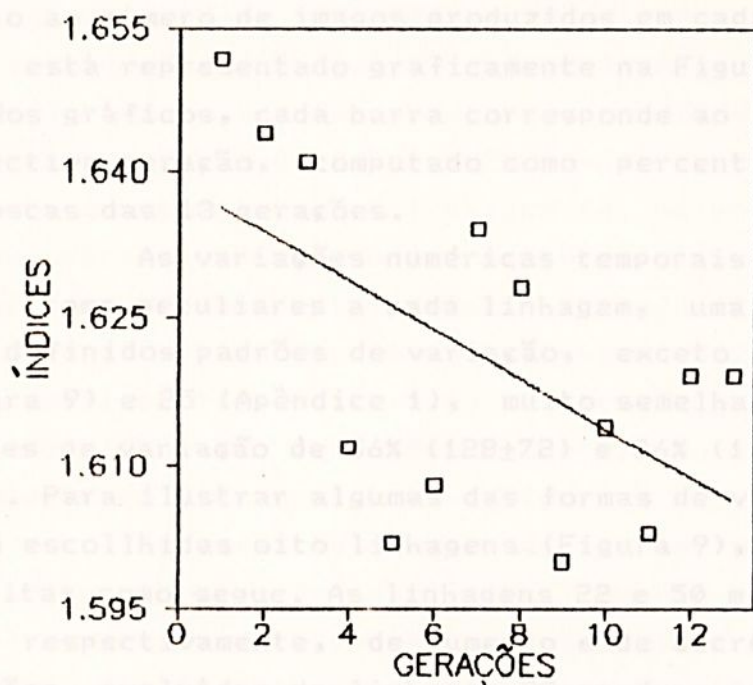


Figura 8. Regressão linear dos índices de diversidade do número de machos na primeira contagem, absoluto, de 50 linhagens, em 13 gerações.

III.2. As linhagens

As linhagens foram estudadas quanto às variações temporais e quanto às 10 variáveis.

a. Variações temporais

As 50 linhagens foram estudadas individualmente quanto ao número de imagos produzidos em cada geração. Este estudo está representado graficamente na Figura 9 e no Apêndice 1. Nos gráficos, cada barra corresponde ao número de moscas na respectiva geração, computado como percentual do número total de moscas das 13 gerações.

As variações numéricas temporais podem ser consideradas como peculiares a cada linhagem, uma vez que não podem ser definidos padrões de variação, exceto pelas linhagens 2 (Figura 9) e 25 (Apêndice 1), muito semelhantes mas com coeficientes de variação de 56% (128 ± 72) e 36% (133 ± 48), respectivamente. Para ilustrar algumas das formas de variação observadas, foram escolhidas oito linhagens (Figura 9), as quais podem ser descritas como segue. As linhagens 22 e 50 mostram uma tendência, respectivamente, de aumento e de decréscimo ao longo das gerações, excluídas da linhagem 22 as duas primeiras. As linhagens 32 e 37 apresentam valores altos nas duas primeiras gerações e "uniformes" da 3a. em diante, mais na linhagem 32 que na 37, a qual quase se extinguiu nas gerações 7 e 9, com 9 e 12 moscas, respectivamente. A linhagem 9 caracteriza-se por apresentar variações numéricas pequenas nas 13 gerações, o oposto ocorrendo com a linhagem 45. As linhagens 2 e 46 são as únicas com variações "regulares", como fica evidente pela simetria na linhagem 46 em relação à 7a. geração e o feitiço normal da distribuição da linhagem 2 nas gerações 4 a 12.

A Figura 10 corresponde à correlação entre as médias e respectivas variâncias das 13 gerações de cada linhagem, cujo valor de r é altamente significativo ($r=0,613$; $t=5,38$; $P<0,01$). Todavia, a correlação é longe de ser perfeita, tendo em vista o alto número de graus de liberdade (48) e como se verifica pelo exame da figura e do Apêndice 2. As duas maiores médias são 219 ± 104 (linhagem 28) e 218 ± 89 (linhagem 34); entretanto a variância da segunda (7921) é cerca de três quartos da primeira (10816). Com variâncias compreendidas entre esses



limites, encontram-se nove linhagens (6, 15, 18, 27, 35, 36, 37, 45 e 46); as médias dessas linhagens, todavia, variam de 100 ± 93 (linhagem 46) a 156 ± 90 (linhagem 35) e as variâncias de 8100 (linhagem 35) a 10404 (linhagem 37: 108 ± 102). Por outro lado, as linhagens 14 (170 ± 121) e 23 (163 ± 112) apresentam as maiores variâncias, de 14641 e 12544, respectivamente. Com médias aproximadamente iguais, há as linhagens 17 (164 ± 77) e 31 (169 ± 69), mas a variância da primeira (5929) é cerca de metade da correspondente à linhagem 23 e a da segunda (4761) é cerca de um terço da relativa à linhagem 14. Há pois médias semelhantes que apresentam variâncias muito diversas, do mesmo modo que há variâncias semelhantes relativas a médias muito diversas. As médias e as variâncias são o reflexo da diversidade das variações numéricas temporais, nas 13 gerações, de cada linhagem e da diversidade das variações temporais do conjunto das 50 linhagens, como fica evidente na Figura 9 e no Apêndice 1.

(Figura 10) As variações temporais também foram consideradas em relação ao tamanho das progênes, quanto ao número de imagos (total e na primeira contagem, absoluto e relativo), para o conjunto das 50 linhagens em 13 gerações (Figuras 11 a 13) e das 47 em três gerações (Figura 14). Nos gráficos, cada barra corresponde ao número de linhagens (em %) cujas progênes têm o tamanho indicado em abscissa, sendo cada valor o centro da classe, exceto os últimos do número total (Figuras 11 e 14) e na primeira contagem absoluto (Figuras 12 e 14), os quais correspondem a valores maiores que 250, 100, 1000 e 400, respectivamente.

Quanto ao número total de imagos, para 50 linhagens (Figura 11), verifica-se: a) na primeira geração as frequências aumentam, de progênes menores para maiores, situação que se inverte a partir da 3a. geração até a 7a., nesta porém com as menores progênes na menor frequência; b) da 8a. à 13a. gerações, a distribuição das frequências assemelha-se a uma normal assimétrica negativa, predominando as progênes menos numerosas.

Quanto ao número absoluto de imagos na primeira contagem, também para 50 linhagens (Figura 12), verifica-se: a) a situação é semelhante à do número total de imagos, na 1a. e



3a. gerações, refletindo um aumento no tempo de desenvolvimento; b) da 4a. à 12a. gerações parece configurar-se uma tendência à "normalização" da distribuição das frequências, também com uma assimetria negativa, a qual se deforma na 13a. geração.

Quanto ao número relativo de imagos na primeira contagem, ainda para as 50 linhagens (Figura 13), verifica-se: a) às progênies menores correspondem frequências baixas em todas as gerações; b) à terceira classe correspondem frequências altas, ou a maior, em todas as gerações; c) considerando as cinco classes, as frequências diminuem no sentido das maiores para as menores nas gerações 2, 6 e 11; excluída a primeira classe são aproximadamente iguais nas gerações 4 e 5 e, na 8a. e 9a. gerações, a distribuição é simétrica; d) na sequência das 13 gerações as diferentes formas de distribuição sucedem-se irregularmente.

Quanto às três variáveis, para as 47 linhagens (Figura 14), as distribuições das frequências são semelhantes nas três gerações, com as frequências maiores correspondendo à segunda classe para números absolutos de moscas e, à terceira, para número relativo de moscas na primeira contagem.

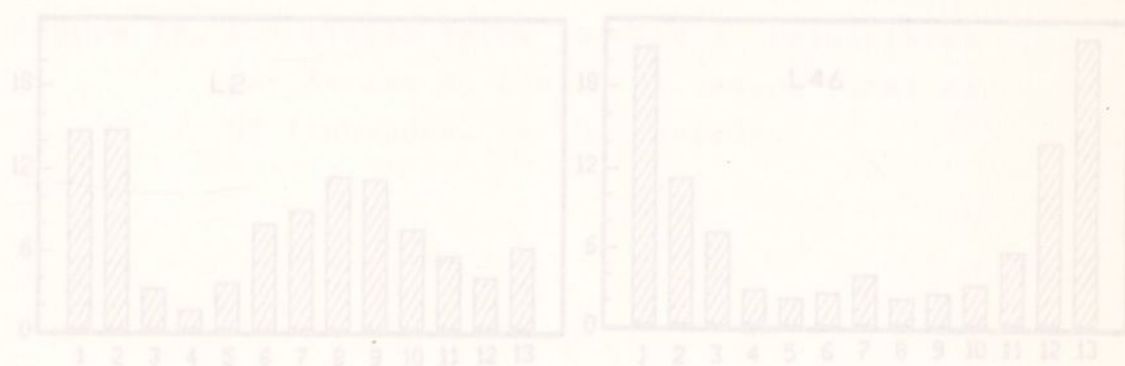


Figura 9. Variações temporais do número de imagos total (ordenada) de oito linhagens, em 13 gerações (abscissa).

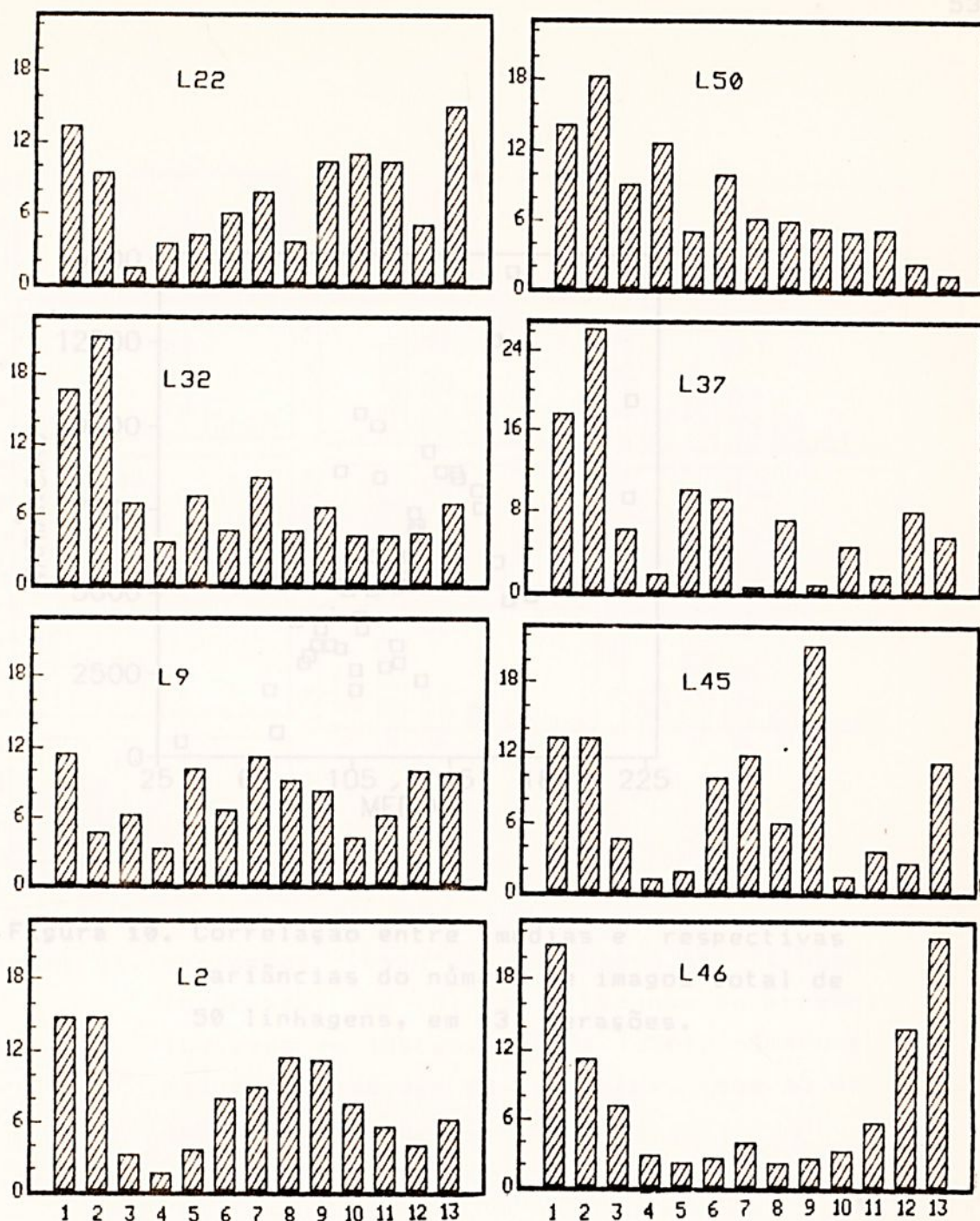


Figura 9. Variações temporais do número de imagens total (ordenada) de oito linhagens, em 13 gerações (abscissa).

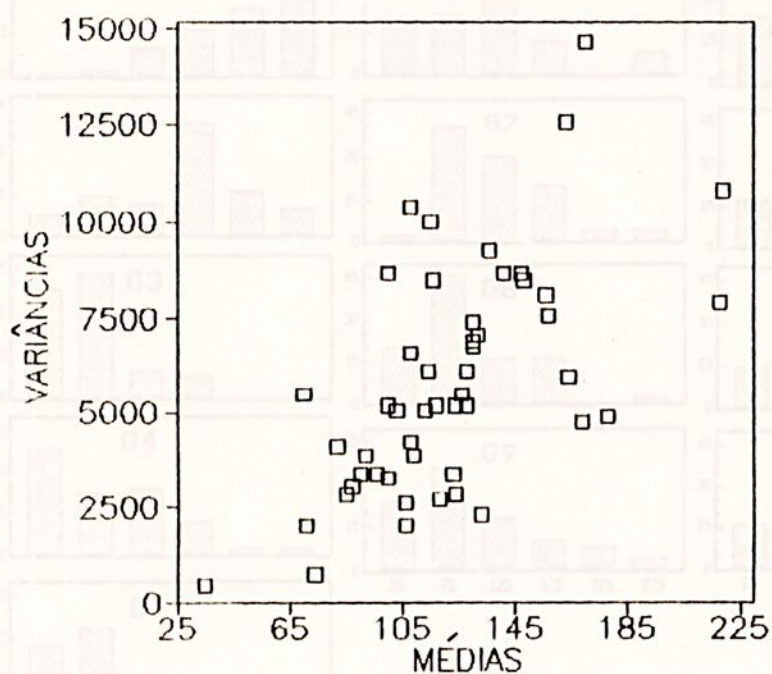


Figura 10. Correlação entre médias e respectivas variâncias do número de imagos total de 50 linhagens, em 13 gerações.

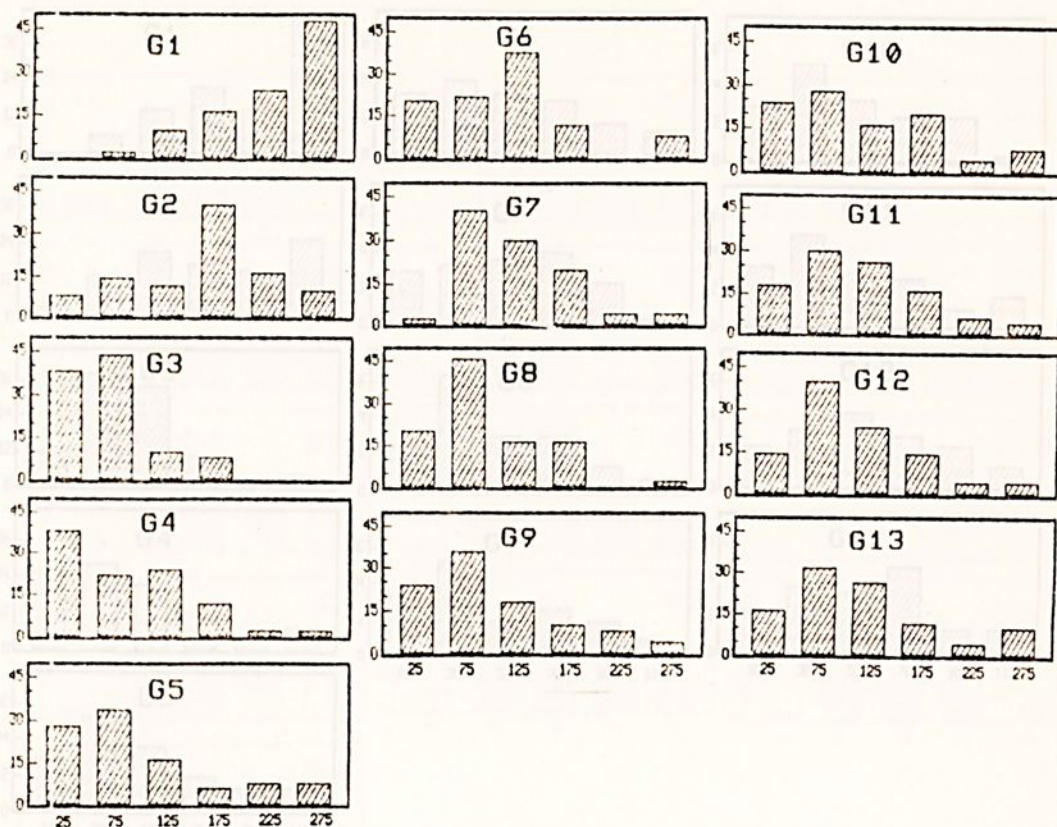


Figura 11. Variações temporais do número de linhagens (ordenada, em %) com o tamanho da progênie indicado em abscissa (275: >250): número total de imagos das 50 linhagens, nas 13 primeiras gerações.

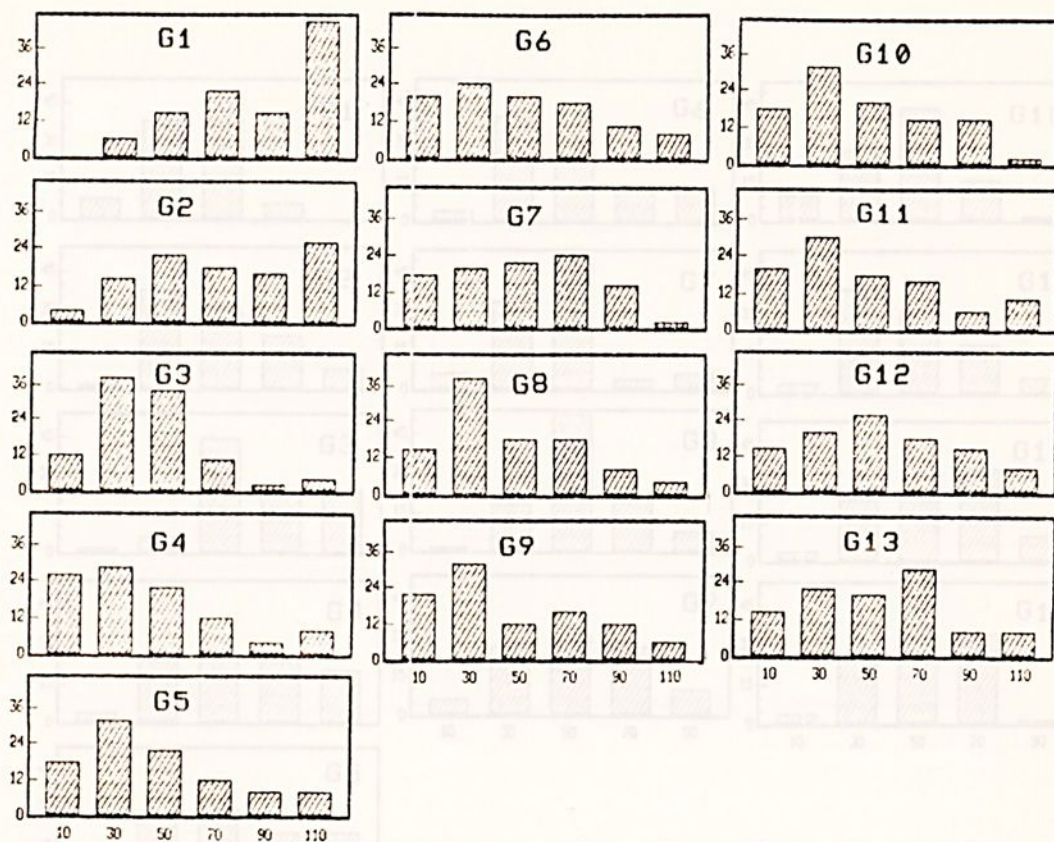


Figura 12. Variações temporais do número de linhagens (ordenada, em %) com o tamanho da progênie indicado em abscissa (110: >100): número absoluto de imagos na primeira contagem das 50 linhagens, nas 13 primeiras gerações.

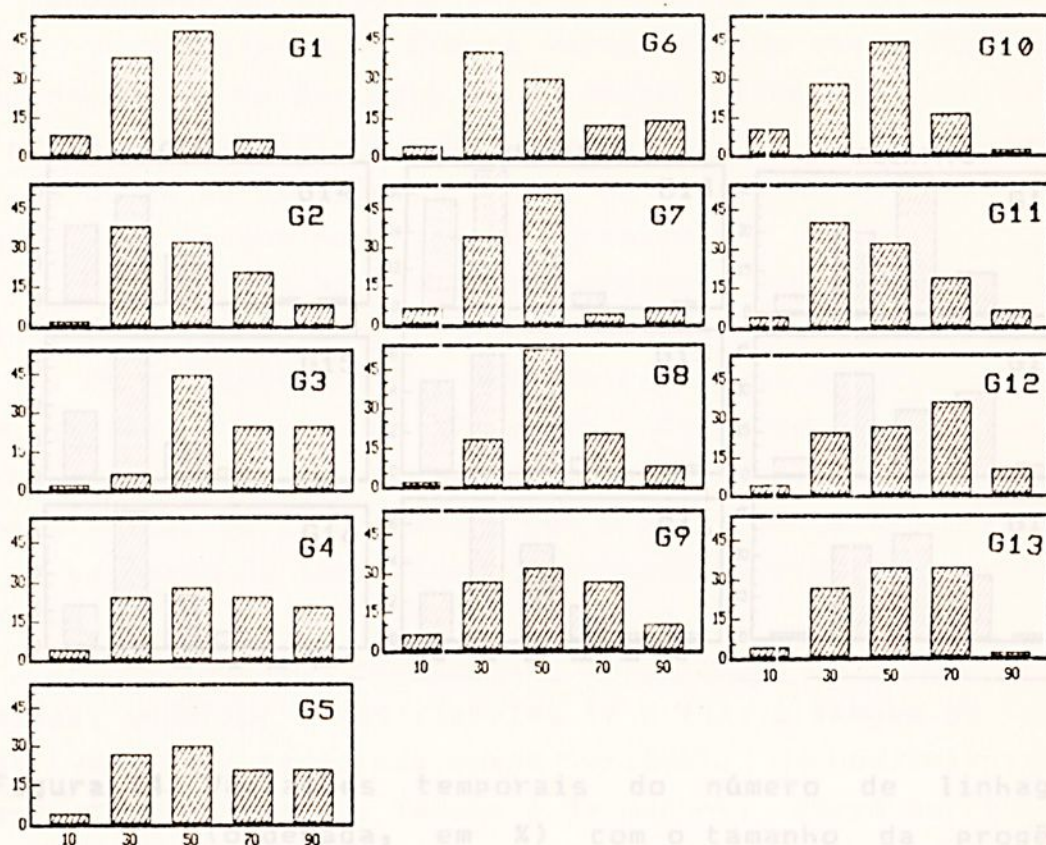


Figura 13. Variações temporais do número de linhagens (ordenada, em %) com o tamanho da progênie indicado em abscissa: número relativo de imagens na primeira contagem das 50 linhagens, nas 13 primeiras gerações.

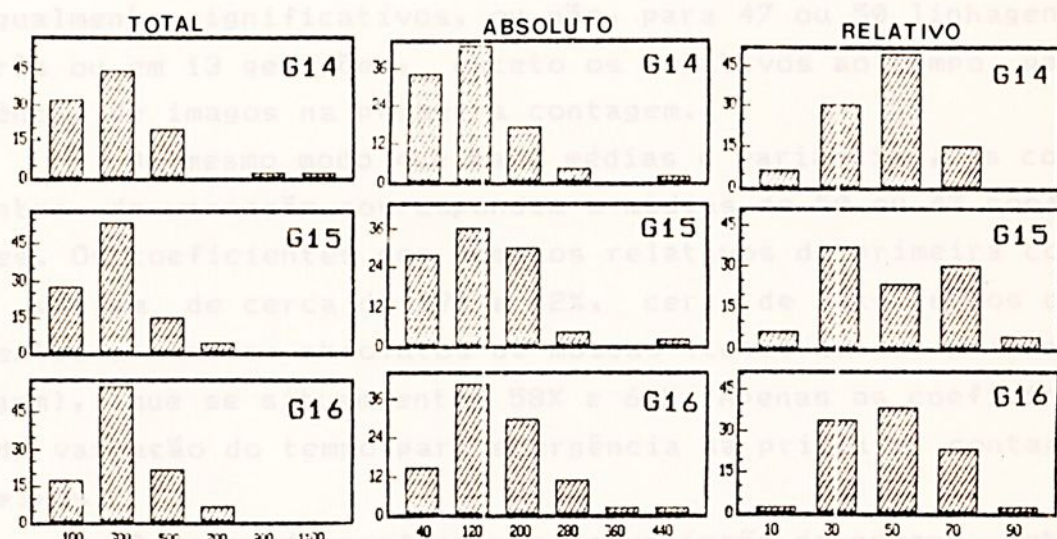


Figura 14. Variações temporais do número de linhagens (ordenada, em %) com o tamanho da progênie indicado em abscissa (1100: >1000; 440: >400): número de imagos total e na primeira contagem, absoluto e relativo, das 47 linhagens, nas gerações 14 a 16.

b. As variáveis correspondem às 50 linhagens nas 13 primeiras. Os dados apresentados nas Tabelas 14 a 16 e Apêndices 2 a 8 correspondem, para cada variável, a médias das médias dos números de cada linhagem nas respectivas gerações: 50 ou 47 linhagens, em 13 ou em três gerações. Os valores de F para homogeneidade das médias e os de qui-quadrado de Bartlett para homogeneidade das variâncias são igualmente significativos, ou não, para 47 ou 50 linhagens, em três ou em 13 gerações, exceto os relativos ao tempo para emergência de imagos na primeira contagem.

Do mesmo modo que para médias e variâncias, os coeficientes de variação correspondem a médias de 50 ou 47 coeficientes. Os coeficientes dos números relativos da primeira contagem variam de cerca de 39% a 42%, cerca de dois terços dos referentes a números absolutos de moscas (total ou na primeira contagem), que se situam entre 58% e 63%. Apenas os coeficientes de variação do tempo para emergência na primeira contagem são baixos.

O elevado coeficiente de variação do número total de imagos, superior a 60% (Tabelas 14 e 15), é também um reflexo das variações temporais dessa variável. Os coeficientes de variação semelhantes, de fêmeas e de machos, devem ser tomados como indicativos de variações temporais semelhantes de cada sexo.

Dos dados das Tabelas 15 e 16, duas outras questões devem ser destacadas. As médias dos coeficientes de variação das gerações 14 a 16 (Tabela 16) são marcadamente menores que as relativas às 13 gerações (Tabela 15). Enquanto para 13 primeiras gerações os coeficientes de variação dos números absolutos de moscas são semelhantes, para as três últimas gerações os dos números totais são cerca de três quartos dos referentes a números relativos de moscas da primeira contagem. A outra questão diz respeito aos tamanhos das progênes: as das 13 gerações descendem de quatro casais, enquanto as das três últimas descendem de 20 casais. Pode-se verificar que as progênes de quatro casais (Tabela 15), dividindo-se as médias por quatro, correspondem ao dobro das progênes de 20 casais, dividindo-se as respectivas médias por 20. O mesmo se verifica em relação à

média das 650 progênies que correspondem às 50 linhagens nas 13 primeiras gerações (122 ± 81) e à das 141 que correspondem às 47 linhagens nas três últimas (311 ± 170). A menor produtividade, por casal, nas três últimas gerações, deve estar refletindo efeito da densidade, ao que pode-se atribuir também os valores menores dos coeficientes de variação referentes aos números de moscas na primeira contagem.

Tabela 14. Médias das médias ($\bar{X} \pm S$), das variâncias ($S^2 \pm S$) e dos coeficientes de variação ($CV \pm S$), de 50 linhagens nas 13 primeiras gerações IF para homogeneidade das médias; χ^2 para homogeneidade das variâncias; #: $P < 0,01$; **: $P < 0,05$.

Variável	$\bar{X} \pm S$	$CV \pm S$	$F(49; 49)$	$S^2 \pm S$	$\chi^2 (49)$
HFT	63 ± 20	$62,5 \pm 15,1$	3,36**	1583 ± 892	$105,14**$
HMT	57 ± 16	$62,9 \pm 14,5$	2,48**	1427 ± 769	$98,16**$
HTT	122 ± 35	$61,4 \pm 14,7$	2,74**	5781 ± 2998	$96,98**$
HF1Ca	27 ± 9	$58,5 \pm 12,6$	2,52**	300 ± 159	$98,66**$
HM1Ca	26 ± 7	$62,9 \pm 14,6$	2,17**	276 ± 152	$104,10**$
HT1Ca	56 ± 14	$57,9 \pm 13,9$	2,52**	1066 ± 541	$90,62**$
HF1Cr	$52,3 \pm 7,8$	$39,8 \pm 8,8$	1,85**	429 ± 148	36,48
HM1Cr	$49,5 \pm 6,8$	$42,3 \pm 9,3$	1,39*	439 ± 166	42,76
HT1Cr	$50,9 \pm 7,6$	$38,9 \pm 8,7$	3,63**	391 ± 144	42,66
TE11C	$11,7 \pm 0,2$	$9,0 \pm 1,3$	6,54	$1,1 \pm 0,4$	33,42

(símbolos como na página 19)

Tabela 14. Médias das médias ($\bar{X} \pm S$), das variâncias ($\bar{S}^2 \pm S$) e dos coeficientes de variação ($\bar{CV} \pm S$), de 50 linhagens nas 13 primeiras gerações (F para homogeneidade das médias; χ^2 para homogeneidade das variâncias; *: $P < 0,01$; **: $P < 0,05$).

Variável	$\bar{X} \pm S$	$\bar{CV} \pm S$	F(49;649)	$\bar{S}^2 \pm S$	χ^2 (49)
NFT	63±20	62,5±15,1	3,30**	1583±892	105,14**
NMT	59±16	62,9±14,5	2,48**	1427±769	98,16**
NIT	122±35	61,6±14,7	2,74**	5781±2998	96,98**
NF1Ca	29±8	58,5±12,6	2,52**	300±159	98,68**
NH1Ca	26±7	62,0±14,6	2,17**	276±152	104,10**
NI1Ca	56±14	57,9±13,0	2,52**	1066±541	90,62**
NF1Cr	52,3±7,8	39,8±8,8	1,85**	429±148	36,48
NH1Cr	49,5±6,8	42,3±9,3	1,39*	439±166	42,76
NI1Cr	50,9±7,0	38,9±8,9	3,03**	391±144	42,66
TEI1C	11,7±0,2	9,0±1,5	0,54	1,1±0,4	33,42

(símbolos como na página 19)

Tabela 15. Médias das médias ($\bar{X} \pm S$), das variâncias ($\bar{S}^2 \pm S$) e dos coeficientes de variação ($\bar{CV} \pm S$), de 47 linhagens nas 13 primeiras gerações (F para homogeneidade das médias; X^2 para homogeneidade das variâncias; *: $P < 0,01$; **: $P < 0,05$).

Variável	$\bar{X} \pm S$	$\bar{CV} \pm S$	F(46;610)	$\bar{S}^2 \pm S$	X^2 (46)
NFT	65±19	62,5±15,6	2,80**	1656±868	77,02**
NKT	61±15	62,7±15,0	2,46**	1483±753	74,44**
NIT	126±32	61,5±15,2	2,25**	6026±2908	71,30**
NF1Ca	30±7	58,7±12,9	1,96**	314±154	67,55*
NK1Ca	27±6	61,4±14,5	1,78**	283±149	83,34**
NI1Ca	57±13	57,9±13,1	2,01**	1105±525	62,57
NF1Cr	52,2±8,0	39,7±9,0	1,84**	422±147	34,43
NK1Cr	49,5±6,8	42,2±9,3	1,50*	439±168	41,52
NI1Cr	50,8±7,2	38,9±9,0	3,19**	390±145	40,88
TEI1C	11,6±0,2	8,9±1,3	0,59	1,1±0,3	24,96

(símbolos como na página 19)

IV. DISCUSSÃO

Desde que foi proposta por Sewall Wright em 1931, a deriva genética tem sido muito debatida, tanto rejeitada quanto defendida. Ela diz respeito a modificações nas frequências gênicas em populações pequenas. No laboratório, populações experimentais podem ser grandes ou pequenas, simplesmente conforme o plano de cruzamento adotado. Na natureza, as populações têm tamanhos variáveis e a deriva genética é mais difícil de ser determinada, ficando sempre a parcer de incerteza de estimar a deriva genética.

Tabela 16. Médias das médias ($\bar{X} \pm S$), das variâncias ($\bar{S}^2 \pm S$) e dos coeficientes de variação ($\bar{CV} \pm S$), de 47 linhagens nas três últimas gerações (F para homogeneidade das médias; χ^2 para homogeneidade das variâncias; *: $P < 0,01$; **: $P < 0,05$).

Variável	$\bar{X} \pm S$	$\bar{CV} \pm S$	F(46;92)	$\bar{S}^2 \pm S$	χ^2 (46)
NFT	162±72	28,7±19,2	1,56*	3780±8023	94,07**
NMT	148±75	31,9±19,6	5,63**	3023±6019	73,15**
NIT	311±144	29,3±18,3	4,90**	2809±26861	80,03**
NF1Ca	73±29	41,8±22,7	1,56*	1628±3231	76,86**
NM1Ca	65±29	42,4±23,3	1,85**	1153±2160	71,63**
NI1Ca	138±55	40,5±22,6	2,67**	5263±10351	75,19**
NF1Cr	47,8±12,9	31,4±18,1	1,55*	256±241	42,70
NM1Cr	46,6±13,7	32,3±20,6	2,28**	245±243	47,25
NI1Cr	47,2±13,1	30,2±18,1	1,83**	221±203	40,37
TEI1C	11,2±0,5	3,8±3,5	31,1**	0,4±0,4	100,96**

(símbolos como na página 19). KIDWELL & KIDWELL (1966) estudaram o número de cerdas no quarto e quinto segmentos abdominais e o peso do corpo, também de *D. melanogaster*. RICH et al. (1984) consideram dois traços quantitativos de *Tribolium castaneum*, o peso das pupas e a capacidade reprodutiva, esta medida pelo tamanho das prole.

No trabalho de TANTAWY & REEVE (1954) e no de KIDWELL & KIDWELL (1966) os efeitos do endocruzamento foram analisados essencialmente em relação às médias dos traços quantitativos com o aumento do coeficiente de endocruzamento, bem como a comparação destas com as do controle. Quando expressas

IV. DISCUSSÃO

Desde que foi proposta por Sewall Wright em 1931, a deriva genética tem sido muito debatida, tanto rejeitada quanto defendida. Ela diz respeito a modificações nas frequências gênicas em populações pequenas. No laboratório, populações experimentais podem ser grandes ou pequenas, simplesmente conforme o plano de pesquisa estabelecido. Na natureza, as populações têm tamanhos via de regra difíceis de serem determinados, ficando sempre a incerteza do tamanho real e, sobretudo, do respectivo tamanho efetivo. Os efeitos de erros de amostragem em populações de tamanho efetivo pequeno têm sido, na maioria das vezes, demonstrados experimentalmente por flutuações casuais nas frequências de genes ou de variantes cromossômicas (MERRELL, 1953; KERR & WRIGHT, 1954a,b; WRIGHT & KERR, 1954; DOBZHANSKY & PAVLOVSKY, 1957; RICH *et al.*, 1979). O pequeno tamanho efetivo das populações favorece a troca de material genético entre indivíduos proximamente relacionados. Tais cruzamentos proporcionam o encontro, em um único indivíduo, tanto de genes ou combinações gênicas cujos efeitos, quando em dose dupla, são deletérios, quanto dos que, nas mesmas condições, são favoráveis.

O estudo de traços quantitativos como características sujeitas à deriva genética são raros. TANTAWY & REEVE (1956) trataram dos efeitos do endocruzamento sobre as seguintes características em *Drosophila melanogaster*: a viabilidade ovo-imago, a fertilidade, a média e as variâncias fenotípica e genotípica do tamanho das asas. KIDWELL & KIDWELL (1966) estudaram o número de cerdas no quarto e quinto segmentos abdominais e o peso do corpo, também de *D. melanogaster*. RICH *et al.* (1984) consideraram dois traços quantitativos em *Tribolium castaneum*, o peso das pupas e a capacidade reprodutiva, esta medida pelo tamanho das progênies.

No trabalho de TANTAWY & REEVE (1956) e no de KIDWELL & KIDWELL (1966) os efeitos do endocruzamento foram analisados essencialmente em relação às médias dos traços quantitativos com o aumento do coeficiente de endocruzamento, bem como a comparação destas com as do controle. Quando expressas



como um desvio do controle, as médias não mostraram efeito depressivo devido ao endocruzamento.

Essencialmente o trabalho de RICH e colaboradores difere deste quanto ao organismo e a estrutura do experimento. No primeiro, foram utilizadas quatro diferentes densidades de parentais (5, 10, 25 e 50 casais), cabendo a hipótese de possíveis efeitos da capacidade de carga do meio nos resultados obtidos.

O presente trabalho foi planejado com vistas ao estudo de possíveis efeitos da deriva genética na expressão de dois componentes do valor adaptativo, o tamanho das progênes e seu tempo de desenvolvimento. O número de parentais, constante para todas as linhagens, foi deliberadamente aumentado de quatro para 20 casais nas três últimas gerações, assegurando-se assim a ocorrência de pressões seletivas. Variações em componentes do valor adaptativo foram estudadas analisando-se essencialmente as médias e as variâncias de cada linhagem, nas 13 primeiras e nas três últimas gerações, bem como as médias e as variâncias do conjunto das linhagens em cada geração. Sobre o tratamento das variâncias, como se fossem médias, substituindo-se o **F de Fisher** pelo **qui-quadrado de Bartlett**, não há referência na literatura.

Das 77 linhagens iniciais, 27 extinguiram-se durante as 13 primeiras gerações (Tabela 1 e Figura 1). As extinções eram esperadas, como consequência do endocruzamento facilitando a homozigose de genes deletérios. Em populações de endocruzamento a homozigose é mais frequente que nas de exocruzamento e estas, submetidas ao endocruzamento, revelam uma parte da carga genética oculta (DOBZHANSKY *et al.*, 1963b; LI, 1963). Efeitos depressivos do endocruzamento ficaram evidentes nos experimentos de WALLACE & MADDEN (1965) e de SARACENI & MOURÃO (1977), respectivamente em **Drosophila melanogaster** e em **Paratheresia claripalpis**, nos quais houve um aumento da frequência de cruzamentos estéreis e um decréscimo da viabilidade.

WALLACE & MADDEN (*op cit.*) afirmam que o tempo que uma linhagem pode ser mantida por endocruzamento está positivamente correlacionado com a frequência de letais existentes. Entre as 27 linhagens extintas não houve relação entre a gera-



ção de extinção e o tamanho das progênies. Algumas linhagens com progênie numerosa extinguiram-se (linhagens 62, 67, 69, 70, 72 e 76, Tabela 2), enquanto outras, com progênie escassa, mantiveram-se até a 13a. geração (linhagens 10, 11, 16, 19, 47, 48, 49 e 50). Esses fatos corroboram a afirmação de ROGERS (1986), de que em uma população de tamanho efetivo pequeno as correlações entre parentes podem ser pequenas, não existir ou mesmo ser negativas.

A deriva genética sendo um processo que pode fixar, ao acaso, características genéticas que determinam tanto valor adaptativo alto quanto baixo, pode então, ocasionalmente determinar a extinção ou a continuidade de uma linhagem, quando, devido a erros de amostragem, os parentais forem portadores de características que conferem respectivamente um baixo ou um alto valor adaptativo.

Os resultados deste trabalho mostraram-se diferentes quanto às 13 primeiras e às três últimas gerações. Nas 13 primeiras, médias e variâncias não foram homogêneas, mas nas gerações 14 a 16 não houve diferenças significativas entre médias e entre variâncias. Isto significa que quando as gerações passaram a ser fundadas com um número maior de parentais, as linhagens passaram a ser, em relação às 10 variáveis, uniformes. O simples aumento no número de parentais rapidamente uniformizou um conjunto heterogêneo. Ao lado dos efeitos da oscilação genética ocorreu curioso efeito da densidade, quando o número de parentais foi quintuplicado: embora o número médio de imagos nas 13 primeiras gerações tenha sido cerca da metade do das três últimas, se computados como progênie por casal, agora o das três últimas gerações corresponde a cerca da metade do das 13 primeiras (Tabelas 14 a 16). Para as duas séries de gerações utilizou-se a mesma quantidade de alimento e espaço vital. Efeitos da densidade no tamanho das progênies são comuns em trabalhos com *Drosophila* (e.g. BIRCH, 1955; SPIESS, 1958; DHBA, 1961). Conforme CARARETO (1989), a viabilidade pupal diminui com o aumento da densidade.

As gerações 14 a 16 mostraram uma recuperação da variabilidade genética perdida nas 13 gerações iniciais, exceto para três linhagens (Tabelas 14 a 16). DOBZHANSKY (1973) afirma



que a deriva genética permite que populações sofram considerável divergência da população ancestral, devido à redução da variabilidade genética. A continuidade de endocruzamentos e o consequente aumento da homozigose são as mais importantes consequências do efeito do fundador, uma vez que permitem a ocorrência de mudanças radicais no complexo adaptativo (MAYR, 1954). As análises estatísticas, tanto para as 50 quanto para as 47 linhagens, foram sempre concordantes, mostrando que até a 13a. geração as três linhagens extintas comportavam-se da mesma forma que as demais. Assim, as progênes dessas três linhagens, na 13a. geração, teriam sofrido uma mudança drástica e súbita na sua composição genética, conduzindo-as à extinção na geração seguinte.

O maior número médio de imagos na 1a. geração e, nas demais, valores de cerca da metade do da 1a. ou menos, praticamente estáveis a partir da 2a. geração, devem ser atribuídos a efeitos depressivos do endocruzamento (Tabelas 3 e 5). As variações temporais do tamanho das progênes mostram que, para a maioria das linhagens, as mais numerosas encontram-se na 1a. geração, a partir da qual sofrem variações irregulares até a 13a.. Esta irregularidade nas distribuições das frequências, no entanto, é limitada. A frequência de linhagens cujas progênes são numerosas permaneceu relativamente baixa e constante a partir da 2a. e 3a. gerações, respectivamente para o número de imagos total e na primeira contagem absoluto (Figuras 11 e 12). Isto também evidencia o efeito depressivo do endocruzamento, nas 13 primeiras gerações, para a maioria das linhagens. Algumas apresentaram recuperação do tamanho das progênes, apesar do endocruzamento (Figura 9 e Apêndice 1). TANTAWY & REEVE (1956) obtiveram um maior declínio da variância fenotípica, do tamanho das asas das linhagens endocruzadas de *D. melanogaster*, nas primeiras gerações e uma redução menor após várias gerações de endocruzamento. Os autores consideram que a variância fenotípica das linhagens endocruzadas não diminui tanto quanto o esperado e que a de algumas permaneceu alta devido à variação genética residual mantida em heterozigose. Os maiores valores para o número absoluto de moscas na primeira contagem (Tabelas 4 e 6) ocorreram na 1a. geração.



Acúmulo de material genético aumentando o tempo de desenvolvimento pode ter ocorrido ao longo das gerações. No entanto, a partir da 3a. as médias tornaram-se estáveis. Para o número relativo de moscas na primeira contagem (Tabelas 4 e 6), os maiores valores encontram-se também na 3a. geração, a partir da qual sofrem decréscimo e estabilização. Parece, pois, que para essas variáveis o efeito do endocruzamento a partir da 2a. e 3a. gerações sofreu uma "neutralização". KIDWELL & KIDWELL (1966) observaram que o peso médio do corpo das moscas de linhagens endocruzadas decresceu na 1a. geração mas, embora flutuasse, não houve um decréscimo apreciável nas demais gerações, apesar da continuidade dos endocruzamentos. Resultados semelhantes foram obtidos por TANTAWY & REEVE (1956), estudando o tamanho das asas, o qual sofreu um decréscimo, mas de apenas 1% e 4% em populações submetidas a 80% e 100% de endogamia, respectivamente.

Estudos sobre valor adaptativo em populações endocruzadas foram feitos com poucos organismos, particularmente **Tribolium** e **Drosophila**. Em geral, estudos com **Drosophila**, apresentando cromossomos inteiramente em homozigose, têm indicado uma redução relativamente pequena no valor adaptativo, medido por seus componentes (LEWONTIN, 1974, cf. SEAGER et al., 1982). É possível atribuir a redução principalmente a poucos genes, letais e estéreis, com efeitos pronunciados (TEMIN, 1966). Entretanto, outros autores acreditam que muitos **loci** contribuem para a depressão do valor adaptativo (SVED & AYALA, 1970; MOURÃO et al., 1972; SVED, 1971, 1975). TEMPLETON (1979, 1980) sugere que a deriva genética tem consequências mais profundas quando há fortes interações epistáticas entre os **loci**, de tal forma que a fixação de um alelo regulador afetará o valor adaptativo de outros **loci**. Todavia, GOODNIGHT (1987) diz que, teoricamente, a distribuição da variância epistática não tem grande significado se houver apenas um evento de casualização, mas pode ter maior significado evolutivo se a deriva genética continuar agindo por muitas gerações.

Os traços analisados neste trabalho são todos quantitativos e, com certeza, devidos a herança poligênica. Desse modo, as variações no tamanho das progênes, por exemplo, podem



estar associadas à perda de alguns genes, mas não todos, estes mantidos em heterozigose e expressando-se em homozigose em uma geração posterior.

As 10 variáveis estudadas foram compostas em 15 pares, para cada um dos quais analisou-se a correlação entre as médias e entre as respectivas variâncias das linhagens, em 13 gerações. Das 30 correlações entre médias, 83% (25) foram significativas, mas das 30 entre variâncias, apenas 33% (10). A interpretação deste fato é que embora as médias mostrem-se associadas, suas respectivas variâncias não, pois refletem as variações temporais de cada linhagem, nas 13 gerações (Figura 9 e Apêndice 1). No estudo sobre os efeitos do endocruzamento no número de cerdas abdominais de *D. melanogaster*, KIDWELL & KIDWELL (1966) mostraram que as médias das linhagens individuais tendem a dispersar-se em torno da média do controle, embora flutuem grandemente de geração a geração. Este resultado é previsto pela teoria, no caso de não haver efeitos de dominância ou quando esses efeitos, em ambas as direções, neutralizam-se.

Feita a análise de correlação entre os coeficientes de correlação, de médias e os de variâncias, obteve-se valores de r , altamente significativos, para 50 (0,935) e para 47 (0,872) linhagens. Todavia, a proporcionalidade entre as duas estatísticas não é real, uma vez que a correlações positivas fortes de médias estão associadas tanto ausência de correlação quanto correlações positivas de variâncias. O mesmo é verdadeiro para correlações negativas fortes de médias, às quais está associada ausência de correlação de variâncias (Figura 6). Em que pese a significância da correlação entre médias e respectivas variâncias (Figura 10), a representação gráfica mostrou a inexistência de um fenômeno biológico correspondente. Estes fatos corroboram a conclusão de que médias e variâncias variaram diferentemente (Figura 9 e Apêndices 1 e 2). Todas as 50 linhagens apresentaram variações temporais quanto, como exemplificado, ao número de imagos total, mas cada qual de modo particular. "De um lado a unidade do processo, do outro, seus aspectos particulares ou únicos" (HUXLEY, 1957).

O estudo do valor adaptativo geralmente é, devido a



sua complexidade, particularizado no estudo dos seus componentes. Conhecer-se as relações entre os componentes e a destes com o valor adaptativo total, é um desafio. Associações entre os componentes têm sido largamente pesquisadas e resultados concordantes e contraditórios têm sido obtidos.

Estudos experimentais têm mostrado correlações positivas entre componentes do valor adaptativo (GOWEN & JOHNSON, 1946; TEMIN, 1966; GEISEL & ZETTLER, 1980; YAMAZAKI, 1984), negativas (HYRAIZUMI, 1961; ROSE & CHARLESWORTH, 1981; YAMAZAKI & HIROSE, 1984) e ausência de correlação (TEMIN, 1966; POLIVANOV & ANDERSON, 1969). Estes resultados devem refletir, além de suas causas primárias, a diversidade de organismos com os quais os experimentos são realizados, como também seu planejamento e sua execução.

As análises de correlação entre as médias das 10 variáveis mostraram que o número absoluto de moscas na primeira contagem é diretamente proporcional ao número total de moscas. O inverso ocorre quando são associadas as variáveis número total e relativo de moscas na primeira contagem. Essas correlações negativas mostram que a maioria das progênies de cada linhagem teve um tempo de desenvolvimento maior. Apenas uma pequena parte do total de moscas teve um tempo de desenvolvimento menor, medido pelo número de dias transcorridos desde a colocação dos parentais nas garrafas até a emergência dos imagos, na primeira contagem. Para os pares de variáveis compostos com valores de fêmeas e de machos ($NFTvsNMT$, $NF1CavsNH1Ca$ e $NF1CrvsNH1Cr$), todas as correlações foram altamente significativas e positivas, indicando comportamentos semelhantes e proporcionais dos dois sexos.

Os dados deste trabalho, com populações pequenas, concordam com outros realizados com populações maiores (CARARETO, 1989). As correlações negativas corroboram a hipótese do "pleiotropismo antagônico ou variável" (LACK, 1954; WILLIAMS, 1957; ROSE, 1983; YAMAZAKI & HIROSE, 1984), isto é, a redução do valor de um componente quando aumenta o de um outro. Os efeitos pleiotrópicos, em função dos parâmetros, podem ser positivos, negativos ou ausentes (CARARETO, 1989).

As análises de correlação entre variâncias revela-



ram valores de r não-significativos para a maioria dos pares de variáveis. As variações casuais de um componente do valor adaptativo não implicam na ocorrência, ou não, de variações de outro. ~~outro lado, nas três últimas gerações este conjunto teve um ganho de 1.~~ As análises de regressão não-significativas para todas as variáveis, exceto para o tempo de emergência dos imagos na primeira contagem, mostraram que não houve, para o conjunto das linhagens, uma força seletiva para aumento ou diminuição, das médias ou das variâncias, tudo se passando como se o acaso fosse a única força atuando nas populações pequenas. Embora aleatória, a escolha dos parentais de cada geração não foi completamente casualizada. Ao contrário, por serem escolhidos como parentais moscas da primeira contagem, de preferência, a cada geração poderia acumular-se o efeito seletivo em relação a esse caráter. Não importa que o tempo para emergência de imagos tenha se reduzido significativamente (Figura 7) pois, ao longo das gerações, reduziu-se também o número de indivíduos com o menor tempo de desenvolvimento. MAYR (1963) considera que a seleção uniforme geralmente causa convergência entre populações coespecíficas, enquanto o processo casual de amostragem conduz à divergência. No entanto, COHAN (1984) argumenta que seleção uniforme fraca, em populações pequenas e isoladas, aumenta a divergência entre elas. O trabalho de COHAN & HOFFMANN (1986) mostra a atuação da seleção uniforme fraca na divergência de populações de **D. melanogaster** selecionadas para a tolerância ao etanol, a deriva genética tendo causado mais divergência entre as réplicas selecionadas que entre as controle. Pode-se admitir, então, com base nesse último argumento, que a seleção para menor tempo de desenvolvimento nas 13 primeiras gerações, embora fraca, tenha contribuído também para a divergência entre as linhagens, quanto aos demais parâmetros.

~~notados pelos segun~~ Uma população pequena e isolada, submetida ao processo de endocruzamento, torna-se mais homogênea uma vez que a homozigose é favorecida. Desta maneira, seria esperado que houvesse uma homogeneização da variabilidade genética das linhagens ao fim da 13a. geração. A redução da diversidade genética foi verificada através do cálculo do índice de diversidade de Shannon (Tabelas 11 e 12). O conjunto das 50 linhagens sofreu

uma redução de 3,3% e 1,6%, respectivamente para número de imagens total e na primeira contagem absoluto. Do mesmo modo, para o conjunto das 47 linhagens, houve uma redução de 2,8% e 1,0%. Por outro lado, nas três últimas gerações este conjunto teve um ganho de 1,7% e de 1,3%, para as mesmas variáveis. Estes resultados são condizentes com a teoria de Wright que prevê a diminuição da variabilidade genética de populações de tamanho efetivo pequeno.

A carência de trabalhos dos efeitos da deriva genética sobre características quantitativas talvez se deva à dificuldade que o estudo de tais traços introduz pois, sendo devidos a herança poligênica, não se dispõe de marcadores genéticos nítidos, como acontece nos estudos de variações de frequências gênicas. A dificuldade consiste em que, embora os efeitos dos genes possam ser medidos com precisão, são desconhecidas a base genética dos traços estudados e a constituição genética de todos os indivíduos utilizados nos experimentos. Não se pode mais que admitir, com razão, que variações das medidas refletem variações gênicas, pois as condições ambientais são mantidas, nos limites das possibilidades, constantes durante os experimentos. Todavia, a execução deste trabalho mostrou que a ausência de marcadores genéticos não impediu que os objetivos fossem alcançados.

O experimento foi estruturado de modo a evidenciar, se houvessem, efeitos dos erros de amostragem e do endocruzamento, pelo pequeno número de parentais em cada geração. O aumento do número de casais, de quatro para 20, mostrou-se suficiente para excluir, ou pelo menos reduzir, efeitos do acaso e do endocruzamento, substituindo-os por pressões seletivas. Os efeitos da deriva genética, isto é, da casualidade nas variações dos componentes do valor adaptativo, ficaram evidenciados pelos seguintes resultados:

1. A não-associação entre a geração de extinção e o tamanho médio da progênie das linhagens extintas.

2. A heterogeneidade de médias e de variâncias das 10 variáveis nas 13 primeiras gerações, em contraste com a sua homogeneidade nas três últimas, quando o número de parentais foi aumentado em cinco vezes, isto é, de quatro para 20 casais.

3. O baixo número de correlações significativas entre variâncias (33%), contrastando com o elevado número entre médias (83%). Também a ausência de correlação entre médias e variâncias do número total de imagos das 50 linhagens, nas 13 primeiras gerações e, ainda, entre coeficientes de correlação de médias e de variâncias.

4. A não-significância das regressões lineares das médias e das variâncias para as 10 variáveis nas 13 primeiras gerações, exceto a das médias para tempo de emergência de imagos na primeira contagem. O efeito da pressão seletiva para tempo de desenvolvimento, pela escolha preferencial dos imagos da primeira contagem para serem os parentais de cada geração, foi compensado pela redução casual do número médio de descendentes com menor tempo de desenvolvimento.

5. A redução da diversidade das linhagens, medida pelo índice de diversidade de Shannon, para o número de imagos, total e na primeira contagem, absoluto, nas 13 primeiras gerações e o aumento dessa diversidade, em relação às mesmas variáveis, nas três últimas gerações.

6. A heterogeneidade das variações temporais do número de imagos de cada uma das linhagens nas 13 primeiras gerações e a diversidade do modo de variação entre as 50 linhagens. Também, quanto ao tamanho das progênies, a heterogeneidade da distribuição de 50 linhagens nas 13 primeiras gerações, em contraste com a homogeneidade de 47 nas três últimas.

Com o plano de pesquisa estabelecido foi possível medir 10 variáveis, para fêmeas, machos e imagos: número de casais total e na primeira contagem, absoluto e relativo, e tempo para a emergência na primeira contagem. Para cada variável, os dados foram analisados computando-se, em cada geração, a média e a variância das linhagens e, para cada linhagem, sua

Com o plano de pesquisa estabelecido foi possível medir 10 variáveis, para fêmeas, machos e imagos: número de casais total e na primeira contagem, absoluto e relativo, e tempo para a emergência na primeira contagem. Para cada variável, os dados foram analisados computando-se, em cada geração, a média e a variância das linhagens e, para cada linhagem, sua

V. RESUMO

A carência de trabalhos dos efeitos da deriva genética sobre características quantitativas talvez se deva à dificuldade que o estudo de tais traços introduz pois, sendo devidos a herança poligênica, não se dispõe de marcadores genéticos nítidos, como acontece nos estudos de variações de frequências gênicas. A dificuldade consiste em que, embora os efeitos dos genes possam ser medidos com precisão, são desconhecidas a base genética dos traços estudados e o genótipo dos indivíduos utilizados nos experimentos. Não se pode mais que admitir, com razão, que variações das medidas refletem variações de frequências gênicas, pois as condições ambientais, nos limites das possibilidades, são mantidas constantes durante os experimentos.

O presente trabalho foi estruturado de modo a evidenciar, se houvessem, efeitos de erros de amostragem e de endocruzamento sobre dois componentes do valor adaptativo, o tamanho das progênie e seu tempo de desenvolvimento.

Da progênie de cada uma de 77 fêmeas inseminadas na natureza foram tomados ao acaso quatro casais de moscas virgens para serem os parentais da 1a. geração, os quais foram postos em garrafas com meio de cultura, transferidos duas vezes e descartados no sétimo dia. As progênies foram contadas, por sexo, três vezes para cada garrafa, tomando-se, ao acaso, para parentais da geração seguinte quatro casais virgens, mas de preferência os da primeira contagem. Esse procedimento foi repetido até a 13a. geração, como também para as três seguintes, porém nestas utilizando-se 20 casais como parentais. O aumento do número de casais teve como objetivo excluir, ou pelo menos reduzir, os efeitos do acaso e do endocruzamento, substituindo-os por pressões seletivas.

Com o plano de pesquisa estabelecido foi possível medir 10 variáveis, para fêmeas, machos e imagos: número de moscas total e na primeira contagem, absoluto e relativo, e tempo para a emergência na primeira contagem. Para cada variável, os dados foram analisados computando-se, em cada geração, a média e a variância das linhagens e, para cada linhagem, sua



média e variância nas 13 primeiras e nas três últimas gerações.

O experimento realizado permitiu evidenciar os efeitos da deriva genética, isto é, da casualidade das variações dos componentes do valor adaptativo, com base nos seguintes resultados:

1. A não-associação entre a geração de extinção e o tamanho médio da progênie das linhagens extintas.

2. A heterogeneidade de médias e de variâncias das 10 variáveis nas 13 primeiras gerações, em contraste com a sua homogeneidade nas três últimas, quando o número de parentais foi aumentado em cinco vezes, isto é, de quatro para 20 casais.

3. O baixo número de correlações significativas entre variâncias (33%), contrastando com o elevado número entre médias (83%). Também a ausência de correlação entre médias e variâncias do número total de imagos das 50 linhagens, nas 13 primeiras gerações e, ainda, entre coeficientes de correlação de médias e de variâncias.

4. A não-significância das regressões lineares das médias e das variâncias para as 10 variáveis nas 13 primeiras gerações, exceto a das médias para tempo de emergência de imagos na primeira contagem. O efeito da pressão seletiva para tempo de desenvolvimento, pela escolha preferencial dos imagos da primeira contagem para serem os parentais de cada geração, foi compensado pela redução casual do número médio de descendentes com menor tempo de desenvolvimento.

5. A redução da diversidade das linhagens, medida pelo índice de diversidade de Shannon, para o número de imagos, total e na primeira contagem, absoluto, nas 13 primeiras gerações e o aumento dessa diversidade, em relação às mesmas variáveis, nas três últimas gerações.

6. A heterogeneidade das variações temporais do número de imagos de cada uma das linhagens nas 13 primeiras gerações e a diversidade do modo de variação entre as 50 linhagens. Também, quanto ao tamanho das progênies, a heterogeneidade da distribuição de 50 linhagens nas 13 primeiras gerações, em contraste com a homogeneidade de 47 nas três últimas.



VI. ABSTRACT

The rarity of papers dealing with genetic drift effects on quantitative traits perhaps is due to the difficulty that the study of such traits introduces: as polygenic traits no clear-cut genetic markers are available as when changes in gene frequency are studied. The difficulty is that, although gene effects can be accurately measured, the genetic basis of the traits and the experimental individual genotypes are unknown. Since - as far as possible - environmental conditions are kept constant during the experiments, nothing can be done but reasonably assume that measures vary because gene frequency varies.

This work was designed in such a way that, if existing, sample errors and inbreeding effects should become evident when measuring adaptive value components - the progeny size and the time of development.

From the progeny of each of 77 wild inseminated females, four virgin couples were randomly taken to become the parents of the first generation. The pairs were put in bottles with fresh culture medium, transferred twice and discarded at the 7th day. The progeny was scored by sex in three countings for each bottle, and four virgin couples were randomly taken, but preferentially those of the first counting, to become the parents of the next generation. This procedure was repeated for 16 generations, but in the last three ones 20 instead of four couples were taken. The number of couples was raised in order to exclude, or at least to reduce, inbreeding and random effects, converting them into selective pressures.

The experimental design allowed to measure 10 variables, for males, females and imagines: number of flies, total and in the first counting, absolute and relative, and time for emergence in the first counting. Data were analysed for each variable by computing the means and the variances of all strains in each generation and, for each strain, the mean and the variance in 13 (1st to 13th) and three (14th to 16th) generations.



VII. REFERENCE The experiment performed made it possible to put in evidence the effects of genetic drift, *i.e.*, the randomness of adaptive value components variation, with basis on the following results:

1. The lack of relationship between mean progeny size and the generation of extinction of the extinct strains.

2. The heterogeneity of means and variances of the 10 variables in the first 13 generations, in contrast to their homogeneity in the last three ones, when the parental number was raised fivefold, *i.e.*, from four to 20 couples.

3. The small number of significant correlations between variances (33%) contrasting with the large number between means (83%). Also the lack of correlation between means and variances of total number of imagines of the 50 strains in the first 13 generations, as well as that between the correlation coefficients of means and variances.

4. The non-significant linear regression analysis of both means and variances of the 10 variables in 13 generations, except that for time of emergence of imagines in the first counting. The effect of selective pressure for time of development, when flies of the first counting were preferentially taken as parents, was balanced by the random numerical decrease of flies with faster development.

5. The strains diversity decreased, as measured by the Shannon diversity index, for total and absolute number of imagines in the first counting, in the first 13 generations, followed by an increasing diversity of the same variables in the last three generations.

6. The heterogeneity of temporal variation of the number of imagines concerning each of the 50 strains in the first 13 generations and the diverse mode of variation among the 50 strains. Also the heterogeneity concerning progeny size of the 50 strains distribution in the first 13 generations, in contrast to the homogeneity of the 47 in the last three ones.

COHAN, P.W. (1964). Can uniform selection retard random genetic divergence between isolated conspecific populations? *Evolution* 38: 495-504.



VII. REFERÊNCIAS

- EVERETT, A.A. (1963). Genetic divergence under
 AVERY, P.J. & HILL, W.G. (1977). Variability in genetic
 parameters among small populations. **Genet. Res.** 29: 193-
 213.
- BEGON, M. (1977). The effective size of a natural **Drosophila**
subobscura population. **Heredity** 38: 13-18.
- BENNETT, J.H. (1956). Lethal genes in inbred lines. **Heredity**
 10: 263- 270.
- BIRCH, L.C. (1955). Selection in **Drosophila pseudoobscura** in
 relation to crowding. **Evolution** 9: 389-399.
- BOWMAN, J.C. & FALCONER, D.S. (1960). Inbreeding depression
 and heterosis of litter size in mice. **Genet. Res.** 1: 262-
 274.
- BURI, P. (1956). Gene frequency in small populations of mutant
Drosophila. **Evolution** 10: 367-402.
- CARARETO, C.M.A. (1989). Valor adaptativo em **Drosophila**
sturtevantii. Tese de Doutorado, IBILCE, UNESP, São José do
 Rio Preto, SP.
- CARSON, H.L. (1971). Speciation and the founder principle.
Stadler Genetics Symposia 3: 51-70.
- CARSON, H.L. (1975). The genetics of speciation at the diploid
 level. **Amer. Natur.** 109: 83-92.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. (1969). "Genetic Drift" in an italian
 population. **Scientific American** 221: 30-37.
- CAVALLI-SFORZA, L.L., BARRAI, I. & EDWARDS, A.W.F. (1964).
 Analysis of human evolution under random genetic drift.
Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 29: 9-
 20.
- CHARLESWORTH, D. & CHARLESWORTH, B. (1987). Inbreeding
 depression and its evolutionary consequences. **Ann. Rev.**
Ecol. Syst. 18: 237-268.
- CHOY, S.C. & WEIR, B.S. (1978). Exact inbreeding coefficients
 in populations with overlapping generations. **Genetics** 89:
 591-614.
- COHAN, F.N. (1984). Can uniform selection retard random genetic
 divergence between isolated conspecific populations?
Evolution 38: 495-504.



- COHAN, F.M. & HOFFMANN, A.A. (1986). Genetic divergence under uniform selection: II. Different responses to selection for knockdown resistance to ethanol among *Drosophila melanogaster* populations and their replicate lines. *Genetics* **114**: 145-164.
- CROW, J.F. & DENNISTON, C. (1988). Inbreeding and variance effective population numbers. *Evolution* **42**: 482-495.
- CROW, J.F. & KIMURA, M. (1970). *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row Publishers, New York.
- CROW, J.F. & KIMURA, M. (1971). The effective number of a population with overlapping generations: A correction and further discussion. *Amer. Jour. Hum. Genet.* **24**: 1-10.
- CROW, J.F. & MORTON, N.E. (1955). Measurement of gene frequency drift in small populations. *Evolution* **9**: 202-214.
- DOBZHANSKY, TH. (1973). *Genética do Processo Evolutivo* (trad. Mourão, C.A.). Polígono, EDUSP, São Paulo.
- DOBZHANSKY, TH. & AYALA, F.J. (1973). Temporal frequency changes of enzyme and chromosomal polymorphisms in natural populations of *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **70**: 680-683.
- DOBZHANSKY, TH., HUNTER, A.S., PAVLOVSKY, D., SPASSKY, B. & WALLACE, B. (1963a). Genetics of natural populations. XXXI. Genetics of an isolated marginal population of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **48**: 91-103.
- DOBZHANSKY, TH. & PAVLOVSKY, D. (1957). An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution* **11**: 311-319.
- DOBZHANSKY, TH. & SPASSKY, N.P. (1962). Genetic drift and natural selection in experimental population of *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **48**: 148-156.
- DOBZHANSKY, TH., SPASSKY, B. & TIDWELL, T. (1963b). Genetics of natural populations. XXXII. Inbreeding and the mutational and balanced genetic loads in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **48**: 361-373.
- EISEN, E.J. & HANRAHAN, J.P. (1974). Genetic drift and inbreeding depression measured from control populations of mice. *Can. Jour. Genet. Cytol.* **16**: 91-104.

- ELTON, C.S. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. **British Jour. Exp. Biol.** 2: 119-163.
- FELSESTEIN, J. (1969). The effective size of a population with overlapping generations. **Genetics** 61: s18.
- FELSESTEIN, J. (1971). Inbreeding and variance effective numbers in populations with overlapping generations. **Genetics** 68: 581-597.
- FISHER, R.A. & FORD, E.B. (1950). The "Sewall Wright effects". **Heredity** 4: 117-119.
- FREIRE-MAIA, N. (1988). Teoria da Evolução: De Darwin à Teoria Sintética. Itatiaia, EDUSP, São Paulo.
- GEISEL, J.T. & ZETTLER, E.E. (1980). Genetic correlation of life historical parameters and certain fitness indices in *Drosophila melanogaster*: rm, rs, diet breadth. **Oecologia** 47: 299-302.
- GILL, D.E. (1978). Effective population size and interdemic migration rates in a metapopulation of the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). **Evolution** 32: 839-849.
- GLASS, B., SACKS, M.S., JAHN, E.F. & HESS, C. (1952). Genetic drift in a religious isolate: An analysis of the causes of variation in blood group and other gene frequencies in a small population. **Amer. Natur.** 86: 145-159.
- GOODNIGHT, C.J. (1987). On the effect of founder events on epistatic genetic variance. **Evolution** 41: 80-91.
- GOWEN, J.W. & JOHNSON, L.E. (1946). Metabolic capacity of different races of *Drosophila melanogaster* for egg production. **Amer. Nat.** 80: 149-179.
- GRUNEBERG, H. (1954). Variation within inbreeding strains of mice. **Nature** 173: 674-676.
- HARRIS, H. (1966). Enzyme polymorphism in man. **Proc. Royal Soc. Biol.** 164: 298-316.
- HILL, W.G. (1979). A note on effective population size with overlapping generations. **Genetics** 72: 317-322.
- LACK, D. (1954). The evolution of reproductive rates. In: *Evolution as a Process*. Huxley, J.S., Hardy, A.C. & Ford, E.B., Eds., Allen and Unwin, London, pp. 143-156.

- HUBBY, J.L. & LEWONTIN, R.C. (1966). A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. **Genetics** 54: 577-594.
- HUXLEY, J. (1957). **Evolution in Action**. The New American Library, New York.
- HYRAIZUMI, Y. (1961). Negative correlation between rate of development and female fertility in *Drosophila melanogaster*. **Genetics** 46: 615-624.
- JACQUARD, A. (1975). Inbreeding: One word, several meanings. **Theor. Pop. Biol.** 7: 338-363.
- JOHNSON, D.L. (1977). Inbreeding in populations with overlapping generations. **Genetics** 87: 581-591.
- KERR, W.E. & WRIGHT, S. (1954a). Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. I. Forked. **Evolution** 8: 172-177.
- KERR, W.E. & WRIGHT, S. (1954b). Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. III. Aristapedia and Spineless. **Evolution** 8: 293-302.
- KIDWELL, J.F. & KIDWELL, M.M. (1966). The effects of inbreeding on body weight and abdominal chaeta number in *Drosophila melanogaster*. **Can. Jour. Genet. Cytol.** 8: 207-215.
- KIMURA, M. (1955). Random genetic drift in multi-allelic locus. **Evolution** 9: 419-435.
- KIMURA, M. (1968a). Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles. **Genet. Res.** 11: 247-269.
- KIMURA, M. (1968b). Evolutionary rate at the molecular level. **Nature** 217: 624-626.
- KIMURA, M. (1983). **The Neutral Theory of Molecular Evolution**. Cambridge University Press, Cambridge.
- KIMURA, M. & CROW, J.F. (1963). The measurement of effective population number. **Evolution** 17: 279-288.
- LACK, D. (1954). The evolution of reproductive rates. In: **Evolution as a Process**. Huxley, J.S., Hardy, A.C. & Ford, E.B., Eds., Allen and Unwin, London, pp. 143-156.



- LEWONTIN, R.C. & HUBBY, J.L. (1966). A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural population of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **54**: 595-609.
- LI, C.C. (1963). Decrease of population fitness upon inbreeding. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **49**: 439-445.
- LITTLE, B.B. & MALINA, R.M. (1989). Genetic drift and natural selection in an isolated Zapotec-Speaking community in the Valley of Oaxaca, Southern Mexico. *Hum. Hered.* **39**: 99-106.
- LOPEZ-FANJUL, C. & HILL, W.E. (1973). Genetic differences between populations of *Drosophila melanogaster* for a quantitative trait. I. Laboratory populations. *Genet. Res.* **22**: 51-68.
- MALOGOLOWKIN-COHEN, Ch., LEVENE, H., DOBZHANSKY, N.P. & SOLIMAN-SIMMONS, A. (1964). Inbreeding and the mutational and balanced loads in natural populations of *Drosophila willistoni*. *Genetics* **50**: 1299-1311.
- MAYR, E. (1954). Change of genetic environment and evolution. In: *Evolution as a Process* (Huxley, J., Hardy, A.C. and Ford, E.B. eds.). George Allen and Unwin Ltd., London, pp. 157-180.
- MAYR, E. (1963). *Populations, Species and Evolution*. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- McLELLAN, T., JORDE, L.B. & SKOLNICK, M.H. (1984). Genetic distances between the Utah (USA) mormons and related populations. *Amer. Jour. Hum. Genet.* **36**: 836-857.
- MERRELL, D.J. (1953). Gene frequency changes in small laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution* **7**: 95-101.
- MERRELL, D.J. (1968). A comparison of the estimated size and the "effective size" of breeding populations of the leopard frog, *Rana pipiens*. *Evolution* **22**: 274-283.
- MONTCHAMP-MOREAU, C. & KATZ, M. (1986). A theoretical analysis of linkage disequilibrium produced by genetic drift in *Drosophila* populations. *Genet. Res.* **48**: 161-166.

- MOURÃO, C.A., AYALA, F.J. & ANDERSON, W.W. (1972). Darwinian fitness and adaptedness in experimental populations of **Drosophila willistoni**. **Genetica** 43: 552-574.
- MUELLER, L.D., BARR, L.G. & AYALA, F.J. (1985). Natural selection vs. random drift: Evidence from temporal variation in allele frequencies in nature. **Genetics** 111: 517-554.
- NEEL, J.B. & SCHULL, W.J. (1962). The effect of inbreeding on mortality and morbidity in two Japanese cities. **Genetics** 48: 573-582.
- NEI, M. & IMAIZUMI, Y. (1966). Genetic structure of human populations. II. Differentiation of blood group gene frequencies among isolated populations. **Heredity** 21: 183-190.
- NEI, M., MARUYAMA, T. & CHAKRABORTY, R. (1975). The bottleneck effect and genetic variability in populations. **Evolution** 29: 1-10.
- OHBA, S. (1961). 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. Jr. Okayama Univ.** 7: 87-125.
- POLIVANOV, S. & ANDERSON, W.W. (1969). Selection in experimental populations. II. Components of selection and their fluctuations in two populations of **Drosophila melanogaster**. **Genetics** 63: 919-932.
- PROUT, T. (1954). Genetic drift in irradiated experimental populations of **Drosophila melanogaster**. **Genetics** 39: 529-545.
- RASMUSSEN, D.I. (1964). Blood group polymorphism and inbreeding in natural populations of the deer mouse **Peromyscus maniculatus**. **Evolution** 18: 219-229.
- RICH, S.S., BELL, A.E. & WILSON, S.P. (1979). Genetic drift in small populations of **Tribolium**. **Evolution** 33: 579-584.
- RICH, S.S., BELL, A.E., MILES, T.A. & WILSON, S.P. (1984). An experimental study of genetic drift for two quantitative traits in **Tribolium**. **The Journal of Heredity** 75: 191-195.

- ROGERS, A.R. (1986). Correlations between relatives in small populations. **Amer. Jour. Phys. Antrop.** 71: 377-380.
- ROGERS, A.R. & HARPENDING, H.C. (1986). Migration and genetic drift in human populations. **Evolution** 40: 1312-1327.
- ROSE, M.R. (1983). Theories of life-history evolution. **Amer. Zool.** 23: 15-23.
- ROSE, M.R. & CHARLESWORTH, B. (1981). Genetics of life history in **Drosophila melanogaster**. II. Exploratory selection experiments. **Genetics** 97: 188-196.
- SARACENI, N.G. & MOURÃO C.A. (1977). Studies on **Paratheresia claripalpis** (Diptera: Tachinidae). Effects of inbreeding on larva-adult viability. In: **International Society of Sugar Cane Technologists** (Reis, F.S. and Dick, J., Eds.). **Proceedings of the XXVI Congress Vol. 1**, pp. 689-691.
- SAURA, A., LAKOVAARA, S., LOKKI, J. & LANKINEN, P. (1973). Genic variation in central and marginal populations of **Drosophila subobscura**. **Hereditas** 75: 33-46.
- SEAGER, R.D., AYALA, F.J. & MARKS, W. (1982). Chromosome interactions in **Drosophila melanogaster**. II. Total fitness. **Genetics** 102: 485-502.
- SHORROCKS, B. (1980). **A Origem da Diversidade: As Bases Genéticas da Evolução** (trad. Morgante, J. & Otton, P.G.). T.A. Queiroz Ed. Ltda. e EDUSP, São Paulo.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1969). **Biometry**. W.H. Freeman and Company, São Francisco.
- SOLIMA-SIMMONS, A. (1966). Experiments on random genetic drift and natural selection in **Drosophila pseudoobscura**. **Evolution** 20: 100-103.
- SPIESS, E.B. (1958). Chromosomal adaptive polymorphism in **Drosophila persimilis**. II. Effects of population cage conditions of life cycle components. **Evolution** 12: 234-245.
- SVED, J.A. (1971). An estimate of heterosis in **Drosophila melanogaster**. **Genet. Res.** 18: 97-105.
- SVED, J.A. (1975). Fitness of third chromosome homozygotes in **Drosophila melanogaster**. **Genet. Res.** 25: 197-200.
- SVED, J.A. & AYALA, F.J. (1970). A population cage test for heterosis in **Drosophila pseudoobscura**. **Genetics** 66: 97-113.

- TABACHNICK, W.J. & POWELL, J.R. (1977). Adaptive flexibility of "marginal" versus "central" populations of *Drosophila willistoni*. *Evolution* 31: 692-694. *Evolution* 8: 225-240.
- TADEI, W.J. & MOURÃO, C.A. (1981). Cyclic oscillations in population size of *Drosophila sturtevantii*. *Rev. Bras. Genet.* 4: 149-164.
- TANTAWY, A.O. & REEVE, E.C.R. (1956). Studies in quantitative inheritance. IX. The effects of inbreeding at different rates in *Drosophila melanogaster*. *Z. Ind. Abst. Vererblehre* 87: 648-667. 213-221.
- TEMIM, R.G. (1966). Homozygous viability and fertility loads in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 53: 27-46.
- TEMPLETON, A.R. (1979). The unity of selection in *Drosophila mercatorum*. II. Genetic revolution in the origin of coadapted genomes in parthenogenetic strains. *Genetics* 92: 1265-1282.
- TEMPLETON, A.R. (1980). The theory of speciation via the founder principle. *Genetics* 94: 1011-1038.
- WALLACE, B. & MADDEN, C. (1965). Studies on inbred strains of *Drosophila melanogaster*. *Amer. Natur.* 99: 495-510.
- WIDE, M.J. & Mc. CAULEY, D.E. (1980). Group selection: The phenotypic and genotypic differentiation of small populations. *Evolution* 34: 799-812.
- WILLIAMS, G.C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* 11: 398-411.
- WILLS, C. (1981). *Genetic Variability*. Clarendon Press, Oxford.
- WRIGHT, S. (1931). Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- WRIGHT, S. (1933). Inbreeding and homozygosis. *Genetics* 19: 411-420.
- WRIGHT, S. (1937). The distribution of gene frequencies in populations. *Genetics* 23: 307-320.
- WRIGHT, S. (1948). On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetics of populations. *Evolution* 2: 279-294.
- WRIGHT, S. (1951). Fisher and Ford on "The Sewall Wright effect". *Amer. Sci.* 39: 452-458.



- WRIGHT, S. & KERR, W.E. (1954). Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. II. Bar. **Evolution** 8: 225-240.
- YAMAZAKI, T. (1984). Measurement of fitness and its components in six laboratory strains of *Drosophila melanogaster*. **Genetics** 108: 201-211.
- YAMAZAKI, T. & HIROSE, Y. (1984). Genetic analysis of natural populations of *Drosophila melanogaster* in Japan. II. The measurement of fitness components in homozygous lines. **Genetics** 108: 213-221.
- ZAR, J.H. (1974). **Bioestatistical Analysis**. Prentice Hall, Inc., New Jersey.



VIII. APENDICE

1. Variações temporais do número de imagos de 42 linhagens, em 13 gerações.

2. Números totais ($\bar{X} \pm S$) de moscas de 50 linhagens em 13 gerações (1a. a 13a.).

3. Números totais ($\bar{X} \pm S$) de moscas de 47 linhagens em três gerações (14a. a 16a.).

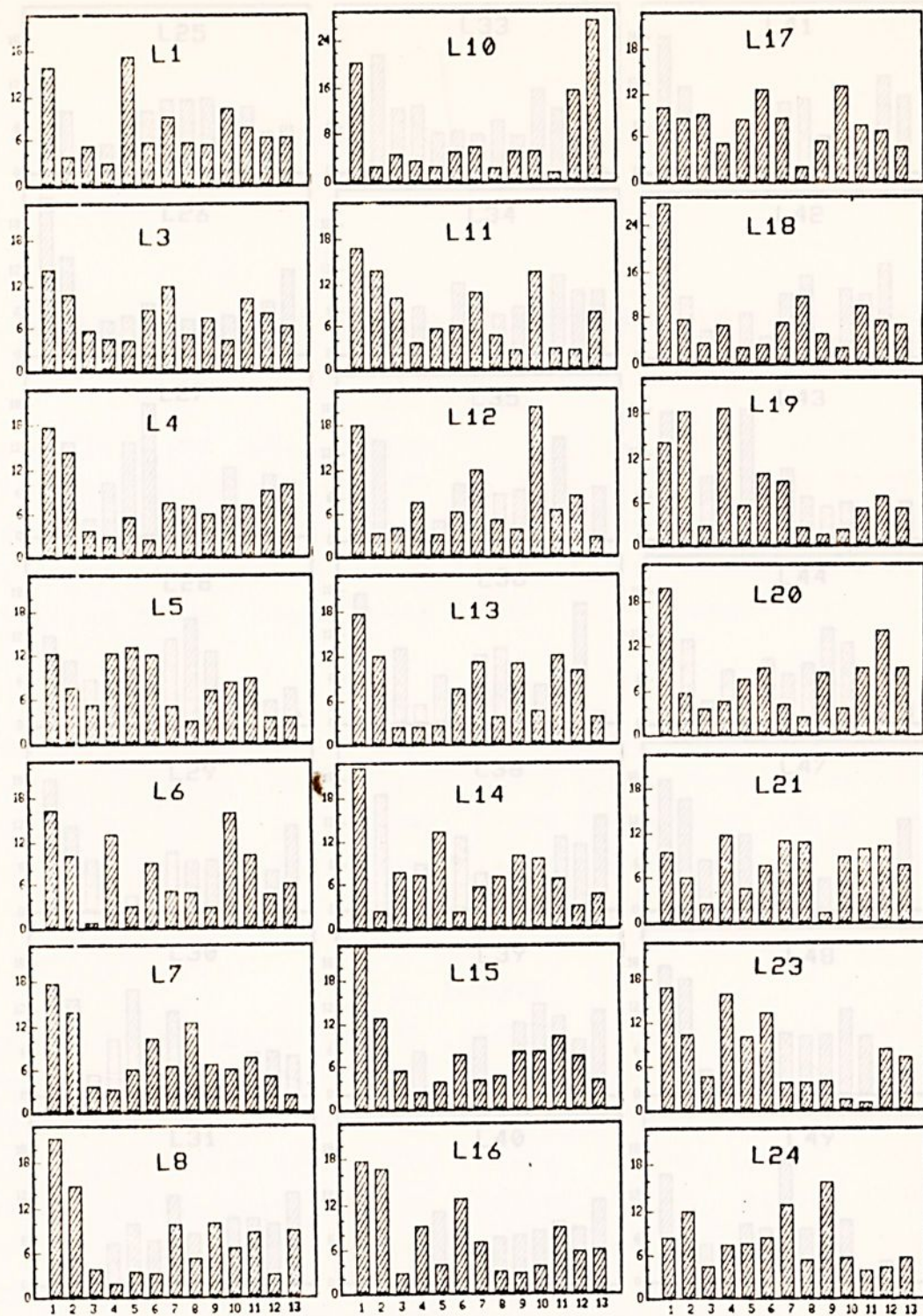
4. Números absolutos ($\bar{X} \pm S$) de moscas de 50 linhagens em 13 gerações (1a. a 13a.), na primeira contagem.

5. Números absolutos ($\bar{X} \pm S$) de moscas de 47 linhagens em três gerações (14a. a 16a.), na primeira contagem.

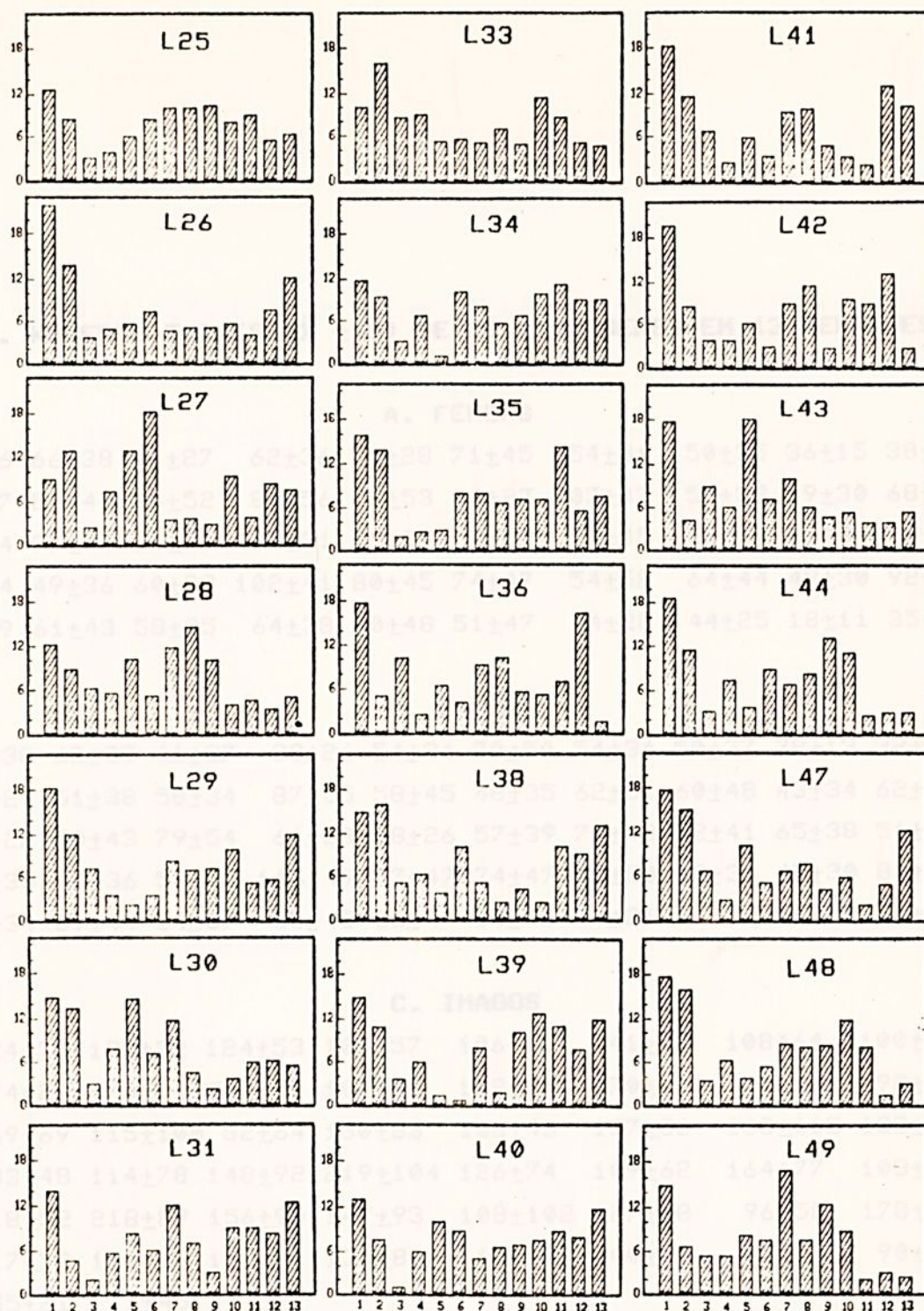
6. Números relativos ($\bar{X} \pm S$) de moscas de 50 linhagens em 13 gerações (1a. a 13a.), na primeira contagem.

7. Números relativos ($\bar{X} \pm S$) de moscas de 47 linhagens em três gerações (14a. a 16a.), na primeira contagem.

8. Tempo, em dias ($\bar{X} \pm S$), para emergência de imagos na primeira contagem.



1.a. Variações temporais do número de imagens total (ordenada) de 21 linhagens, em 13 gerações (abscissa).



1.b. Variações temporais do número de imagos total (ordenada) de 21 linhagens, em 13 gerações (abscissa).

2. NÚMEROS TOTAIS ($\bar{X} \pm S$) DE 50 LINHAGENS, EM 13 GERAÇÕES

A. FÊMEAS

66±36	66±38	64±27	62±36	52±28	71±45	54±31	50±35	36±15	38±42
44±27	56±44	74±52	84±56	77±53	44±27	107±47	55±52	39±30	68±41
54±24	77±44	84±59	62±31	65±24	58±40	74±45	136±69	61±37	58±33
87±44	49±36	60±28	102±41	80±45	74±47	54±52	64±44	49±30	92±36
60±39	61±43	58±35	64±38	60±48	51±47	44±28	44±25	18±11	35±24

B. MACHOS

59±38	62±35	61±27	38±26	54±24	70±50	54±34	50±37	38±13	32±33
43±29	51±38	58±34	87±65	58±45	48±35	62±31	60±48	43±34	62±42
53±22	80±43	79±54	61±28	68±26	57±39	74±48	82±41	65±38	51±31
77±35	54±36	58±25	116±49	77±47	74±47	53±50	63±36	47±30	86±36
57±34	69±44	54±37	66±45	56±44	50±46	42±26	46±33	17±11	36±22

C. IMAGOS

124±72	128±72	124±53	100±57	106±51	141±93	108±64	100±72
74±27	70±74	87±55	107±81	132±84	170±121	136±96	92±62
169±69	115±100	82±64	130±83	106±45	157±86	163±112	123±58
133±48	114±78	148±92	219±104	126±74	109±62	164±77	103±71
118±52	218±89	156±90	147±93	108±102	127±78	96±58	178±70
117±72	130±86	113±71	130±82	116±92	100±93	85±53	90±58
35±21	71±45						

3. NÚMEROS TOTAIS ($\bar{X} \pm S$) DE 47 LINHAGENS, EM TRÊS GERAÇÕES

4. NÚMEROS ABSOLUTOS ($\bar{X} \pm S$) NA PRIMEIRA CONTAGEM DE 50

LINHAGENS A. FÊMEAS

120±22	183±15	132±89	195±90	79±22	163±98	73±21	125±37	73±10
221±5	130±22	151±68	185±93	125±25	136±58	100±7	232±82	66±18
47±13	118±24	217±67	111±53	220±65	82±10	282±27	139±61	159±22
174±20	188±22	170±23	223±37	154±52	131±12	205±32	104±38	151±52
414±168	249±28	239±84	157±42	174±61	98±15	199±219	139±34	128±33
367±43	102±46							

B. MACHOS

131±33	156±42	119±90	53±25	93±38	154±80	80±32	105±26	65±26
163±8	126±17	150±46	172±83	139±18	132±34	86±12	153±20	65±28
52±12	110±39	187±27	99±47	172±46	65±21	289±63	113±50	121±42
106±7	195±39	165±35	231±43	132±45	123±17	240±23	63±57	125±59
410±187	263±51	205±56	177±53	151±66	120±5	164±155	137±39	114±46
393±40	101±38							

C. IMAGOS

251±54	339±42	251±178	249±115	171±56	316±178	153±53	231±62
138±36	384±12	256±38	301±114	357±176	265±42	268±90	186±19
385±92	131±46	99±20	228±62	404±92	210±99	393±112	148±30
570±87	252±109	279±63	280±23	383±57	335±58	454±73	286±97
254±28	445±53	167±87	276±110	824±356	512±77	444±139	334±95
325±126	218±18	362±374	277±71	242±78	760±62	203±82	

4. NÚMEROS ABSOLUTOS ($\bar{X} \pm S$) NA PRIMEIRA CONTAGEM DE 50
LINHAGENS, EM 13 GERAÇÕES

A. FÊMEAS

24±10	32±16	37±13	31±19	25±17	28±20	24±17	30±16	20±12	14±10	334
22±13	28±23	36±26	38±17	35±28	19±10	41±22	25±12	14±11	31±19	328
28±16	36±21	37±22	28±11	30±17	34±18	32±13	33±20	30±17	27±15	314
32±22	28±15	30±11	30±23	40±18	37±16	23±18	30±16	30±18	51±20	332
28±16	31±23	26±16	37±16	31±21	26±22	25±16	22±12	8±4	17±10	

B. MACHOS

21±9	28±19	34±16	19±13	21±10	27±21	25±21	25±14	16±8	12±8	338
23±13	25±16	27±21	37±21	25±22	24±17	22±14	25±14	17±13	24±21	314
27±11	36±24	34±19	25±13	34±17	30±14	32±19	22±11	33±20	21±13	312
31±23	28±12	25±11	33±25	35±18	34±14	20±17	28±13	22±13	42±16	338
25±14	32±24	24±21	35±16	28±19	24±21	22±13	22±20	9±6	14±9	

C. IMAGOS

44±18	60±32	71±27	51±28	46±26	55±39	49±38	55±30	35±19	25±18	311
45±24	53±38	64±46	75±37	60±49	42±26	63±33	51±25	30±24	55±38	336
55±26	73±44	71±39	73±31	64±33	64±31	65±31	56±28	62±36	48±26	332
64±44	56±25	55±21	64±47	76±33	71±30	43±35	58±28	52±30	93±34	334
52±29	64±46	50±36	72±31	59±39	50±43	46±29	43±31	18±8	30±18	338
234±212	139±136									

4. NÚMEROS RELATIVOS ($\bar{x} \pm s$) NA PRIMEIRA CONTAGEM DE 50 LINHAGENS, EM TRÊS GERAÇÕES

A. FÊMEAS

5. NÚMEROS ABSOLUTOS ($\bar{x} \pm s$) NA PRIMEIRA CONTAGEM DE 47 LINHAGENS, EM TRÊS GERAÇÕES

A. FÊMEAS

60±28	113±43	83±45	89±71	41±10	73±43	31±6	40±8	44±9	137±34
58±17	54±22	60±26	51±7	65±41	60±11	113±53	52±16	29±17	70±20
111±36	50±25	87±22	41±12	75±60	76±21	63±26	60±10	62±35	94±14
86±14	56±27	39±26	58±21	64±34	80±34	173±63	98±22	55±14	112±52
88±39	66±25	101±123	75±20	50±30	121±129	71±28			

B. MACHOS

53±28	107±27	74±48	24±25	45±17	71±34	26±7	34±15	38±9	100±30
49±15	47±20	58±27	51±8	51±23	41±12	88±12	48±22	32±10	63±16
83±22	40±17	59±8	29±14	72±49	59±14	47±29	35±4	78±43	93±12
95±35	55±27	34±30	67±20	50±21	64±21	164±73	117±47	39±17	125±48
80±35	77±29	73±80	77±15	51±38	113±114	68±10			

C. IMAGOS

113±56	220±66	156±93	114±96	85±25	144±77	57±13	74±22	81±11	
237±62	107±32	101±37	118±53	102±15	116±64	100±23	201±62	100±36	
61±28	133±35	194±57	90±38	146±27	110±20	147±110	135±33	110±52	
95±8	140±78	187±26	181±47	111±54	72±55	125±41	115±55	144±54	
333±137	215±68	94±31	237±100	168±73	143±54	174±204	152±25	101±68	
234±242	139±36								

6. NÚMEROS RELATIVOS ($\bar{X} \pm S$) NA PRIMEIRA CONTAGEM DE 50

7. NÚMEROS RELATIVOS NA LINHAGENS, EM 13 GERAÇÕES, NA PRIMEIRA CONTAGEM DE

47 LINHAGENS, EM TRÊS GERAÇÕES

A. FÊMEAS

43,7±23,1	53,1±23,2	63,6±22,6	53,8±14,7	50,2±19,5	48,2±23,2
47,1±21,6	69,5±21,3	54,1±19,7	50,6±24,5	53,3±18,7	52,7±15,0
52,2±25,3	53,5±19,7	45,5±19,4	52,1±25,3	41,9±22,5	59,9±27,4
44,9±24,7	50,6±22,2	55,0±21,2	51,6±19,0	45,4±15,5	48,2±15,8
51,0±27,4	63,9±20,0	53,3±23,5	26,8±15,1	52,9±20,6	49,1±22,8
37,8±18,1	63,0±24,7	53,9±18,0	31,1±17,7	56,0±15,8	58,1±17,8
55,4±24,9	54,5±18,7	63,0±23,2	58,8±15,1	49,5±13,8	53,0±18,8
45,1±20,5	62,6±14,0	61,9±19,6	54,3±18,2	57,5±17,8	55,1±25,2
54,3±24,6	53,2±19,0	37,2±12,7	36,1±9,4	29,6±11,5	

B. MACHOS

42,7±22,7	51,9±30,5	60,1±25,7	52,0±12,2	42,2±18,0	46,6±21,7
45,9±21,3	60,6±25,4	43,8±20,6	50,2±24,3	56,9±19,4	57,6±24,7
50,3±27,8	48,3±15,8	45,3±22,5	52,3±22,6	40,1±22,3	52,9±26,2
48,0±25,3	37,6±16,9	57,7±21,7	48,8±26,5	46,3±16,6	45,5±20,3
52,7±23,8	59,9±24,0	50,9±23,0	32,3±19,5	52,3±16,6	45,8±20,1
39,8±18,1	60,5±22,2	45,0±18,7	32,2±19,3	52,9±16,4	54,2±16,4
50,4±23,5	48,8±19,0	50,6±13,6	52,8±16,7	46,3±13,8	48,6±21,5
43,8±20,9	60,3±16,8	57,9±18,5	51,5±18,9	51,8±14,3	47,5±24,8
59,2±18,5	42,2±18,8				

C. IMAGOS

43,0±22,5	52,7±26,0	62,1±23,7	52,6±10,2	46,3±18,0	47,4±22,2
46,7±21,0	65,3±22,9	48,5±18,9	49,7±23,9	55,0±17,0	54,9±18,0
50,9±25,8	51,2±17,0	45,1±19,9	51,9±23,0	41,9±21,9	56,3±26,2
46,2±23,5	45,3±17,6	56,3±20,5	50,2±22,3	46,2±13,5	46,8±17,4
51,5±24,4	62,1±21,0	51,8±23,4	28,9±15,9	52,7±17,8	47,8±21,0
38,8±17,4	61,9±22,1	49,6±17,6	31,6±18,2	54,0±14,7	56,3±16,7
52,8±23,9	51,1±18,0	56,8±15,9	56,0±15,3	48,1±12,6	51,0±19,2
44,2±19,2	61,9±14,7	59,7±18,4	53,4±16,1	54,6±15,3	51,8±24,3
55,3±18,1	47,3±17,7				

7. NÚMEROS RELATIVOS ($\bar{X} \pm S$) NA PRIMEIRA CONTAGEM DE
47 LINHAGENS, EM TRÊS GERAÇÕES

A. FEMEAS

48,8±14,6	63,4±27,0	69,5±19,7	41,3±20,6	55,7±23,2	46,1±17,3
44,6±15,5	34,9±16,5	60,0±16,0	62,0±14,7	44,2±10,6	36,5±7,0
34,4±6,2	42,1±9,4	45,4±8,5	59,9±10,8	46,7±7,0	78,1±5,3
58,9±20,5	48,5±23,3	50,9±1,7	45,5±5,9	41,1±11,8	49,2±8,7
25,6±18,3	60,8±23,5	40,1±17,3	34,3±2,4	33,3±19,0	56,6±16,2
39,3±8,2	45,5±31,9	28,5±16,3	27,9±8,3	61,6±16,5	54,4±20,5
43,2±10,6	39,5±7,5	24,3±7,1	70,2±25,7	49,1±7,0	66,0±18,4
45,1±7,6	54,7±12,1	37,2±12,7	32,1±31,4	70,6±11,5	

B. MACHOS

39,3±13,9	68,7±1,9	67,9±14,0	37,4±33,4	50,9±14,8	47,9±12,0
35,1±14,5	34,6±20,1	60,9±12,3	61,0±15,4	38,9±11,4	31,9±14,1
34,1±3,1	36,8±8,1	37,3±7,2	46,9±11,2	57,5±5,0	73,0±3,0
63,3±19,5	59,7±13,2	44,0±5,6	44,6±21,0	35,4±5,18	44,0±12,1
24,7±13,5	58,0±20,4	39,9±20,6	33,6±5,4	39,0±19,7	59,0±18,6
41,0±14,6	48,0±29,5	25,6±20,4	27,6±5,7	54,9±19,4	54,9±19,0
41,4±12,5	43,3±10,7	19,1±5,8	70,3±19,8	52,7±4,3	63,4±22,1
40,7±9,0	57,1±6,31	40,9±14,2	30,4±31,0	72,0±16,8	

C. IMAGOS

43,8±14,2	64,6±15,4	68,7±16,9	40,5±23,2	53,0±18,5	46,4±14,2
39,7±15,0	34,8±18,1	60,5±9,5	61,6±14,5	41,6±11,0	34,3±10,5
34,3±4,5	39,1±8,0	41,3±8,2	53,9±10,8	51,5±5,2	75,8±3,2
61,3±19,6	58,2±5,2	47,5±5,6	45,4±12,5	38,6±8,4	46,8±10,3
25,0±15,6	59,5±22,2	40,1±18,7	34,1±2,8	36,2±19,4	57,8±17,2
40,3±11,5	44,8±27,8	27,2±17,9	27,7±6,9	58,3±17,9	54,7±19,9
42,3±11,5	41,5±9,0	21,8±5,6	70,2±22,5	50,7±5,5	64,5±20,6
43,0±7,9	56,1±7,81	38,9±13,4	31,2±31,2	71,5±13,2	

IX. AGRADECIMENTOS

Ao término deste trabalho agradeço a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a sua realização.

Em especial, com muito carinho, ao Professor Doutor Celso Abbade Mourão, pela amizade, brilhante orientação técnico-científica e incansável dedicação.

Ao Professor Doutor Warwick Estevan Kerr, grande amigo e

8. TEMPO, EM DIAS, PARA EMERGÊNCIA DE IMAGOS
NA PRIMEIRA CONTAGEM ($\bar{X} \pm S$)

A. 50 LINHAGENS EM 13 GERAÇÕES

11,7 $\pm$ 1,2	11,5 $\pm$ 1,4	11,2 $\pm$ 0,8	11,8 $\pm$ 1,2	11,7 $\pm$ 1,5	11,6 $\pm$ 1,1
11,8 $\pm$ 1,1	11,6 $\pm$ 0,9	11,5 $\pm$ 0,8	11,4 $\pm$ 1,1	11,5 $\pm$ 0,8	11,8 $\pm$ 1,0
11,6 $\pm$ 1,2	11,8 $\pm$ 1,0	11,4 $\pm$ 0,9	11,5 $\pm$ 1,0	11,8 $\pm$ 1,1	11,4 $\pm$ 1,1
11,8 $\pm$ 1,4	11,5 $\pm$ 0,9	11,9 $\pm$ 1,0	11,5 $\pm$ 0,9	11,8 $\pm$ 1,2	11,6 $\pm$ 1,0
11,7 $\pm$ 1,1	11,6 $\pm$ 1,0	11,8 $\pm$ 1,1	11,5 $\pm$ 0,8	11,5 $\pm$ 1,1	11,5 $\pm$ 1,0
11,9 $\pm$ 0,9	11,7 $\pm$ 0,9	11,5 $\pm$ 1,0	11,8 $\pm$ 1,0	11,3 $\pm$ 0,8	11,3 $\pm$ 1,0
12,3 $\pm$ 1,1	11,6 $\pm$ 0,8	11,9 $\pm$ 1,2	11,9 $\pm$ 1,2	11,3 $\pm$ 1,2	11,8 $\pm$ 1,2
11,4 $\pm$ 0,8	11,8 $\pm$ 1,0	11,6 $\pm$ 1,0	12,0 $\pm$ 1,1	12,0 $\pm$ 1,1	11,9 $\pm$ 0,9
11,8 $\pm$ 1,7	11,7 $\pm$ 1,3				

B. 47 LINHAGENS EM TRÊS GERAÇÕES

11,0 $\pm$ 0,0	11,0 $\pm$ 0,0	11,1 $\pm$ 0,2	11,8 $\pm$ 0,9	11,3 $\pm$ 0,6	12,0 $\pm$ 1,2
10,7 $\pm$ 0,0	10,7 $\pm$ 0,6	11,0 $\pm$ 0,0	11,0 $\pm$ 0,0	10,3 $\pm$ 0,6	10,7 $\pm$ 0,0
11,0 $\pm$ 0,6	10,9 $\pm$ 0,2	10,7 $\pm$ 0,0	11,0 $\pm$ 0,0	11,3 $\pm$ 0,6	11,0 $\pm$ 0,0
11,0 $\pm$ 0,0	11,0 $\pm$ 0,0	11,0 $\pm$ 0,0	11,0 $\pm$ 0,0	11,0 $\pm$ 0,0	11,7 $\pm$ 0,6
11,1 $\pm$ 0,8	12,4 $\pm$ 0,5	11,7 $\pm$ 1,2	11,4 $\pm$ 0,8	10,7 $\pm$ 0,6	11,0 $\pm$ 0,0
12,5 $\pm$ 1,1	10,3 $\pm$ 0,6	10,7 $\pm$ 0,6	11,4 $\pm$ 0,8	11,0 $\pm$ 0,0	11,4 $\pm$ 0,8
12,3 $\pm$ 0,6	11,9 $\pm$ 0,8	10,3 $\pm$ 0,6	11,3 $\pm$ 0,0	10,7 $\pm$ 0,6	11,5 $\pm$ 1,3
11,2 $\pm$ 0,7	12,5 $\pm$ 0,4	11,0 $\pm$ 0,0	11,1 $\pm$ 1,2	11,4 $\pm$ 0,8	

Aos funcionários do Laboratório de Computação e da Biblioteca, em especial à Senhora Maria Helena Lima e Senhora Glinda Vazari Tezini Luchezzi, pela atenção na obtenção das referências.

IX. AGRADECIMENTOS

Ao término deste trabalho agradeço a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a sua realização.

Em especial, com muito carinho, ao Professor Doutor Celso Abbade Mourão, pela amizade, brilhante orientação técnico-científica e incansável dedicação.

Ao Professor Doutor Warwick Estevam Kerr, grande amigo e incentivador, que me introduziu no maravilhoso Mundo da Ciência.

A Professora Doutora Hermione Elly Melara de Campos Bicudo, exemplo de professora e pesquisadora, que em muitos momentos demonstrou interesse por este trabalho.

A Professora Doutora Cláudia Márcia Aparecida Carareto, pela criteriosa revisão do texto e valiosas sugestões.

A acadêmica Luciana Vartanian, pela gentileza em revisar o Abstract.

As queridas amigas Ana Maria Alves de Oliveira e Fádua Rosana Coelho Rits, pela amizade sincera e auxílio durante a fase experimental.

Aos amigos do Curso de Pós-Graduação, em especial, Dinocésar Cares Rigue, Elza Hashimoto, Lilian Madi Ravazzi, Mary Itoyama, Mônica Vannucci Nunes, Rosa Oyama e Rosângela de Oliveira, pelo companheirismo e inesquecível acolhida em São José do Rio Preto.

Aos Professores do Departamento de Biologia, em particular àqueles que ministraram cursos dos quais participei, pelo exemplo de profissionalismo e amor à ciência.

Aos Funcionários do Departamento de Biologia, especialmente à Senhora Yone Sass Dias, Senhorita Simone Rufino Carvalho, Senhora Laura Pinheiro, Paulo Maziero e Sebastião Barbosa por atendimento atencioso e pronto quando solicitados.

Aos Funcionários do Laboratório de Computação e da Biblioteca, em especial à Senhorita Maria Helena Lima e Senhora Olinda Vacari Tezini Luchezi, pelo empenho na obtenção das referências.



Aos meus adoráveis pais, Raimunda Ferreira Pereira e Cândido Rosa Pereira, pelo carinho e incentivo constante.

A minha filhinha Ananda e ao meu marido Moisés Rodrigues Martins, pelo amor, companheirismo e apoio em todos os momentos.

Por fim, ao PAI, por tudo.

**O divina amizade,
felicidade perfeita,
única expressão da alma
em que o excesso é permissível.**

VOLTAIRE

DATA DA ENTREGA



